

UNIVERSITE DE YAOUNDE I

UNIVERSITY OF YAOUNDE I



FACULTE DES SCIENCES

FACULTY OF SCIENCE

DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES

DEPARTMENT OF ANIMAL BIOLOGY AND PHYSIOLOGY

LABORATOIRE DE ZOOLOGIE

LABORATORY OF ZOOLOGY

***Bactrocera dorsalis* (Diptera : Tephritidae) : dynamique des populations, parasitisme par *Fopius arisanus* (Hymenoptera : Braconidae) et distribution prédictive du parasitoïde en Afrique**

Thèse présentée en vue de l'obtention du Doctorat/Ph.D. en Biologie des Organismes
Animaux
Option : Zoologie

Par

NANGA NANGA SAMUEL

Matricule : 97T093

Master en Biologie des organismes animaux



Sous la codirection de

HANNA RACHID

Chercheur principal

IITA-Cameroun

et

DJIETO-LORDON CHAMPLAIN

Professeur

Université de Yaoundé I

Année 2020



DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES
DEPARTMENT OF ANIMAL BIOLOGY AND PHYSIOLOGY

ATTESTATION DE CORRECTION

Nous soussignés, membres du jury de soutenance de la **Thèse de Doctorat/Ph.D** en Biologie des Organismes Animaux (Option : Zoologie, Spécialité : Entomologie) de Monsieur **NANGA NANGA Samuel**, Matricule : **97T093**, soutenance autorisée par la correspondance N° 20966/UYI/VREPDTIC/DAAC/DEPE/SPD du Recteur de l'Université de Yaoundé I en date du 10 Juin 2020, attestons que les corrections exigées au candidat lors de cette évaluation faite le 25 Juin 2020 ont réellement été effectuées et que le présent document peut être déposé sous sa forme actuelle.

En foi de quoi cette attestation lui est délivrée pour servir et valoir de ce que de droit.

Yaoundé, le

Président du Jury

Charles Félix Bilong Bilong
Professeur

Examineur


[Signature]
ASSOCIATE PROFESSOR
UNIVERSITY OF YAOUNDE I

Chef de Département



Charles Félix Bilong Bilong
Professeur

LISTE DES ENSEIGNANTS PERMANENTS

UNIVERSITÉ DE YAOUNDÉ I Faculté des Sciences Division de la Programmation et du Suivi des Activités Académiques		THE UNIVERSITY OF YAOUNDE I Faculty of Science Division of Programming and Follow-up of Academic Affairs
--	---	---

ANNÉE ACADEMIQUE 2019/2020

(Par Département et par Grade)

DATE D'ACTUALISATION 19 Février 2020

ADMINISTRATION

DOYEN : TCHOUANKEU Jean-Claude, *Maître de Conférences*

VICE-DOYEN / DPSAA : DONGO Etienne, *Professeur*

VICE-DOYEN / DSSE : AJEAGAH Gideon AGHAINDUM, *Professeur*

VICE-DOYEN / DRC : ABOSSOLO Monique, *Maître de Conférences*

Chef Division Administrative et Financière : NDOYE FOE Marie C. F., *Maître de Conférences*

Chef Division des Affaires Académiques, de la Scolarité et de la Recherche DAASR :
 MBAZE MEVA'A Luc Léonard, *Professeur*

1-DEPARTEMENT DE BIOCHIMIE (BC) (38)			
	NOMS ET PRENOMS	GRADE	OBSERVATIONS
1	BIGOGA DIAGA Jude	Professeur	En poste
2	FEKAM BOYOM Fabrice	Professeur	En poste
3	FOKOU Elie	Professeur	En poste
4	KANSCI Germain	Professeur	En poste
5	MBACHAM FON Wilfried	Professeur	En poste
6	MOUNDIPA FEWOU Paul	Professeur	Chef de Département
7	NINTCHOM PENLAP V. épouse BENG	Professeur	En poste
8	OBEN Julius ENYONG	Professeur	En poste
9	ACHU Merci BIH	Maître de Conférences	En poste
10	ATOGHO Barbara Mma	Maître de Conférences	En poste
11	AZANTSA KINGUE GABIN BORIS	Maître de Conférences	En poste
12	BELINGA née NDOYE FOE M. C. F	Maître de Conférences	Chef DAF / FS
13	BOUDJEKO Thaddée	Maître de Conférences	En poste
14	DJUIDJE NGOUNOUE Marcelline	Maître de Conférences	En poste
15	EFFA NNOMO Pierre	Maître de Conférences	En poste
16	NANA Louise épouse WAKAM	Maître de Conférences	En poste
17	NGONDI Judith Laure	Maître de Conférences	En poste
18	NGUEFACK Julienne	Maître de Conférences	En poste
19	NJAYOU Frédéric Nico	Maître de Conférences	En poste
20	MOFOR née TEUGWA Clotilde	Maître de Conférences	Inspecteur de Service MINSUP

21	TCHANA KOUATCHOUA Angèle	Maître de Conférences	En poste
22	AKINDEH MBUH NJI	Chargé de Cours	En poste
23	BEBOY EDZENGUELE Sara Nathalie	Chargée de Cours	En poste
24	DAKOLE DABOY Charles	Chargé de Cours	En poste
25	DJUIKWO NKONGA Ruth Viviane	Chargée de Cours	En poste
26	DONGMO LEKAGNE Joseph Blaise	Chargé de Cours	En poste
27	EWANE Cécile Anne	Chargée de Cours	En poste
28	FONKOUA Martin	Chargé de Cours	En poste
29	BEBEE Fadimatou	Chargée de Cours	En poste
30	KOTUE KAPTUE Charles	Chargé de Cours	En poste
31	LUNGA Paul KEILAH	Chargé de Cours	En poste
32	MANANGA Marlyse Joséphine	Chargée de Cours	En poste
33	MBONG ANGIE M. M Anne	Chargée de Cours	En poste
34	PECHANGOU NSANGO Sylvain	Chargé de Cours	En poste
35	Palmer MASUMBE NETONGO	Chargé de Cours	En poste
36	MBOUCHE FANMOE Marceline Joëlle	Assistante	En poste
37	OWONA AYISSI Vincent Brice	Assistant	En poste
38	WILFRIED ANGIE Abia	Assistante	En poste
2- PARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES (BPA) (46)			
1	AJEAGAH Gideon AGHAINDUM	Professeur	Vice-Doyen / DSSE
2	BILONG BILONG Charles-Félix	Professeur	Chef de Département
3	DIMO Théophile	Professeur	En poste
4	DJIETO LORDON Champlain	Professeur	En Poste
5	ESSOMBA née NTSAMA MBALA	Professeur	Vice-Doyen/FMSB/UY1
6	FOMENA Abraham	Professeur	En Poste
7	KAMTCHOUING Pierre	Professeur	En Poste
8	NJAMEN Dieudonné	Professeur	En Poste
9	NJIOKOU Flobert	Professeur	En Poste
10	NOLA Moïse	Professeur	En Poste
11	TAN Paul VERNYUY	Professeur	En Poste
12	TCHUEM TCHUENTE Louis Albert	Professeur	Inspecteur de service Coord.Progr./MINSANTE
13	ZEBAZE TOGOUET serge Hubert	Professeur	En poste
14	BILANDA Danielle Claude	Maître de Conférences	En poste
15	DJIOGUE Séfirin	Maître de Conférences	En poste
16	DZEUFLET DJOMENI Paul Désiré	Maître de Conférences	En poste
17	JATSA BOUKENG Hermine épouse MEGAPTCHÉ	Maître de Conférences	En poste
18	KEKEUNOU Sévilor	Maître de Conférences	En poste
19	MEGNEKOU Rosette	Maître de Conférences	En poste
20	MONY Ruth épouse NTONE	Maître de Conférences	En poste
21	NGUEGUIM TSOFAK Florence	Maître de Conférences	En poste
22	TOMBI Jeannette	Maître de Conférences	En poste
23	ALENE Désirée Chantal	Chargée de Cours	En poste
24	ATSAMO Albert Donatien	Chargé de Cours	En poste

25	BELLET EDIMO Oscar Roger	Chargé de Cours	En poste
26	DONFACK Mireille	Chargée de Cours	En poste
27	ETEME ENAMA Serge	Chargé de Cours	En poste
28	GOUNOUE KAMKUMO Raceline	Chargée de Cours	En poste
29	KANDEDA KAVAYE Antoine	Chargé de Cours	En poste
30	LEKEUFACK FOLEFACK Guy B.	Chargé de Cours	En poste
31	MAHOB Raymond Joseph	Chargé de Cours	En poste
32	MBENOUN MASSE Paul Serge	Chargé de Cours	En poste
33	MOUNGANG Luciane Marlyse	Chargée de Cours	En poste
34	MVEYO NDANKEU Yves Patrick	Chargé de Cours	En poste
35	NGOATEU KENFACK Omer Bébé	Chargé de Cours	En poste
36	NGUEMBOK	Chargé de Cours	En poste
37	MUA Clarisse Yafi	Chargé de Cours	Chef Div. UBA
38	NOAH EWOTI Olive Vivien	Chargée de Cours	En poste
39	TADU Zephyrin	Chargé de Cours	En poste
40	TAMSA ARFAO Antoine	Chargé de Cours	En poste
41	YEDE	Chargé de Cours	En poste
42	BASSOCK BAYIHA Etienne Didier	Assistant	En poste
43	ESSAMA MBIDA Désirée Sandrine	Assistante	En poste
44	KOGA MANG DOBARA	Assistant	En poste
45	LEME BANOCK Lucie	Assistante	En poste
46	YOUNOUSSA LAME	Assistant	En poste
3- DEPARTEMENT DE BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE VEGETALES (BPV) (31)			
1	AMBANG Zachée	Professeur	Chef Division/UY11
2	BELL Joseph Martin	Professeur	En poste
3	DJOCGOUE Pierre François	Professeur	En poste
4	MOSSEBO Dominique Claude	Professeur	En poste
5	YOUMBI Emmanuel	Professeur	Chef de Département
6	ZAPFACK Louis	Professeur	En poste
7	ANGOM Hyacinthe	Maître de Conférences	En poste
8	BIYE Elvire Hortense	Maître de Conférences	En poste
9	VONGNE NOUMSI Ives Magloire	Maître de Conférences	En poste
10	MALA Armand William	Maître de Conférences	En poste
11	MBARGA BINDZI Marie Alain	Maître de Conférences	CT/ MINESUP
12	MBOLO Marie	Maître de Conférences	En poste
13	NDONGO BEKOLO	Maître de Conférences	CE / MINRESI
14	NGONKEU MAGAPTCHE Eddy L.	Maître de Conférences	En poste
15	TSOATA Esaïe	Maître de Conférences	En poste
16	TONFACK Libert Brice	Maître de Conférences	En poste
17	DJEUANI Astride Carole	Chargée de Cours	En poste
18	GOMANDJE Christelle	Chargée de Cours	En poste
19	MAFFO MAFFO Nicole Liliane	Chargée de Cours	En poste
	MAHBOU SOMO TOUKAM. Gabriel	Chargé de Cours	En poste

20	NGALLE Hermine BILLE	Chargée de Cours	En poste
21	NGOUCO Lucas Vincent	Chargé de Cours	En poste
22	NNANGA MEBENGA Ruth Laure	Chargée de Cours	En poste
23	NOUKEU KOUAKAM Armelle	Chargé de Cours	En poste
24	ONANA JEAN MICHEL	Chargé de Cours	En poste
25	GODSWILL NTSOMBAH NTSEFONG	Assistant	En poste
26	KABELONG BANAHOU Louis-Paul-Roger	Assistant	En poste
27	KONO Léon Dieudonné	Assistant	En poste
28	LIBALAH Moses BAKONCK	Assistant	En poste
29	LIKENG-LI-NGUE Benoit C	Assistant	En poste
30	TAEDOUNG Evariste Hermann	Assistant	En poste
31	TEMEGNE NONO Carine	Assistante	En poste
4- DEPARTEMENT DE CHIMIE INORGANIQUE (CI) (35)			
1	AGWARA ONDOH Moïse	Professeur	Vice-Recteur Univ. Bamenda
2	ELIMBI Antoine	Professeur	En poste
3	Florence UFI CHINJE épouse MELO	Professeur	Recteur Univ. Ngaoundéré
4	GHOLOMU Paul MINGO	Professeur	Ministre Chargé de Miss.PR
5	NANSEU Njiki Charles Péguy	Professeur	En poste
6	NDIFON Peter TEKE	Professeur	CT MINRES1/Chef de Département
7	NGOMO Horace MANGA	Professeur	Vice Chancelor/UB
8	NDIKONTAR Maurice KOR	Professeur	Vice-Doyen Univ. Bamenda
9	NENWA Justin	Professeur	En poste
10	NGAMENI Emmanuel	Professeur	Doyen FS UD
11	BABALE née DJAM DOUDOU	Maître de Conférences	Chargée Mission P.R.
12	DJOUFAC WOUFMO Emmanuel	Maître de Conférences	En poste
13	KAMGANG YOUNBI Georges	Maître de Conférences	En poste
14	KEMMEGNE MBOUGUEM Jean C.	Maître de Conférences	En poste
15	KONG SAKEO	Maître de Conférences	En poste
16	NDI NSAMI Julius	Maître de Conférences	En poste
17	NJIOMOU C. épouse DJANGANG	Maître de Conférences	En poste
18	NJOYA Dayirou	Maître de Conférences	En poste
19	YOUNANG Elie	Maître de Conférences	En poste
20	ACAYANKA Elie	Chargé de Cours	En poste
21	BELIBI BELIBI Placide Desire	Chargé de Cours	CS/ ENS Bertoua
22	CHEUMANI YONA Arnaud M.	Chargé de Cours	En poste
23	EMADACK Alphonse	Chargé de Cours	En poste
24	KENNE DEDZO GUSTAVE	Chargé de Cours	En poste
25	KOUOTOU DAOUDA	Chargé de Cours	En poste
26	MAKON Thomas Beauregard	Chargé de Cours	En poste
27	MBEY Jean Aime	Chargé de Cours	En poste

28	NCHIMI NONO KATIA	Chargé de Cours	En poste
29	NEBA nee NDOSIRI Bridget NDOYE	Chargée de Cours	<i>CT/MINFEM</i>
30	NYAMEN Linda Dorisse	Chargée de Cours	En poste
31	PABOUDAM GBAMBIE A.	Chargée de Cours	En poste
32	TCHAKOUTE KOUAMO Hervé	Chargé de Cours	En poste
33	NJANKWA NJABONG N. Eric	Assistant	En poste
34	PATOUOSSA ISSOFA	Assistant	En poste
35	SIEWE Jean Mermoz	Assistant	En poste
5- DEPARTEMENT DE CHIMIE ORGANIQUE (CO) (35)			
1	DONGO Etienne	Professeur	Vice-Doyen / PSAA
2	GHOGOMU TIH Robert Ralph	Professeur	Dir. IBAF/UDA
3	NGOUELA Silvère Augustin	Professeur	Chef de Département
4	NKENGFAK Augustin Ephrem	Professeur	Chef de Département
5	NYASSE Barthélemy	Professeur	En poste
6	PEGNYEMB Dieudonné Emmanuel	Professeur	Directeur/ MINESUP
7	WANDJI Jean	Professeur	En poste
8	Alex de Théodore ATCHADE	Maître de Conférences	DEPE/ Rectorat/UY1
9	EYONG Kenneth OBEN	Maître de Conférences	Chef Service Programme & Diplômes
10	FOLEFOC Gabriel NGOSONG	Maître de Conférences	En poste
11	FOTSO WABO Ghislain	Maître de Conférences	En poste
12	KEUMEDJIO Félix	Maître de Conférences	En poste
13	KEUMOGNE Marguerite	Maître de Conférences	En poste
14	KOUAM Jacques	Maître de Conférences	En poste
15	MBAZOA née DJAMA Céline	Maître de Conférences	En poste
16	MKOUNGA Pierre	Maître de Conférences	En poste
17	NOTE pos Olivier Placide	Maître de Conférences	Chef Service/MINESUP
18	NGO MBING Joséphine	Maître de Conférences	Sous/Direct.
19	NGONO BIKOBO Dominique Serge	Maître de Conférences	En poste
20	NOUNGOUE TCHAMO Diderot	Maître de Conférences	En poste
21	TABOPDA KUATE Turibio	Maître de Conférences	En poste
22	TCHOUANKEU Jean-Claude	Maître de Conférences	Doyen /FS/ UYI
23	TIH née NGO BILONG E. Anastasie	Maître de Conférences	En poste
24	YANKEP Emmanuel	Maître de Conférences	En poste
25	AMBASSA Pantaleon	Chargée de Cours	En poste
26	KAMTO Eutrophe Le Doux	Chargée de Cours	En poste
27	MVOT AKAK Carine	Chargée de Cours	En poste
28	NGNINTEDO Dominique	Chargé de Cours	En poste
29	NGOMO Orléans	Chargé de Cours	En poste
30	OUAHOUE WACHE Blandine M.	Chargée de Cours	En poste
31	SIELINOU TEDJON Valérie	Chargé de Cours	En poste
32	TAGATSING FOTSING Maurice	Chargé de Cours	En poste
33	ZONDENDEGOUNBA Ernestine	Chargée de Cours	En poste
34	MESSI Angélique Nicolas	Assistant	En poste

35	TSEMEUGNE Joseph	Assistant	En poste
6-DEPARTEMENT D'INFORMATIQUE (IF) (26)			
1	ATSA ETOUNDI Roger	Professeur	Chef Div. MINESUP
2	FOUDA NDJODO Marcel Laurent	Professeur	Chef Dpt ENS/Chef IGA.MINESUP
3	NDOUNDAM René	Maître de Conférences	En poste
4	AMINOUE Halidou	Chargé de Cours	En poste
5	DJAM Xaviera YOUH - KIMBI	Chargé de Cours	En poste
6	EBELE Serge Alain	Chargé de Cours	En poste
7	KOUOKAM KOUOKAM E. A.	Chargé de Cours	En poste
8	MELATAGIA YONTA Paulin	Chargé de Cours	En poste
9	MOTO MPONG Serge Alain	Chargé de Cours	En poste
10	TAP AMO Hyppolite	Chargé de Cours	En poste
11	ABESSOLO ALO'O Gislain	Chargé de Cours	En poste
12	KAMGUEU Patrick Olivier	Chargé de Cours	En poste
13	MONTHE DJIADEU Valery M.	Chargé de Cours	En poste
14	OLLE OLLE Daniel Claude	Chargé de Cours	C/D Enset. Ebolowa
15	TINDO Gilbert	Chargé de Cours	En poste
16	TSOPZE Norbert	Chargé de Cours	En poste
17	WAKU KOUAMOU Jules	Chargé de Cours	En poste
18	BAYEM Jaques Narcisse	Assistant	En poste
19	DOMGA KOMGUEM Rodrigue	Assistant	En poste
20	KODECK Stéphane Gaël Raymond	Assistant	En poste
21	HAMZA Adamou	Assistant	En poste
22	JIOMEKONG AZANZI Fidel	Assistant	En poste
23	MAKEMBE. S. Oswald	Assistant	En poste
24	MESSI NGUELE Thomas	Assistant	En poste
25	MEYEMDOU Nadège Sylvianne	Assistante	En poste
26	NKONDOCK. MI. BAHANACK.N.	Assistant	En poste
7-DEPARTEMENT DE MATHEMATIQUES (MA) (30)			
1	EMVUDU WONO Yves S.	Professeur	CD Info/ Inspecteur MINESUP
2	AYISSI Raoult Domingo	Maître de Conférences	Chef de Département
3	NKUIMI JUGNIA Célestin	Maître de Conférences	En poste
4	NOUNDJEU Pierre	Maître de Conférences	En poste
5	MBEHOU Mohamed	Maître de Conférences	En poste
6	TCHAPNDA MABO Sophonie B.	Maître de Conférences	Directeur/AIMS Rwanda
7	AGHOUKENG JIOFACK Jean Gérard	Chargé de Cours	Chef Cellule MINPLAMAT
8	CHENDJOU Gilbert.	Chargé de Cours	En poste
9	DJIADEU NGAHA Michel	Chargé de Cours	En poste
10	DOUANLA YONTA Herman	Chargé de Cours	En poste
11	FOMEKONG Christophe	Chargé de Cours	En poste
12	KIANPI Maurice	Chargé de Cours	En poste
13	KIKI Maxime Armand	Chargé de Cours	En poste

14	MBAKOPGu Merlin	Chargé de Cours	En poste
15	MBANG Joseph	Chargé de Cours	En poste
16	MBELE BIDIMA Martin Ledoux	Chargé de Cours	En poste
17	MENGUE MENGUE David Joe	Chargé de Cours	En poste
18	NGUEFACK Bernard	Chargé de Cours	En poste
19	NIMPA PEFOUNKEU Romain	Chargé de Cours	En poste
20	POLA DOUNDOU Emmanuel	Chargé de Cours	En poste
21	TAKAM SOH Patrice	Chargé de Cours	En poste
22	TCHANGANG Roger Duclos	Chargé de Cours	En poste
23	TCHOUNDJA Edgar Landry	Chargé de Cours	En poste
24	TETSADJIO TCHILEPECK M. E.	Chargée de Cours	En poste
25	TIAYA TSAGUE N. Anne-Marie	Chargée de Cours	En poste
26	MBIAKOP Hilaire George	Assistant	En poste
27	BITYE MVONDO Esther Claudine	Assistante	En poste
28	MBATAKOU Salomon Joseph	Assistant	En poste
29	MEFENZA NOUNTU Thiery	Assistant	En poste
30	TCHEUTIA Daniel Duviol	Assistant	En poste
8-DEPARTEMENT DE MICROBIOLOGIE (MIB) (18)			
1	ESSIA NGANG Jean Justin	Professeur	DRV/IMPM
2	BOYOMO ONANA	Maître de Conférences	En poste
3	NWAGA Dieudonné M.	Maître de Conférences	En poste
4	NYEGUE Maximilienne Ascension	Maître de Conférences	En poste
5	RIWOM Sara Honorine	Maître de Conférences	En poste
6	SADO KAMDEM Sylvain Leroy	Maître de Conférences	En poste
7	ASSAM ASSAM Jean Paul	Chargé de Cours	En poste
8	BODA Maurice	Chargé de Cours	En poste
9	BOUGNOM Blaise Pascal	Chargé de Cours	En poste
10	ESSONO OBOUGOU Germain G.	Chargé de Cours	En poste
11	NJIKI BIKOÏ Jack	Chargé de Cours	En poste
12	TCHIKOUA Roger	Chargé de Cours	En poste
13	ESSONO Damien Marie	Assistante	En poste
14	LAMYE Glory MOH	Assistant	En poste
15	MEYIN A EBONG Solange	Assistante	En poste
16	NKOUDOU ZE Nardis	Assistant	En poste
17	SAKE NGANE Carole Stéphanie	Assistante	En poste
18	TOBOLBAÏ Richard	Assistant	En poste
9. DEPARTEMENT DE PYSIQUE (PHY) (42)			
1	BEN- BOLIE Germain Hubert	Professeur	En poste
2	ESSIMBI ZOBO Bernard	Professeur	En poste
3	KOF ANE Timoléon Crépin	Professeur	En poste
4	NANA ENGO Serge Guy	Professeur	Chef de Département
5	NDJAKA Jean Marie Bienvenu	Professeur	En poste
6	NOUAYOU Robert	Professeur	Sous-Directeur /MINRESI

7	NJANDJOCK NOUCK Philippe	Professeur	En poste
8	PEMHA Elkana	Professeur	Doyen Univ/Bda
9	TABOD Charles TABOD	Professeur	En poste
10	TCHAWOUA Clément	Professeur	En poste
11	WOAFO Paul	Professeur	DG/HYDRO Mekin
12	BIYA MOTTO Frédéric	Maître de Conférences	En poste
13	BODO Bertrand	Maître de Conférences	En poste
14	DJUIDJE KENMOE épouse ALOYEM	Maître de Conférences	Chef Division. UN
15	EKOBENA FOU DA Henri Paul	Maître de Conférences	En poste
16	EYEBE FOU DA Jean Sire	Maître de Conférences	En poste
17	FEWO Serge Ibraïd	Maître de Conférences	En poste
18	HONA Jacques	Maître de Conférences	En poste
19	MBANE BIOUELE César	Maître de Conférences	En poste
20	NANA NBENDJO Blaise	Maître de Conférences	En poste
21	NDOP Joseph	Maître de Conférences	En poste
22	SAIDOU	Maître de Conférences	MINERESI
23	SIEWE SIEWE Martin	Maître de Conférences	En poste
24	SIMO Elie	Maître de Conférences	En poste
25	VONDOU Derbetini Appolinaire	Maître de Conférences	En poste
26	WAKATA née BEYA Annie	Maître de Conférences	Sous-Directeur/MINESUP
27	ZEKENG Serge Sylvain	Maître de Conférences	En poste
28	ABDOURAHIMI	Chargé de Cours	En poste
29	EDONGUE HER VAIS	Chargé de Cours	En poste
30	ENYEGUE A NYAM épouse BELINGA	Chargé de Cours	En poste
31	FOUEDJIO David	Chargé de Cours	Chef Cell. MINADER
32	MBINACK Clément	Chargé de Cours	En poste
33	MBONO SAMBA Yves Christian U.	Chargé de Cours	En poste
34	MELI'I Joëlle Larissa	Chargée de Cours	En poste
35	MVOGO ALAIN	Chargé de Cours	En poste
36	OBOUNOU Marcel	Chargé de Cours	DA/Univ Inter Etat/Sangmélina
37	WOULACHE Rosalie Laure	Chargée de Cours	En poste
38	AYISSI EYEBE Guy François Valérie	Assistant	En poste
39	CHAMANI Roméo	Assistant	En poste
40	TEYOU NGOUPOU Ariel	Assistant	En poste
10-DEPARTEMENT DES SCIENCES DE LA TERRE (ST) (43)			
1	BITOM Dieudonné	Professeur	Doyen / FASA / UDs
2	FOUATEU Rose épouse YONGUE	Professeur	En poste
3	KAMGANG Pierre	Professeur	En poste
4	NDJIGUI Paul Désiré	Professeur	Chef de Département
5	NDAM NGOUPAYOU Jules-Remy	Professeur	En poste
6	NGOS 111 Simon	Professeur	DAAC/Uma
7	NKOUMBOU Charles	Professeur	En poste

8	NZENTI Jean-Paul	Professeur	En poste
9	ABOSSOLO née ANGUE Monique	Maître de Conférences	Vice-Doyen/ DRC
10	GHOGOMU Richard TANWI	Maître de Conférences	CD/Uma
11	MOUNDI Amidou	Maître de Conférences	CT/ MINIMDT
12	NGUEUTCHOUA Gabriel	Maître de Conférences	CEA/MINRESI
13	NJILAH Isaac KONFOR	Maître de Conférences	En poste
14	ONANA Vincent Laurent	Maître de Conférences	En poste
15	BISSO Dieudonné	Maître de Conférences	Directeur/Projet Barrage Memve'ele
16	EKOMANE Emile	Maître de Conférences	En poste
17	GANNOS Sylvestre	Maître de Conférences	En poste
18	NYECK Bruno	Maître de Conférences	En poste
19	TCHOUANKOUE Jean-Pierre	Maître de Conférences	En poste
20	TEMDJIM Robert	Maître de Conférences	En poste
21	YENE ATANGANA Joseph Q.	Maître de Conférences	Che Div. /MINTP
22	ZOO ZAME Philémon	Maître de Conférences	DG/ART
23	ANABA ONANA Achille Basile	Chargé de cours	En poste
24	BEKOA Etienne	Chargé de cours	En poste
25	ELISE SABABA	Chargé de cours	En poste
26	ESSONO Jean	Chargé de cours	En poste
27	EYONG JOHN TAKEM	Chargé de cours	En poste
28	FUH Calistus Gentry	Chargé de cours	Sec. D 'Etat/MINMIDT
29	LAMILLEN BILLA Daniel	Chargé de cours	En poste
30	MBESSE CECILE Olive	Chargée de cours	En poste
31	MBIDA YEM	Chargé de cours	En poste
32	METANG Victor	Chargé de cours	En poste
33	MINYEM Dieudonné-Lucien	Chargé de cours	CD/Uma
34	NGO BELNOUN Rose Noël	Chargée de cours	En poste
35	NGO BIDJECK Louise Marie	Chargé de cours	En poste
36	NOMO NEGUE Emmanuel	Chargé de cours	En poste
37	NTSAMA ATANGANA Jacqueline	Chargée de cours	En poste
38	TCHAKOUNTE J. épouse NOUMBEM	Chargé de cours	Che .cell / MINRESI
39	TCHAPTCHET TCHATO De P.	Chargé de cours	En poste
40	TEHNA Nathanaël	Chargé de cours	En poste
41	TEMGA Jean Pierre	Chargé de cours	En poste
42	FEUMBA Roger	Assistant	En poste
43	MBANGA NYOBE Jules	Assistant	En poste

Répartition chiffrée des Enseignants de la Faculté des Sciences de l'Université de Yaoundé I

NOMBRE D'ENSEIGNANTS					
Département	Professeurs	Maîtres de Conférences	Chargés de Cours	Assistants	Total
BCH	8 (1)	13 (07)	14 (08)	03 (02)	38 (18)
BPA	13 (1)	09 (04)	19 (06)	05 (02)	46 (13)
BPV	6 (0)	10 (02)	9 (05)	07 (01)	32 (08)
CI	10 (1)	09 (02)	13 (02)	03 (0)	35 (05)
CO	07 (0)	19 (04)	09 (03)	02 (0)	37 (07)
IN	02 (0)	01 (0)	14 (0)	09 (01)	26 (01)
MAT	01 (0)	05 (0)	19 (02)	05 (01)	30 (3)
MIB	01 (0)	05 (02)	06 (0)	06 (03)	18 (5)
PHY	11 (0)	16 (02)	10 (02)	03 (0)	40 (4)
ST	08 (01)	14 (01)	19 (03)	02 (0)	43 (5)
Total	67 (4)	101 (24)	132 (31)	45 (10)	345 (69)

Soit un total de 345 enseignants (69) dont :

- Professeurs 67 (4)
- Maîtres de Conférences 101 (24)
- Chargés de Cours 132 (31)
- Assistants 45 (10)
- (69) = Nombre de Femmes

DEDICACE

À mes enfants Belle Nanga Adolphe Bryan, Mbezele Nanga Christine Kate, Messanga Nanga

Gabriel Willian et Nguissan Nanga Annie Laetitia.

REMERCIEMENTS

Par les lignes qui suivent, je voudrais exprimer mes remerciements et traduire ma reconnaissance à tous ceux qui d'une manière ou d'une autre ont su m'encadrer, me soutenir, me conseiller et m'accompagner tout au long de ces années de formation.

Je tiens tout d'abord à remercier Dr Rachid Hanna par qui ce travail a été initié. Tant du point de vue scientifique qu'humain, j'ai apprécié de travailler avec vous durant ces années. Vos grandes qualités m'ont amené chaque fois à plus de rigueur et de dévouement dans mon travail et à construire mon raisonnement. Merci pour la confiance que vous m'avez témoignée en me chargeant de cette tâche.

Je serais aussi reconnaissant au Pr. Champlain Djieto-Lordon qui m'a accompagné scientifiquement mais aussi amicalement, tout au long et difficile trajet. Son ardeur et son souci du travail sérieux et bien fait m'ont conduit à la réalisation de cette thèse. Je lui exprime ma profonde gratitude.

Je tiens également à remercier tous les enseignants du Département de Biologie et de Physiologie Animales de la Faculté des Sciences de l'Université de Yaoundé I pour les précieuses connaissances qu'ils m'ont transmises.

J'adresse également mes sincères remerciements à Dr Komi Fiaboé qui, de par sa rigueur, a donné un coup d'accélérateur à l'achèvement de cette thèse. Je vous reste reconnaissant Komi.

Mes remerciements à Dr Apollin Fotso pour sa forte implication dans tous les travaux liés à cette thèse.

J'exprime ma reconnaissance à l'égard de toutes les personnes qui ont relu ce travail. Merci pour vos corrections et vos suggestions. Il s'agit de : Gaëlle Mokam, Edwige Djomaha et Jules Lienou.

À mes collègues du laboratoire d'Entomologie de l'IITA qui ont parfois abandonné leurs familles pour m'assister dans la collecte des données les jours fériés et non ouvrables. Je pense ici à Jean Remis Ayo Ayo, Fabien Abada et Tatiana Ebene. Merci également à Serge Tchounkeu pour l'aide apportée dans la collecte des données au verger de Fombot. Une pensée pieuse au chauffeur Feu Gabriel Simo qui, au-delà de son travail, était disponible à nous apporter un coup de main sur le terrain.

À mon épouse Agnès Ghislaine Tamba Belle qui à mes côtés n'a cessé de m'encourager.

Mes camarades de la promotion 2013-2014 de Zoologie en particulier Michel Dongmo, Marina Kameni et Stanislas Elysée Madeng. Votre soutien inconditionnel m'a permis malgré toutes les difficultés d'avancer.

Que tous ceux qui de près ou de loin m'ont aidé dans la réalisation de ce travail trouvent ici l'expression de mes sincères remerciements.

TABLE DES MATIERES

	Pages
LISTE DES ENSEIGNANTS PERMANENTS	i
DEDICACE	xi
REMERCIEMENTS	xii
TABLE DES MATIERES	xiii
LISTE DES ABBREVIATIONS	xvi
DEFINITION DES TERMES	xvii
LISTE DES FIGURES	xviii
LISTE DES TABLEAUX	xx
RESUME	xxi
ABSTRACT	xxiii
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I. REVUE DE LA LITTERATURE	6
I.1. Généralités sur <i>Bactrocera dorsalis</i> (Hendel, 1912)	7
I.1.1. Systématique.....	7
I.1.2. Origine, distribution et invasion	7
I.1.3. Biologie	10
I.1.4. Ecologie et éthologie	11
I.1.5. Plantes hôtes	12
I.1.6. Dégâts du ravageur.....	13
I.1.7. Moyens de lutte.....	13
I.2. Parasitoïde <i>Fopius arisanus</i> (Sonan, 1932)	14
I.2.1. Systématique.....	14
I.2.2. Distribution géographique	15
I.2.3. Description morphologique.....	16
I.2.4. Développement et cycle biologique.....	18
I.2.5. Ecologie et comportement	19
I.3. Modèles bioclimatiques	23
I.3.1. Définition	23
I.3.2. Modèles bioclimatiques régis par la température	24
I.3.3. Approche inductive	24
I.3.4. Approche déductive	24
CHAPITRE II. CADRE GEOGRAPHIQUE, MATERIEL ET METHODES	26
II.1. Sites d'étude	27
II.1.1. Zone des hauts plateaux de l'Ouest.....	28
II.1.2. Zone de forêt humide à pluviométrie bimodale.....	29
II.1.3. Caractéristiques des vergers de piégeage.....	31
II.2. Matériel	32
II.2.1. Matériel biologique.....	32
II.2.2. Matériel de piégeage	33
II.2.3. Matériel de collecte des données climatiques	34
II.2.4. Matériel divers.....	35
II.3. Méthodes	35
II.3.1. Etude des fluctuations saisonnières des populations de <i>Bactrocera dorsalis</i>	35

II.3.2. Etude du spectre d'hôtes et des préférences trophiques de <i>Bactrocera dorsalis</i>	37
II.3.3. Etude de l'effet du substrat végétal sur le parasitisme et les paramètres biologiques de <i>Fopius arisanus</i>	39
II.3.4. Etude de l'impact de la température sur les traits de vie de <i>Fopius arisanus</i>	45
II.3.5. Etude de la distribution prédictive de la population de <i>Fopius arisanus</i>	53
II.3.6. Traitement et analyse des données	54
CHAPITRE III. RESULTATS	57
III.1. Fluctuations saisonnières des populations de <i>Bactrocera dorsalis</i>	58
III.1.1. Diversité et abondance des Tephritidae dans les pièges	58
III.1.2. Abondances annuelles des mâles et des femelles de <i>Bactrocera dorsalis</i> dans les pièges	59
III.1.3. Fluctuations saisonnières des sous-populations mâles	60
III.1.4. Fluctuations saisonnières des sous-populations femelles	61
III.1.5. Influence des facteurs abiotiques sur l'abondance des sous-populations de <i>Bactrocera dorsalis</i>	62
III.2. Spectre d'hôtes et préférences trophiques de <i>Bactrocera dorsalis</i>	64
III.2.1. Espèces végétales explorées et disponibilité saisonnière	64
III.2.2. Spectre d'hôtes de <i>Bactrocera dorsalis</i>	67
III.2.3. Répartition de <i>Bactrocera dorsalis</i> dans les espèces fruitières mis en incubation	68
III.2.4. Densités d'infestation des Tephritidae en fonction des espèces fruitières échantillonnées	70
III.3. Effet du substrat végétal sur le parasitisme des œufs de <i>Bactrocera dorsalis</i> par <i>Fopius arisanus</i> et sur les paramètres biologiques du parasitoïde	76
III.3.1. Effet du substrat végétal sur la probabilité des œufs de <i>Bactrocera dorsalis</i> d'être parasités par <i>Fopius arisanus</i>	76
III.3.2. Effet du substrat végétal sur le taux d'émergence des parasitoïdes	77
III.3.3. Effet du substrat végétal sur le parasitisme de <i>Bactrocera dorsalis</i> par <i>Fopius arisanus</i> au laboratoire	80
III.3.4. Effet du substrat végétal sur le parasitisme de <i>Bactrocera dorsalis</i> par <i>Fopius arisanus</i> en champ	81
III.3.5. Effet du substrat végétal sur les paramètres biologiques de <i>Fopius arisanus</i>	83
III.3.6. Effet du substrat végétal sur les paramètres biologiques de <i>Bactrocera dorsalis</i>	85
III.4. Modélisation de l'effet de la température sur les traits de vie de <i>Fopius arisanus</i>	87
III.4.1. Durée du développement	87
III.4.2. Taux de développement des stades immatures de <i>Fopius arisanus</i>	88
III.4.3. Mortalité des stades immatures	90
III.4.4. Longévité et sénescence des adultes	91
III.4.5. Fécondité des femelles de <i>Fopius arisanus</i>	92
III.4.6. Simulation des paramètres de la table de vie	92
III.4.7. Validation du modèle mathématique	94

III.5. Potentiel d'établissement et efficacité de <i>Fopius arisanus</i> sous un scénario de changement climatique	94
III.5.1. Zones potentielles d'introduction de <i>Fopius arisanus</i> en Afrique	94
III.5.2. Nombre de générations réalisables par <i>Fopius arisanus</i> en Afrique	97
III.5.3. Croissance potentielle de <i>Fopius arisanus</i> en Afrique	100
III.5.4. Zones potentielles d'introduction de <i>Fopius arisanus</i> au Cameroun	101
CHAPITRE IV. DISCUSSION GENERALE	103
IV.1. Abondance et fluctuations saisonnières des populations de <i>Bactrocera dorsalis</i>	104
IV.1.1. Abondance de <i>Bactrocera dorsalis</i> dans les pièges	104
IV.1.2. Fluctuations saisonnières des populations de <i>Bactrocera dorsalis</i>	104
IV.1.3. Influence des facteurs abiotiques	105
IV.2. Spectre d'hôtes et préférences trophiques de <i>Bactrocera dorsalis</i>	106
IV.2.1. Disponibilité saisonnière des espèces fruitières	106
IV.2.2. Spectre d'hôtes, préférences trophiques et niveau d'infestation de <i>Bactrocera dorsalis</i>	106
IV.2.3. Spectre d'hôtes et densité d'infestation des autres Tephritidae	108
IV.3. Effet du substrat végétal sur le parasitisme et les paramètres biologiques de <i>Fopius arisanus</i>	109
IV.3.1. Effet du substrat végétal sur la probabilité des œufs de <i>Bactrocera dorsalis</i> d'être parasités par <i>Fopius arisanus</i>	109
IV.3.2. Effet du substrat végétal sur le parasitisme de <i>Bactrocera dorsalis</i> par <i>Fopius arisanus</i> en laboratoire	110
IV.3.3. Effet du substrat végétal sur le parasitisme de <i>Bactrocera dorsalis</i> par <i>Fopius arisanus</i> en champ	112
IV.3.4. Effet du substrat végétal sur les paramètres biologiques de <i>Fopius arisanus</i> et de son hôte <i>Bactrocera dorsalis</i>	113
IV.3.5. Implication de l'étude dans l'établissement du parasitoïde	115
IV.4. Modélisation de l'effet de la température sur les traits de vie de <i>Fopius arisanus</i>	116
IV.4.1. Modèles sélectionnés	116
IV.4.2. Développement pré-imaginal, longévité et fécondité	117
IV.4.3. Exigences thermiques de <i>Fopius arisanus</i>	118
IV.4.4. Paramètres démographiques simulés et validation du modèle mathématique	119
IV. 5. Potentiel d'établissement et efficacité de <i>Fopius arisanus</i> sous un scénario de changement climatique	121
IV.5.1. Distribution prédictive de <i>Fopius arisanus</i> sous les conditions de températures actuelles et futures	121
IV.5.2. Zones favorables aux lâchers de <i>Fopius arisanus</i>	123
IV.5.3. Limitation de la modélisation	123
CONCLUSION, RECOMMANDATIONS ET PERSPECTIVES	124
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	128
ARTICLES PUBLIES	148
ANNEXES	149

LISTE DES ABBREVIATIONS

CGIAR : Groupe Consultatif pour la Recherche Agricole Internationale

ICCP : Intergovernmental Panel on Climate Change

ICIPE : Centre International d'Ecologie et de Physiologie des Insectes

ICRAFT : Centre International de Recherche en Agroforesterie

IITA : Institut International d'Agriculture Tropicale

IRAD : Institut de Recherche Agricole pour le Développement

DEFINITION DES TERMES

Densité d'infestation : nombre d'individus d'une espèce parasite par unité de poids, de surface ou de volume (Bush *et al.*, 1997).

Endoparasitoïde : parasitoïde dont les stades pré-imaginaux se nourrissent et se développent à l'intérieur du corps de leur hôte, par opposition aux ectoparasitoïdes (Wajnberg & Ris, 2007).

Kairomone : composé chimique émis par une espèce et qui, lorsqu'elle contacte une autre espèce, provoque chez cette dernière une réaction comportementale ou physiologique défavorable à l'émetteur (Mills & Wajnberg, 2008).

Koïnobionte : parasitoïde qui ne tue ni ne paralyse son hôte après l'oviposition, permettant ainsi le développement ultérieur de ce dernier, par opposition aux parasitoïdes idiobiontes (Wajnberg & Ris, 2007).

Niche écologique : ensemble des conditions climatiques, facteurs édaphiques et ressources alimentaires nécessaires à l'existence et à la reproduction d'une population (Rousse, 2007).

Parasitisme apparent : parasitisme évalué sur la base du nombre de parasitoïdes adultes qui ont émergé (Vayssières *et al.*, 2011).

Parasitisme réel : parasitisme dont l'évaluation prend en compte non seulement les individus émergés, mais aussi ceux dont le développement a avorté à un stade avancé et dont les restes sont observables dans les pupes de leurs hôtes (Vayssières *et al.*, 2011).

Plasticité éthologique : faculté d'adaptation d'un individu à une diversité de milieux par modification relativement durable de son comportement (Rousse, 2007).

Polyphage : qui se nourrit sur une vaste gamme d'hôtes ; un phytophage se nourrit sur les plantes de plus d'une famille (Ouédraogo *et al.*, 2011).

Pupaison : chez les insectes holométaboles, c'est la formation de la pupa (Aluja & Liedo, 2013).

Synomone : composé secondaire émis par une plante pour attirer les ennemis naturels d'organismes phytophages (Mills & Wajnberg, 2008).

Solitaire : organisme hôte ayant des besoins nutritionnels limitant à un seul individu le nombre de ceux qui peuvent se développer, par opposition à un parasitoïde grégaire (Wajnberg & Ris, 2007).

Succès appât : mélange comprenant des substances alimentaires et un insecticide à base de Spinosad (0,24 g/l). Le Spinosad est un produit fermenté dérivé d'une bactérie du sol, *Saccharopolyspora* qui a un effet insecticide (Vayssières *et al.* 2008).

Table de vie complète : méthode transversale qui montre l'histoire de vie de chaque individu de la cohorte (Carey, 2001).

LISTE DES FIGURES

	Pages
Figure 1. Distribution géographique mondiale de <i>Bactrocera dorsalis</i>	8
Figure 2. Stades immatures de <i>Bactrocera dorsalis</i>	9
Figure 3. Adultes de <i>Bactrocera dorsalis</i>	10
Figure 4. Cycle biologique de <i>Bactrocera dorsalis</i>	11
Figure 5. Distribution géographique mondiale de <i>Fopius arisanus</i>	16
Figure 6. Stades immatures de <i>Fopius arisanus</i>	17
Figure 7. Adulte femelle de <i>Fopius arisanus</i>	17
Figure 8. Zone d'étude et sites explorés	27
Figure 9. Diagramme ombrothermique de Foubot (2013-2016).....	28
Figure 10. Diagramme ombrothermique de Nkolbisson (2013-2016)	30
Figure 11. Types de pièges utilisés.....	33
Figure 12. Incubation des fruits à l'IITA.....	38
Figure 13. Dispositif d'élevage des adultes de <i>Bactrocera dorsalis</i> au laboratoire.....	40
Figure 14. Protection des fruits contre l'infestation naturelle	41
Figure 15. Dispositif d'évaluation de l'influence du substrat végétal sur le parasitisme de <i>Bactrocera dorsalis</i> par <i>Fopius arisanus</i> en situation de choix.	43
Figure 16. Dispositif d'évaluation de l'influence du substrat végétal sur le parasitisme de <i>Bactrocera dorsalis</i> par <i>Fopius arisanus</i> en situation de non-choix	44
Figure 17. Variation journalière de la température (a) et de l'hygrométrie (b) dans la serre sous ombrière pendant la période de l'étude	46
Figure 18. Dispositif de collecte des œufs de <i>Bactrocera dorsalis</i> (a) et de <i>Fopius arisanus</i> (b) au laboratoire	48
Figure 19. Dispositif d'évaluation de la ponte journalière de <i>Fopius arisanus</i> au laboratoire	49
Figure 20. Principales espèces de mouches de fruits capturées dans les pièges	59
Figure 21. Fluctuations saisonnières des sous-populations mâles de <i>Bactrocera dorsalis</i> en relation avec la phénologie des manguiers et des goyaviers dans les vergers de Foubot (zone III) et de Nkolbisson (zone V) entre 2013 et 2016	61
Figure 22. Fluctuations saisonnières des sous-populations des femelles de <i>Bactrocera</i> <i>dorsalis</i> en relation avec la phénologie des manguiers et des goyaviers dans les vergers de Foubot (zone III) et de Nkolbisson (zone V) entre 2013 et 2016	62
Figure 23. Abondance relative des téphritidés sur les fruits de <i>Mangifera indica</i> et de <i>Psidium guajava</i> dans les zones agroécologiques III (a et c) et V (b et d) entre 2013 et 2015.....	69
Figure 24. Densité moyenne des téphritidés par unité de poids de tous les fruits (a) et chez les fruits échantillonnés au minimum 10 fois (b) dans les deux zones agroécologiques confondues.....	71
Figure 25. Densité moyenne des téphritidés par unité de poids de fruits en fonction de la localité d'échantillonnage (a) et en fonction des localités explorées au minimum 10 fois (b).....	72
Figure 26. Densité moyenne de <i>Bactrocera dorsalis</i> par unité de poids de fruits obtenue pour tous les fruits (a) et pour les fruits échantillonnés au moins 10 fois (b) dans les deux zones agroécologiques confondues.	73

Figure 27. Pourcentage d'essais de ponte des femelles de <i>Fopius arisanus</i> dans les œufs de <i>Bactrocera dorsalis</i> logés dans quatre lots de substrats	76
Figure 28. Effet du substrat végétal sur la taille du corps des adultes mâles et femelles de <i>Fopius arisanus</i>	83
Figure 29. Influence du substrat végétal sur la longueur du tibia postérieur des adultes mâles et femelles de <i>Fopius arisanus</i>	84
Figure 30. Influence du substrat végétal sur la longueur de l'ovipositeur des femelles de <i>Fopius arisanus</i>	84
Figure 31. Effet du substrat végétal sur la taille du corps des adultes mâles et femelles de <i>Bactrocera dorsalis</i>	86
Figure 32. Effet du substrat végétal sur la longueur du tibia postérieur des adultes mâles et femelles de <i>Bactrocera dorsalis</i>	86
Figure 33. Effet de la température sur le taux de développement des stades immatures de <i>Fopius arisanus</i> élevé sur <i>Bactrocera dorsalis</i>	89
Figure 34. Effet de la température sur la survie des stades immatures de <i>Fopius arisanus</i> élevé sur <i>Bactrocera dorsalis</i>	90
Figure 35. Effet de la température sur la sénescence des adultes de <i>Fopius arisanus</i>	91
Figure 36. Effet de la température sur la reproduction des femelles de <i>Fopius arisanus</i>	92
Figure 37. Distribution mondiale de <i>Fopius arisanus</i> , supposée en 2000, selon le modèle biologique développé	95
Figure 38. Distribution de <i>Fopius arisanus</i> à travers les zones de production des fruits tropicaux d'Afrique, selon le modèle biologique développé : supposée en 2000 (a), prévue en 2050 (b) et variation de l'indice d'établissement entre 2000 et 2050 (c).....	96
Figure 39. Nombre de générations de <i>Fopius arisanus</i> à travers les zones de production des fruits tropicaux d'Afrique, selon le modèle biologique développé : supposé réalisé en 2000 (a), prévu en 2050 (b) et variation de l'indice de génération entre 2000 et 2050 (c).....	98
Figure 40. Croissance de la population de <i>Fopius arisanus</i> à travers les zones de production des fruits tropicaux d'Afrique, selon le modèle biologique développé : supposée en 2000 (a), prévue en 2050 (b) et variation de l'indice d'activité entre 2000 et 2050 (c).....	101
Figure 41. Distribution de <i>Fopius arisanus</i> au Cameroun, selon le modèle biologique développé : supposée en 2000 (a), prévue en 2050 (b) et variation de l'indice d'établissement entre 2000 et 2050 (c).....	101
Figure 42. Nombre de générations de <i>Fopius arisanus</i> au Cameroun, selon le modèle biologique développé : supposé en 2000 (a), prévu en 2050 (b) et variation de l'indice de génération entre 2000 et 2050 (c).	102
Figure 43. Croissance de la population de <i>Fopius arisanus</i> au Cameroun, selon le modèle biologique développé : supposée en 2000 (a), prévue en 2050 (b) et variation de l'indice d'activité entre 2000 et 2050 (c).....	102

LISTE DES TABLEAUX

	Pages
Tableau I. Espèces fruitières utilisées dans les essais de laboratoire	32
Tableau II. Abondance relative des espèces de téphritidés capturées par type d'attractif dans les vergers de Foubot (zone III) et de Nkolbisson (zone V) entre 2013 et 2016.....	58
Tableau III. Abondances moyennes annuelles des mâles et des femelles de <i>Bactrocera dorsalis</i> capturés par type d'attractif dans les vergers de Foubot (zone III) et de Nkolbisson (zone V) entre 2013 et 2016.....	60
Tableau IV. Corrélation de Pearson entre les captures des mâles et des femelles de <i>Bactrocera dorsalis</i> et les facteurs abiotiques dans les vergers de Foubot et de Nkolbisson	63
Tableau V. Régression multiple entre les captures des mâles et des femelles de <i>Bactrocera dorsalis</i> et les facteurs abiotiques.....	64
Tableau VI. Données sur les fruits des espèces de plantes hôtes échantillonnées dans l'ensemble des deux zones agroécologiques entre 2013 et 2015.....	65
Tableau VII. Disponibilité saisonnière des espèces fruitières dans les zones agroécologiques explorées	66
Tableau VIII. Fréquence d'occurrence (%) et de co-infestation de <i>Bactrocera dorsalis</i> avec les autres Tephritidae dans les fruits des espèces végétales hôtes échantillonnées	68
Tableau IX. Abondance relative des espèces de téphritidés obtenus sur les autres fruits dans les zones agroécologiques III et V entre 2013 et 2015.....	70
Tableau X. Densité moyenne d'infestation des fruits (nombre de mouches/kg) incubés en fonction des localités d'échantillonnage.....	75
Tableau XI. Influence du substrat végétal sur le nombre d'adultes de <i>Fopius arisanus</i> par kg de fruits, le taux d'émergence, le taux de parasitisme et la mortalité de <i>Fopius arisanus</i> dans les pupes en situation de choix au laboratoire.....	78
Tableau XII. Influence du substrat végétal sur le nombre d'adultes de <i>Fopius arisanus</i> par kg de fruits, le taux d'émergence, le taux de parasitisme et la mortalité de <i>Fopius arisanus</i> dans les pupes en situation de non-choix au laboratoire.....	79
Tableau XIII. Parasitisme moyen des œufs de <i>Bactrocera dorsalis</i> par <i>Fopius arisanus</i> sur différentes espèces de fruits en champ	82
Tableau XIV. Durée moyenne du développement (jours) des adultes mâles et femelles de <i>Fopius arisanus</i> et de son hôte <i>Bactrocera dorsalis</i> élevés sur différents substrats végétaux.....	85
Tableau XV. Durée du développement de <i>Fopius arisanus</i> élevé sur <i>Bactrocera dorsalis</i> à températures constantes, estimée à partir des modèles non-linéaires logit, probit et complémentaire log-log	88
Tableau XVI. Paramètres démographiques de <i>Fopius arisanus</i> issus de la simulation stochastique à températures constantes	93
Tableau XVII. Paramètres démographiques simulés et observés de <i>Fopius arisanus</i> issus de la validation du modèle mathématique	94

RESUME

Bactrocera dorsalis (Hendel) constitue une contrainte majeure au développement de la filière fruits et légumes au Cameroun. Son principal parasitoïde, *Fopius arisanus* (Sonan), a été introduit en Afrique à partir des îles hawaïennes pour une lutte biologique contre ce ravageur. Jusqu'à ce jour, aucune étude scientifique n'a été menée sur l'écologie du système *B. dorsalis*/*F. arisanus* dans le contexte du Cameroun. La présente étude vise donc à réduire ce déficit d'informations, en fournissant des données de base nécessaires au développement d'un programme de lutte intégrée. Cette étude s'est articulée autour de cinq objectifs spécifiques : i) étudier les fluctuations saisonnières des populations de *B. dorsalis* en relation avec la phénologie des plantes hôtes, ii) déterminer le spectre d'hôtes et les préférences trophiques de *B. dorsalis*, iii) évaluer l'influence du milieu végétal hôte de *B. dorsalis* sur le parasitisme et les paramètres biologiques de *F. arisanus*, iv) évaluer l'influence de la température sur l'histoire de vie de *F. arisanus*, v) prédire la distribution de *F. arisanus* en Afrique tropicale dans un scénario de changement climatique. Un suivi hebdomadaire d'un réseau de pièges et de la phénologie des plantes présentes dans les vergers de Foubot et de Nkolbisson ont été réalisés pendant quatre ans (de 2013 à 2016). Les fruits des plantes cultivées et sauvages ont été échantillonnés pendant trois ans (2013-2015) dans six et quatre localités situées respectivement dans les zones agroécologiques III et V du Cameroun. Les essais en situation de choix et de non-choix au laboratoire ont permis d'évaluer le parasitisme des œufs de *B. dorsalis* par *F. arisanus*, contenus dans les fruits de 11 espèces végétales. Cette analyse a également été faite au verger mixte de l'IITA à Nkolbisson. Les paramètres biologiques du parasitoïde et de son hôte ont été étudiés sur les individus obtenus en situation de non-choix. La modélisation des chrono-séquences de *F. arisanus* a été effectuée à partir des données de la table de vie de ce parasitoïde, obtenues au laboratoire à des températures fixes dans la gamme variant de 15 à 35 °C. La plateforme de modélisation des cycles de vie des insectes ILCYM a été utilisée pour la sélection des modèles, les simulations des paramètres démographiques et la distribution afro-tropicale de *F. arisanus*. Neuf morpho-espèces de mouches de fruits ont été identifiées dans les deux zones agroécologiques : *Bactrocera dorsalis*, *Ceratitis cosyra*, *C. anonae*, *C. capitata*, *C. breinii*, *C. punctata*, *Dacus bivittatus*, *D. punctatifrons* et *Perilampus* sp. Une forte dominance, de plus de 98 % d'abondance, de *B. dorsalis* a été observée dans les deux vergers. Les captures des mâles et des femelles de *B. dorsalis* ont significativement varié en fonction des années dans le verger de Foubot, mais pas dans celui de Nkolbisson. Indépendamment du sexe du ravageur, ces captures ont été plus abondantes pendant la saison humide (juin) dans la zone III et pendant la petite saison pluvieuse (mai) dans la zone V. Les pics de pullulation de *B. dorsalis*

ont coïncidé avec la présence des mangues et des goyaves dans les vergers bien que ce ravageur ait été identifié sur les fruits de 16 espèces végétales sur 21 échantillonnées. Outre *B. dorsalis*, trois autres espèces de téphritidés ont émergé des fruits. La densité d'infestation par kilogramme de fruits a été plus élevée sur ceux de *Mangifera indica* et de *Irvingia gabonensis* qui ont constitué les hôtes préférentiels. Le parasitisme réel des œufs de *B. dorsalis*, par *F. arisanus*, contenus dans les fruits de *Psidium guajava*, *I. gabonensis* et *I. wombolu* en situation de choix, dans les fruits de *P. guajava* en situation de non-choix et dans ceux de *Eriobotrya japonica* en champ a été élevé. De tous les fruits testés au laboratoire, la taille du corps et la longueur du tibia postérieur ont été plus grandes chez les mâles et les femelles de *F. arisanus* émergés des fruits de *M. indica*. La durée moyenne de développement, tous sexes confondus, de *F. arisanus*, élevé sur *B. dorsalis*, est apparue longue dans les fruits d'*E. japonica* et courte dans ceux de *Carica papaya*. Cette durée de développement de l'œuf à l'adulte a été estimée par le modèle probit à 64,82 et 18,97 jours à 15 et 30 °C respectivement ; le seuil de température estimé par la fonction linéaire s'est situé à 7,62 et 7,73 °C pour les stades œuf-larve et pupes respectivement, avec des constantes thermiques de 181,82 et de 222,22 degrés-jours ; le plafond de température, estimé par le modèle Logan 1 a été de 33,75 °C pour le stade œuf-larve et 32,15 °C pour les pupes, la mortalité des stades immatures étant plus élevée aux températures 15 et 30 °C. La fécondité maximale, obtenue à partir de la fonction polynomiale de second degré a été de 205 œufs/femelle à 22 °C. Les paramètres de la table vie, simulés entre 15 et 30 °C, ont significativement été affectés par la température. D'après la distribution afro-tropicale simulée dans cette étude, l'aire de l'Afrique centrale et orientale offre actuellement les meilleures conditions pour la survie et l'établissement de *F. arisanus* et son expansion vers l'Afrique australe est prévue en 2050. Au Cameroun, les hautes terres de l'Ouest, les zones de forêts humides et les hautes savanes guinéennes sont favorables à l'introduction de *F. arisanus*.

En conclusion, la présence du la mouche hôte, la qualité et la disponibilité des fruits des plantes hôtes et les conditions climatiques adéquates sont nécessaires à l'établissement et à la survie de *F. arisanus* dans les zones d'introduction.

Mots-clés : Téphritidés, bio-écologie, parasitoïde, lutte biologique, changement climatique, modélisation, prédiction.

ABSTRACT

Bactrocera dorsalis (Hendel) is a major constraint to the development of the fruit and vegetable sector in Cameroon. Its principal parasitoid, *Fopius arisanus* (Sonan) has been introduced – from Hawaii, USA - for the biological control of this pest in Africa. To date, no scientific studies have been carried out on the ecology of the *B. dorsalis*-*F. arisanus* system in Cameroon. The present study, therefore, aims to fill this knowledge gap by providing basic data necessary for the development of an integrated pest management program of *B. dorsalis* in Cameroon. The study focused on five specific objectives: i) study the seasonal fluctuations of *B. dorsalis* populations in relation to host plant phenology; ii) determine the host plants and trophic preferences of *B. dorsalis*; iii) evaluate the influence of the host fruit species of *B. dorsalis* on parasitism and biological parameters of *F. arisanus*; iv) evaluate the influence of temperature on life history of *F. arisanus*; v) model the Afro-tropical distribution of *F. arisanus* under a climatic change scenario. A weekly monitoring of a trapping network as well as the phenology of the plants present in the orchards were carried out for four years (from 2013 to 2016) in the orchards located in Foumbot (zone III) and Nkolbisson (zone V). Fruits of cultivated and wild plants were sampled over the span of three years (2013-2015), in six and four locations of agroecological zones III and V of Cameroon. Laboratory choice and no-choice experiments were conducted to evaluate the parasitism of *B. dorsalis* eggs by *F. arisanus* in fruits of 11 host plant species. This parasitism was also evaluated at the level of the IITA mixed orchard at Nkolbisson. Biological parameters of the parasitoid and its host *B. dorsalis* were measured using adults emerging in no-choice experiments. Phenological modelling of *F. arisanus* was performed using complete life table data collected at constant temperatures ranging from 15 to 35°C. The Insect Life Cycle Modelling platform was utilized for model selection, simulations of the demographic parameters and mapping the Afro-tropical distribution of *F. arisanus*. Nine species of fruit flies were identified in the two targeted agro-ecological zones: *Bactrocera dorsalis*, *Ceratitis cosyra*, *C. anonae*, *C. capitata*, *C. breinii*, *C. punctata*, *Dacus bivittatus*, *D. punctatifrons* and *Perilampus* sp. The dominance of *B. dorsalis* was high in both orchards (over 98% abundance). Total food-bait and paraperomone trap captures of *B. dorsalis* varied significantly among years in the Foumbot orchard, while in the Nkolbisson orchard no differences among the years were observed. Regardless of fruit fly species sex, these captures were more abundant during the wet season (June) in zone III and during the small rainy season (May) in zone V. The population peaks coincided with the presence of mangoes and guavas in the orchards, although it was identified on the fruits of 16 out of 21 host plant species sampled. In addition to *B. dorsalis*, three other species of Tephritidae emerged from the fruits. The

infestation per fruit unit weight was higher on *M. indica* and *Irvingia gabonensis* which are the preferred hosts. The absolute parasitism of *B. dorsalis* eggs by *F. arisanus* was high in *Psidium guajava*, *Irvingia gabonensis* and *Irvingia wombolu* fruits in choice experiments, in *P. guajava* fruits in no-choice experiments, and in *Erybotrya japonica* fruits in the field. Of all the fruits tested in the laboratory, body and hind tibia lengths of both parasitoid sexes emerging from *M. indica* were longer than on the others. The longest pre-imaginal development time for both sexes was obtained on *E. japonica* and the shortest on *Carica papaya*. The parasitoid development time from egg to adult estimated by the probit model was 64.82 and 18.97 days at 15 and 30 °C; the minimum temperature threshold estimated by the linear regression was 7.62 and 7.73 °C for the egg-larva and pupa stages, respectively, with thermal constants of 181.382 and 222.922 degree-days; the maximum temperature threshold estimated by the Logan 1 sub-model was 33.75°C for the egg-larva stage and 32.15°C for the pupae; the immature mortality was higher at temperatures 15 and 30°C. The maximum fertility obtained from the second-degree polynomial function was 205 eggs / female at 22°C. The life table parameters simulated between 15 and 35°C were significantly affected by temperature; accordingly, the distribution predicted showed that the Central and Eastern Africa offer the best thermal conditions for the survival and establishment of the parasitoid under the current temperature conditions, with a predicted expansion of its limits to southern Africa in 2050. In Cameroon, the western highlands, humid forest areas and high guinea savannah zones are suitable for *F. arisanus* introduction.

The presence of *Bactrocera* species, the quality and availability of host fruits and the appropriate climatic conditions are necessary for the survival and permanent establishment of *F. arisanus* in the new areas of introduction.

Key words: Tephritidae, bio-ecology, parasitoid, biological control, climate change, modelling, prediction.

INTRODUCTION

L'urbanisation accélérée et la croissance démographique galopante en Afrique au sud du Sahara se traduisent par une demande croissante en ressources alimentaires (Temple *et al.*, 2005). Au Cameroun, ces deux processus ont entraîné une augmentation de la demande urbaine des fruits et légumes et une émergence des échanges sous-régionaux ou régionaux entre le Gabon, le Congo, la Guinée équatoriale, la République démocratique du Congo, Tchad, la République centrafricaine et le Nigeria (Temple, 2001). Cette augmentation de la demande a créé un engouement réel vers l'arboriculture fruitière aussi bien dans les zones périurbaines que dans les zones rurales (Temple *et al.*, 2005; Kuate *et al.*, 2006). Par ailleurs, la diversité agroécologique du Cameroun et le système cultural dominant (agroforesterie) offrent des possibilités de cultiver une gamme très variée de fruits dont les principales espèces sont : la banane, l'ananas, la mangue, la goyave, l'avocat, les agrumes, le safou, la papaye et bien d'autres (Kuate *et al.*, 2006). Son climat varié permet, pour certaines de ces espèces, d'avoir une disponibilité quasi permanente tout au long de l'année.

L'essentiel de la production fruitière du Cameroun provient des systèmes agro-forestiers paysans en culture mixte, des jardins de case, et dans une moindre mesure de petits vergers de manguiers sélectionnés dans le grand Nord et de goyaviers dans la région de l'Ouest (Woin & Essang, 2003; Kuate *et al.*, 2006). Dans le cadre de la diversification des productions agricoles et des revenus des producteurs, ces espèces fruitières jouent un rôle important ; elles génèrent d'importants revenus pour les populations et constituent une excellente source de vitamines, d'éléments minéraux et de fibres dans la ration alimentaire humaine (Woin & Essang, 2003; Kuate *et al.*, 2006; Sidhu, 2012). Par leur caractère pérenne, elles favorisent la restauration des équilibres écologiques après déforestation et servent à la sécurisation des propriétés foncières (Kuate *et al.*, 2006).

Malgré l'aspect porteur de la filière, l'offre en fruits reste largement inférieure à la demande dans la sous-région Afrique centrale. Au Cameroun, le niveau de consommation des fruits se situe autour de 19 kg/capita/an (Woin & Essang, 2003; Sougnabé *et al.*, 2009); cette valeur est largement en deçà des normes fixées par la FAO, soit 70 kg/capita/an. La forte valeur ajoutée que pourrait procurer cette filière à l'économie est inhibée par des contraintes abiotiques et biotiques au rang desquelles on peut citer la forte pression des insectes prédateurs. Les pucerons (*Aphis gossypii* et *Toxoptera citricida*), les charançons (*Sternochetus mangiferae*, *Cosmopolites sordidus*), les cochenilles (*Aonidiella* spp., *Unapsis* spp., *Paracoccus marginatus*) et les psylles (*Tryoza erytraeae*) constituent les ravageurs dont les dégâts peuvent induire des pertes de production importantes (Ndo, 2011; Tamesse *et al.*, 2002). Parmi tous ces

ravageurs recensés, les mouches de fruits (Diptera : Tephritidae) représentent actuellement l'une des menaces les plus sérieuses pour le développement de la filière fruit au Cameroun (Tindo *et al.*, 2005 ; Ndzana Abanda *et al.*, 2008 ; Ngamo Tinkeu *et al.*, 2010 ; Mokam *et al.*, 2014 et 2018).

Les mouches de fruits occasionnent des dégâts importants sur les cultures fruitières et légumières en zones tropicale et subtropicale (Badii *et al.*, 2015b; Heumou *et al.*, 2015; Elono *et al.*, 2016; Mokam *et al.*, 2018). Cinq cents genres de Tephritidae ont été dénombrés, avec plus de 4000 espèces identifiées à travers le monde (White, 2006). Environ 200 de ces dernières ont un impact économique considérable sur les cultures. Outre les mouches de fruits indigènes des genres *Ceratitis* et *Dacus*, habituellement identifiées sur les fruits et légumes, de nouvelles espèces dont *Bactrocera dorsalis*, ont été introduites accidentellement en Afrique. Initialement décrite comme *Bactrocera invadens* (Drew *et al.*, 2005), *B. dorsalis* a été signalé pour la première fois au Cameroun en 2004 après sa découverte sur les côtes kényanes en 2003 (Tindo *et al.*, 2005; Ekesi *et al.*, 2006; Goergen *et al.*, 2011). Grâce à sa croissance rapide, sa forte capacité compétitrice et son aptitude à coloniser facilement de nouveaux habitats, cette espèce s'est rapidement répandue à travers le continent africain et est devenue, à ce jour, un ravageur redoutable qui entrave la production et l'exportation des fruits (Ekesi *et al.*, 2010 et 2016; Badii *et al.*, 2015b; De Villiers *et al.*, 2016). En effet, les femelles de *B. dorsalis* pondent les œufs aussi bien dans les jeunes fruits (stade bouton) que dans les fruits mûrs rendus plus attractifs. À l'éclosion, les larves se nourrissent de la pulpe et y déposent leurs déjections ; ceci conduit à une dégradation interne du fruit et leur action favorise le développement de tout un cortège de micro et méso-organismes commensaux ou des ravageurs secondaires qui accélèrent la déliquescence du fruit. Les études réalisées dans plusieurs pays d'Afrique montrent des dégâts considérables de cette mouche sur la production des mangues, des goyaves et des agrumes (Ekesi *et al.*, 2006; Mwatawala *et al.*, 2009). Ainsi, elle peut engendrer des pertes de production de plus de 70 % pour la mangue et la goyave et de 40 % pour les agrumes, en fonction de la saison, de la variété et de la localité (Ekesi *et al.*, 2006b; Hanna *et al.*, 2008a; Rwomushana *et al.*, 2008b). Face au mode d'action des larves de cette mouche sur les fruits hôtes, la lutte chimique conventionnelle reste peu efficace contre ce ravageur en raison de la protection que lui offre le péricarpe du fruit. De plus, cette lutte chimique présente des effets néfastes sur l'environnement, la durabilité des systèmes de production ainsi que sur la santé des producteurs et des consommateurs. Les méthodes de lutte innovantes telles que la technique d'annihilation des mâles (Hanna *et al.*, 2008b; Ndlela *et al.*, 2016) et l'utilisation des appâts alimentaires (Vayssières *et al.*, 2009b) sont toujours peu accessibles aux producteurs. L'exploitation des parasitoïdes indigènes a révélé une faible interaction avec le ravageur (Vayssières *et al.*, 2011

et 2012; Ndiaye *et al.*, 2015; Mohamed *et al.*, 2016). Au regard de ces insuffisances, plusieurs alternatives de lutte ont été envisagées, parmi lesquelles la lutte biologique classique. Celle-ci offre la possibilité d'introduire des ennemis naturels provenant de la zone de distribution originelle du nuisible (Mohamed *et al.*, 2008). C'est dans cette optique que le parasitoïde *Fopius arisanus* (Sonan, 1932) a été importé des îles hawaïennes et introduit, à titre expérimental, dans certains pays d'Afrique tels que le Cameroun, le Bénin, le Kenya, le Sénégal, la Tanzanie et le Mozambique en 2008 pour le contrôle des populations de *B. dorsalis*.

Fopius arisanus est un hyménoptère de la famille des Braconidae, originaire de la région indo-australienne, où il parasite naturellement les œufs et les larves de premier stade de développement de plusieurs espèces de mouches de fruits (Bautista *et al.*, 1998; Calvitti *et al.*, 2002; Altuzar *et al.*, 2004; Rousse *et al.*, 2005). Au cours de leur développement, les larves du parasitoïde se nourrissent des tissus internes de la larve de la mouche (son hôte) qu'elles tuent juste avant la nymphose, par consommation des organes vitaux. Outre sa forte capacité de reproduction, le parasitoïde a également une grande capacité de fourragement et peut détecter puis parasiter les œufs des mouches de fruits même dans les habitats les plus inaccessibles (Rousse *et al.*, 2005). Introduit à Hawaï vers la fin de l'année 1940, ce parasitoïde a permis de contrôler efficacement les populations de *B. dorsalis* dans cet archipel. Plus récemment et en l'espace de deux ans, il a réduit de façon significative les populations de *B. dorsalis* en Polynésie française (Vargas *et al.*, 2007; Vayssières *et al.*, 2012; Vargas *et al.*, 2013). Des résultats encourageants ont également été obtenus au Bénin, où des réductions allant de 33 à 65 % des populations de *B. dorsalis* ont été notées sur la mangue sauvage (*Irvingia gabonensis* (Aubry-Lecomte) Baill.), quatre ans après les lâchers du parasitoïde (Mohamed *et al.*, 2016; Gnanvossou *et al.*, 2016).

La distribution géographique et l'établissement des populations d'insectes frugivores ainsi que ceux de leurs ennemis naturels sont influencés par plusieurs facteurs biologiques et physico-chimiques (Fletcher, 1987). Ainsi, la disponibilité et l'accessibilité dans le temps et dans l'espace des plantes hôtes, la quantité et la qualité de leurs fruits et les facteurs climatiques peuvent être considérés comme les éléments clés dans l'interprétation de la dispersion et de la dynamique de population d'un hôte et de son ennemi naturel (Raghu *et al.*, 2004; Martínez-Ferrer *et al.*, 2010; Vayssières *et al.*, 2015). La connaissance de ces aspects écologiques s'avère donc fondamentale pour implémenter un programme efficace de lutte intégrée contre un ravageur. Au Cameroun, très peu d'études ont été effectuées sur la gestion des populations de mouches de fruits. Les travaux disponibles portent sur l'inventaire des espèces de mouches de fruits associées aux mangues, goyaves et légumes fruits dans quelques localités (Tindo *et al.*, 2005; Ndzana Abanda *et al.*, 2008; Ngamo Tinkeu *et al.*, 2010; Mokam *et al.*, 2018) et sur leur

impact sur la productivité des systèmes de culture (Mokam *et al.*, 2018). Dans le cas de *B. dorsalis*, les informations sur la fluctuation saisonnière de ses populations et sur la diversité des plantes hôtes sont insuffisantes au niveau du pays. Suite à l'introduction de *F. arisanus* au Cameroun, le rôle que les espèces de fruits infestées par les œufs de *B. dorsalis* (hôte) joueraient sur les paramètres biologiques de *F. arisanus* n'a pas été étudié. En effet, l'influence qu'un environnement non-approprié de l'hôte peut avoir sur le développement du parasitoïde peut compromettre son établissement dans les agroécosystèmes d'introduction. Les études y relatives effectuées en Asie révèlent une variabilité du taux de parasitisme de *B. dorsalis* en fonction des espèces de fruits testées (Harris & Bautista, 1996; Bautista *et al.*, 2004). Par ailleurs, les changements climatiques ont un impact significatif sur les systèmes tri-trophiques associant les plantes cultivées, les insectes ravageurs et leurs ennemis naturels, avec des conséquences sur l'abondance et la distribution des insectes (Hance *et al.*, 2007). Les hyménoptères parasitoïdes, tels que *F. arisanus*, qui occupent les niveaux trophiques supérieurs sont particulièrement affectés par de tels changements (Hance *et al.*, 2007; Haye *et al.*, 2013). Le réchauffement du climat pourrait conduire à une rupture des équilibres trophiques plante/ravageurs/ennemis naturels au sein des agrosystèmes et affecter ainsi la capacité des ennemis naturels à contenir les pullulations des ravageurs (Haye *et al.*, 2013). Pour une introduction efficace d'un parasitoïde, il apparaît indispensable d'investiguer les effets probables du changement climatique sur sa distribution géographique, afin de déduire les habitats propices à son établissement. De ce fait, les modèles bioclimatiques constituent un outil d'aide permettant de prédire les zones potentielles d'établissement des insectes (Sporleder *et al.*, 2008; Kroschel *et al.*, 2013 et 2014). Ces données de littérature suscitent donc l'intérêt pour des études approfondies sur le système "plantes hôtes/*Bactrocera dorsalis*/*Fopius arisanus*". C'est dans ce contexte que s'inscrit la présente étude articulée autour des hypothèses de recherche suivantes :

- *Bactrocera dorsalis* infeste différemment les fruits des espèces de plantes dans les agrosystèmes et les écosystèmes naturels du Cameroun ;
- les traits de vie de *F. arisanus* varient en fonction de l'espèce végétale hébergeant *B. dorsalis*.
- la modélisation des chrono-séquences des stades de développement de *F. arisanus* en relation avec la température peut permettre de prédire son établissement potentiel dans différentes zones climatiques du globe terrestre en général et d'Afrique en particulier.

Ce travail a pour objectif principal l'étude de quelques aspects de l'écologie du système "*Bactrocera dorsalis*/*Fopius arisanus*" dans le nouvel environnement camerounais. De manière plus spécifique, il s'agit de :

- étudier les fluctuations saisonnières des populations de *B. dorsalis* en relation avec la phénologie des plantes hôtes ;
- déterminer le spectre d'hôtes et les préférences trophiques de *B. dorsalis* ;
- évaluer l'influence des fruits hôtes de *B. dorsalis* sur le parasitisme et les paramètres biologiques de *F. arisanus* ;
- évaluer l'influence de la température sur l'histoire de vie de *F. arisanus* ;
- prédire la distribution de *F. arisanus* en Afrique tropicale dans un scénario de changement climatique.

Outre cette introduction, cette thèse est subdivisée en quatre chapitres. Le chapitre I est une synthèse bibliographique des connaissances majeures acquises sur le ravageur *Bactrocera dorsalis* et le parasitoïde *Fopius arisanus* ; quelques aspects sur les modèles de prédiction y sont également abordés. Le chapitre II décrit respectivement les localités choisies pour les travaux de terrain, les matériels utilisés et la méthodologie de collecte, de traitement et d'analyse des données. Les résultats obtenus, les interprétations puis les discussions sont successivement présentés aux chapitres III et IV. Une conclusion, des recommandations, une présentation des limites de cette étude ainsi que des nouveaux axes de recherche précèdent les références bibliographies et les annexes qui clôturent cette thèse.

CHAPITRE I. REVUE DE LA LITTERATURE

I.1. Généralités sur *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912)

I.1.1. Systématique

Bactrocera dorsalis (Hendel, 1912) est un insecte frugivore aux stades larvaires. Il appartient à l'ordre des Diptères, au sous-ordre des Brachycères, à la division des Cyclorraphes, au groupe des Schizomorphares, à la superfamille des Tephritoidea, à la famille des Tephritidae et à la sous-famille des Dacinae. Cette sous-famille comporte deux Tribus : les Ceratidini et les Dacini. Au sein des Dacini, 765 espèces ont été décrites et le genre *Bactrocera* Macquart (1882) comprend près de 520 espèces dont 11 sont afro-tropicales (White, 2006).

Au regard des similitudes morphologiques observées dans le genre *Bactrocera*, plus de 75 espèces ont été regroupées au sein du complexe *B. dorsalis* (Hendel) par Hee *et al.* (2015) et De Villiers *et al.* (2016). Le statut de quatre de ces espèces, à savoir *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912), *Bactrocera papayae* Drew & Hancock, 1994, *Bactrocera philippinensis* Drew & Hancock, 1994 et *Bactrocera invadens* Drew, Tsuruta & White, 2005, a longtemps fait l'objet de vives controverses. Des études taxonomiques intégrant différentes techniques suggèrent que ces quatre espèces forment une seule et même espèce (Tan *et al.*, 2011 ; San Jose *et al.*, 2013). Finalement, Schutze *et al.* (2015a et b) les ont mis en synonymie sous le nom de *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912).

I.1.2. Origine, distribution et invasion

Bactrocera dorsalis, mouche originaire d'Asie, a une large distribution géographique (figure 1). Cette espèce, également signalée dans le sud de la Chine, a été introduite dans d'autres régions du monde où elle est désormais parfaitement installée. Ainsi, une introduction accidentelle à l'Est de l'Indonésie a été signalée vers 1992, après une première détection dans les zones frontalières de la Papouasie-Nouvelle-Guinée (Sar *et al.*, 2001). Sa présence a été observée en 2000 dans la grande partie continentale de la Papouasie-Nouvelle-Guinée (Sar *et al.*, 2001). En mars 1993, *B. dorsalis* a également été signalé dans plusieurs îles nordiques du détroit de Torres et du Queensland (Fay *et al.*, 1997). Sa présence au Queensland représente la première invasion connue sur le territoire australien. Dans certaines régions comme les îles hawaïennes, ce ravageur s'est solidement établi et cause des dégâts importants sur diverses espèces fruitières.

En Afrique, *B. dorsalis* a été détecté près de l'aéroport de l'île Maurice en juin 1996 et l'identification morphologique des spécimens a révélé que leur origine est sud-indienne (White, 2006; C.A.B.I., 2018). Les méthodes de lutte efficaces incluant la technique d'annihilation des mâles, l'utilisation des appâts empoisonnés, les traitements chimiques des arbres et du sol et la lutte sanitaire ont permis d'éradiquer ce ravageur dans cette île. En 2003, *Bactrocera* sp. a été

identifié au Kenya ; l'analyse taxonomique a montré qu'il n'est pas une espèce indigène de l'Afrique mais un membre du complexe *B. dorsalis*. Des spécimens identiques avaient été collectés plus tôt, lors d'une enquête, au Sri Lanka en 1993 ; ils avaient été considérés comme des formes aberrantes de *B. dorsalis* appartenant tout de même à la même espèce, jusque-là non décrite. Ces spécimens ont initialement été décrits comme espèce nouvelle, *B. invadens* par Drew, Tsuruta & White (2005) ; toutefois, une décennie plus tard, la révision taxonomique du complexe *B. dorsalis* a classé *B. invadens* comme synonyme de *B. dorsalis* (Schutze *et al.*, 2015a et b; De Villiers *et al.*, 2016). Après sa découverte au Kenya, *B. dorsalis* a été signalé en Afrique orientale, centrale et occidentale dans un laps de temps (Mwatawala *et al.*, 2004; Drew *et al.*, 2005; Tindo *et al.*, 2005; De Meyer *et al.*, 2014). C'est ainsi qu'en 2004, il a été signalé successivement au Cameroun (Tindo *et al.*, 2005; Goergen *et al.*, 2011), au Sénégal (Vayssières *et al.*, 2004), au Bénin (Vayssières *et al.*, 2005; Goergen *et al.*, 2011) et dans d'autres pays d'Afrique de l'Ouest.

À ce jour, cette espèce est présente dans au moins 65 pays à travers le monde (figure 1), avec plus de 40 pays africains envahis incluant les îles de Madagascar, Cap-Vert, Comores et Mayotte (De Meyer *et al.*, 2014; De Villiers *et al.*, 2016; C.A.B.I., 2018).

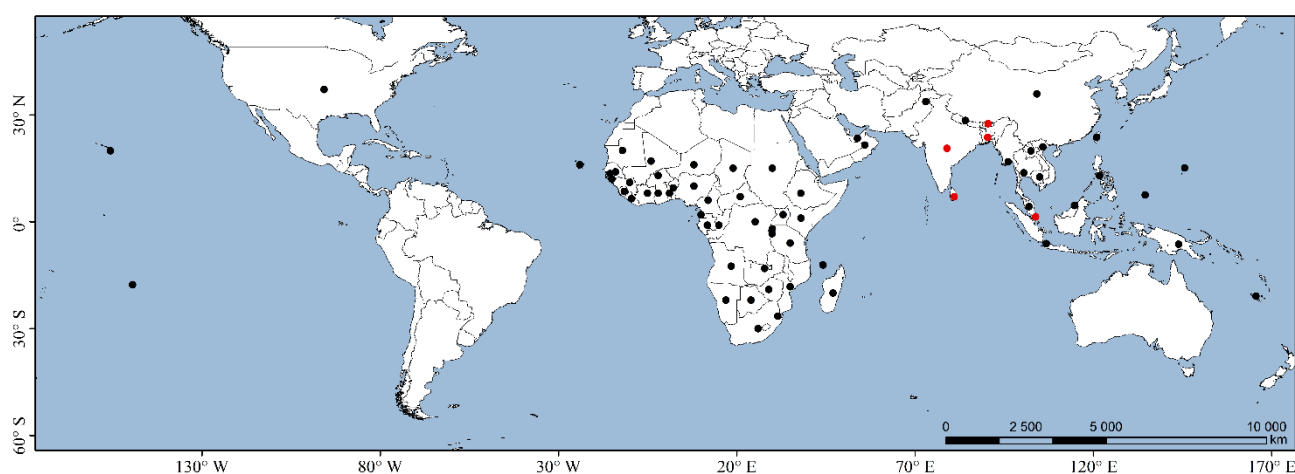


Figure 1. Distribution géographique mondiale de *Bactrocera dorsalis* : les cercles noirs représentent les régions d'invasion et les cercles rouges les régions où le ravageur est présent naturellement.

Source : (CABI, 2018).

I.1.3. Morphologie

I.1.2.1. Œufs

Les œufs de *B. dorsalis* sont allongés, légèrement incurvés et de couleur blanc crème (figure 2a). Ils sont déposés dans des loges, façonnées par la femelle, sous l'épiderme des fruits, à l'aide de son ovipositeur juste avant la ponte.

I.1.2.2. Larves

Les larves sont des asticots typiques de Diptères (figure 2b) qui vivent et se nourrissent de la partie charnue des fruits. Trois stades larvaires caractérisent leur développement (Ekesi *et al.*, 2006b). Au stade 3, la larve sort du fruit puis tombe et pénètre dans le sol pour réaliser la dernière métamorphose par la pupaison.

I.1.2.3. Pupe

La pupe de cette espèce est un petit tonnelet de couleur brun-rouge (figure 2c), qui se forme dans la terre, entre 2 et 3 cm de profondeur, et quelquefois sous l'épiderme sec des fruits. *Bactrocera dorsalis* est un Diptère Cyclorhappe chez lequel l'adulte émerge de sa pupe en soulevant l'opercule appelé couvercle circulaire.



Figure 2. Stades immatures de *Bactrocera dorsalis* : œuf (a), larve (b) et pupe (c) (Photos : IITA).

I.1.2.4. Adulte

La taxonomie révisée des mouches de fruits tropicaux de Drew & Romig (1999) à laquelle s'ajoute la description morphologique de Drew *et al.* (2005) indiquent que l'adulte de *B. dorsalis* est en général de grande taille (environ 1 cm) et présente deux lignes jaunes thoraciques et un abdomen de couleur orangée avec un "T" central traversant les tergites III à V. Tous les tergites sont séparés. Les ailes sont en majeure partie transparentes et sans taches ou macules particulières mais avec une nervure anale bien distincte. Les mâles (figure 3a) portent une rangée de soies (pectens) de chaque côté du troisième tergite abdominal qui les différencient aisément des femelles (figure 3b). Ces organes sont frottés les uns contre les autres pour produire des vibrations ; ils sont utilisés en particulier pendant le comportement pré-copulatoire. *Bactrocera dorsalis* peut présenter de nombreuses variations au niveau des dessins et des couleurs du scutum (Drew *et al.*, 2005).



Figure 3. Adultes de *Bactrocera dorsalis* : mâle (a) et femelle (b) (Photo : Goergen).

I.1.3. Biologie

Le cycle de développement de *B. dorsalis* est similaire à celui de la plupart des Tephritidae (figure 4). Les femelles devenues matures sexuellement au bout de 10 à 15 jours (Ekesi & Billah, 2006a) utilisent leur ovipositeur pour déposer les œufs sous l'épiderme des fruits hôtes. Ces œufs éclosent au bout de 1 à 3 jours et donnent chacun une minuscule larve ou asticot. Ces larves se nourrissent de glucides, de protéines et d'eau tirés de la pulpe du fruit. Le développement larvaire dure en moyenne onze jours au laboratoire et comprend trois stades larvaires L1, L2 et L3 (Ekesi *et al.*, 2006). À l'issue du troisième stade larvaire, l'asticot quitte le fruit en sautant et tombe sur le sol, s'y enfonce pour se nymphoser, formant alors une puppe de laquelle émergera l'adulte au bout de dix à douze jours. Cette émergence est fortement influencée par les conditions climatiques telles que la température, la pluviométrie/sécheresse (Mwatawala *et al.*, 2006b; Vayssières *et al.*, 2009a). L'adulte émergé cherche rapidement à se nourrir afin d'initier une période de maturation sexuelle, d'accouplement et de ponte. Une femelle peut, en fonction des plantes hôtes, de la saison et des zones agroécologiques, pondre entre 1200 et 1500 œufs au cours de sa vie (Ekesi *et al.*, 2006). Des pontes moyennes de 2435, 1790 et 1190 œufs ont été rapportées à 20, 25 et 30 °C respectivement (Dongmo, 2013). L'espèce est multivoltine et les adultes peuvent vivre environ trois mois en fonction des plantes hôtes (Ekesi *et al.*, 2006). Par contre, au laboratoire à 25 °C, *B. dorsalis* peut vivre jusqu'à sept mois (Dongmo, 2013).

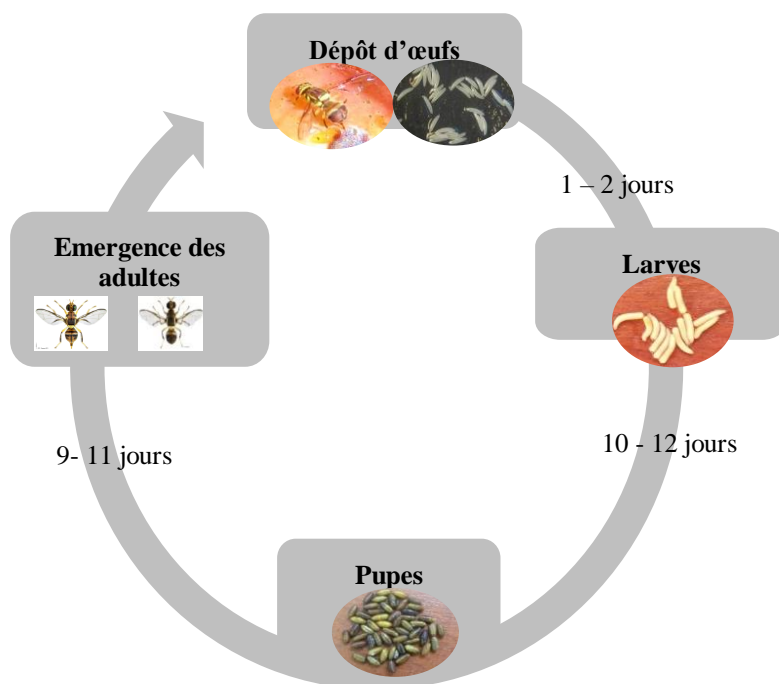


Figure 4. Cycle biologique de *Bactrocera dorsalis* (Par Nanga).

I.1.4. Ecologie et éthologie

Plusieurs facteurs, biologiques et environnementaux, influencent la distribution des populations des mouches de fruits (Fletcher, 1987). Ils affectent directement ou indirectement le taux de survie et la durée des différents stades de développement et la fécondité des femelles (Ouédraogo *et al.*, 2011). Parmi ces facteurs, la disponibilité, l'accessibilité et la qualité des fruits sont déterminantes dans la fluctuation des populations des mouches de fruits (Raghu *et al.*, 2004; Martínez-Ferrer *et al.*, 2010; Goergen *et al.*, 2011; Vayssières *et al.*, 2015). Ainsi, les populations de *B. dorsalis* croissent avec l'augmentation de la température et de la pluviométrie jusqu'à certains plafonds (Mwatawala *et al.*, 2006b; Ekesi *et al.*, 2006; Vayssières *et al.*, 2008). En effet, la pluviométrie affecte positivement la phénologie de la plante hôte et la qualité des nutriments qu'offrent ses fruits ; elle reste parmi les facteurs qui déterminent l'accroissement des populations de *Bactrocera* spp.

La fluctuation des populations et le comportement invasif de *B. dorsalis* suggèrent qu'il est un stratège « r », c'est-à-dire avec une croissance et une colonisation rapides des nouveaux habitats, un déclin de la population en conditions défavorables selon Mwatawala *et al.* (2006b) bien que Vayssières *et al.* (2005) le considèrent comme un stratège « k » du point de vue de la taille de son corps.

Les interactions de *B. dorsalis* avec les espèces de mouches indigènes d'Afrique, telles que *Ceratitis cosyra*, indiquent clairement un déplacement de cette mouche indigène de la mangue vers d'autres espèces végétales telles que les Annonacées. Ce déplacement est favorisé

par la forte compétition des larves de *B. dorsalis* pour les ressources et la forte agressivité de ses adultes (Ekesi *et al.*, 2006; Ndzana Abanda *et al.*, 2008; Ekesi *et al.*, 2009). Ainsi, en 2003 lorsque *B. dorsalis* a été signalé pour la première fois au Kenya, il a représenté 18 % des émergences sur la mangue dans la zone d'étude. Trois ans plus tard, ce ravageur est devenu l'espèce dominante, constituant plus de 80 % du peuplement des mouches de fruits infestant la mangue (Ekesi *et al.*, 2009). Des observations similaires ont été faites au Bénin et en Tanzanie entre ces deux espèces de mouches de fruits (Vayssières *et al.*, 2005; Mwatawala *et al.*, 2006b, 2009a).

Bien que les ennemis naturels jouent un rôle important dans la régulation des populations des mouches de fruits, seul *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani) (Hymenoptera : Pteromalidae) attaque ce ravageur en Afrique, et ceci à de très faibles taux (Vayssières *et al.*, 2011). Aucun autre parasitoïde indigène n'a été rencontré sur *B. dorsalis* sur les milliers de fruits de différentes espèces végétales mis à incuber en Afrique (Vayssières *et al.*, 2011, 2012). Par ailleurs, plusieurs travaux ont mis en évidence un comportement de prédation de la fourmi oecophylle, *Oecophylla longinoda* Latreille, sur les larves de *B. dorsalis* (Van Mele *et al.*, 2007) et des réactions de répulsion des femelles de *B. dorsalis* due aux odeurs laissées par ces oecophylles sur les fruits (Van Mele *et al.*, 2007, 2009; Adandonon *et al.*, 2009).

Les espèces polyphages, multivoltines telles que *B. dorsalis*, sont d'excellents voiliers et ont une forte mobilité permettant une dissémination facile et une ré-infestation rapide des vergers après traitement (Fletcher, 1987; Drew & Romig, 1999). La distance maximale parcourue en un jour par des individus marqués est de 65 km (Chen *et al.*, 2006). La plupart des mâles du genre *Bactrocera* sont attirés par deux leurres, le méthyl eugénol (O-méthyl-eugénol) et le Cue lure (Fletcher, 1987; Ekesi & Billah, 2006; San Jose *et al.*, 2013; Tan *et al.*, 2014) ; ceux de *B. dorsalis* sont particulièrement attirés par le méthyle eugénol (Ekesi & Billah, 2006; Tan *et al.*, 2014). Dans la pratique, un leurre est placé en général sur une mèche de coton hydrophile suspendue au milieu d'un piège en plastique, qui a de petites ouvertures aux deux extrémités. Le leurre peut soit être mélangé à un insecticide ou alors un morceau de papier imbibé de dichlorvos et placé dans le piège. Les pièges sont généralement suspendus aux branches des arbres fruitiers à une hauteur d'environ 2 m au-dessus du sol et doivent être vidés régulièrement alors que le leurre reste efficace pendant quelques semaines (IAEA, 2003; Ekesi & Billah, 2006; Tan *et al.*, 2014; Gnanvossou *et al.*, 2017).

I.1.5. Plantes hôtes

Bactrocera dorsalis est une espèce hautement polyphage à travers le monde. Les résultats des incubations des fruits collectés dans les vergers en Afrique montrent qu'il infeste

aussi bien les fruitiers cultivés que sauvages d'au moins 65 espèces appartenant à 26 familles (Mwatawala *et al.*, 2009; Rwomushana *et al.*, 2008b; Goergen *et al.*, 2011; Cugala *et al.*, 2014; Danjuma *et al.*, 2014). *Bactrocera dorsalis* est particulièrement abondant sur les fruits de *Mangifera indica* L., *Psidium guajava* L., *Eriobotrya japonica*, *Citrus* spp. et les fruits des hôtes sauvages tels que *Terminalia catappa* L., *Irvingia gabonensis* Aubrey-Lecomte et *Vitellaria paradoxa* (C.F.Gaertn.) (Mwatawala *et al.*, 2006b ; Rwomushana *et al.*, 2008b ; Mwatawala *et al.*, 2009 ; Goergen *et al.*, 2011).

I.1.6. Dégâts du ravageur

Les mouches du genre *Bactrocera* sont considérées comme les ravageurs les plus destructifs des fruits et légumes ; elles se rangent à un haut niveau sur les listes de quarantaine dans le monde entier (De Meyer *et al.*, 2010; Vargas *et al.*, 2012). Leurs femelles réalisent deux types de piqûres sur les fruits :

- les piqûres alimentaires qui se traduisent par de petites taches superficielles sur l'épiderme. Ces dégâts ne déprécient que très partiellement le fruit et ont peu de conséquences ;
- les piqûres de ponte de la taille d'une tête d'épingle ; elles sont visibles sur l'épiderme des fruits non récoltés, sous forme de petites taches brunes associées à un léger écoulement de gomme, surtout pour les fruits à forte teneur en sucre. Après éclosion des œufs dans les fruits piqués, les larves se développent et creusent des galeries en se nourrissant de la pulpe. Le processus de maturation des parties endommagées est très rapide. Les fruits attaqués précocement chutent et pourrissent sur le sol. Ceux qui sont peu touchés ou piqués tardivement peuvent être présents sur l'arbre lors de la récolte mais sont impropres à la commercialisation. Par conséquent, les pays producteurs perdent des parts de marché dues aux restrictions de quarantaine imposées par les pays importateurs pour éviter l'entrée et l'établissement de ces insectes nuisibles. Entre 2011 et 2016, les mangues du Cameroun destinées à l'exportation ont été interceptées 74 fois et détruites dans les aéroports européens (EUNSPH, 2018) pour cause de mouches de fruits entraînant des pertes financières importantes au pays.

I.1.7. Moyens de lutte

Comme dans le cas de toutes les espèces de mouches des fruits, la lutte contre *B. dorsalis* fait appel à un ensemble de méthodes de lutte complémentaires. Elle sera d'autant plus efficace qu'elle sera menée à une large échelle dans l'espace et le temps. Cet ensemble de méthodes comprend :

✓ la lutte prophylactique. Elle consiste à ramasser et à détruire les fruits tombés ou infestés dans les vergers. Ces fruits peuvent être rassemblés dans des sacs plastiques étanches et placés en plein soleil pour obtenir une destruction des larves par la chaleur (Ekesi & Billah, 2006) ;

✓ plusieurs autres méthodes ont été utilisées et expérimentées, principalement la technique d'annihilation des mâles, la méthode d'appât empoisonné, l'utilisation du kaolin calciné (Surround PW), les entomopathogènes et les traitements localisés avec le Succès Appât ou GF-120 (Hanna *et al.*, 2008b; Ndlela *et al.*, 2016; Vayssières *et al.*, 2009b). Si la technique d'annihilation des mâles a été testée avec succès au Bénin et au Kenya (Hanna *et al.*, 2008b; Ndlela *et al.*, 2016), la méthode de traitement avec le Succès Appât, celle de l'appât empoisonné, le kaolin calciné et des entomopathogènes ont besoin d'être testés, adaptés au contexte et validés avant leur intégration dans un programme de lutte intégrée ;

✓ la lutte biologique. Elle s'articule autour de :

❖ l'exploitation des fourmis tisserandes dans les vergers. Leur présence réduit les dégâts causés par les Tephritidae (Van Mele *et al.*, 2009) par la prédation des adultes (très rare), des larves de troisième stade (assez fréquente), et surtout par l'effet répulsif des phéromones laissées par ces fourmis sur les fruits (Adandonon *et al.*, 2009) ;

❖ l'introduction d'un parasitoïde ovo-pupal, *Fopius arisanus*, d'origine asiatique et spécialiste du genre *Bactrocera*, qui a montré en laboratoire une bonne efficacité sur les œufs de *B. dorsalis* (Mohamed *et al.*, 2010). Ce parasitoïde, candidat sérieux pour la lutte biologique, a déjà été introduit dans plusieurs pays d'Afrique envahis par *B. dorsalis*, notamment au Cameroun. Les résultats préliminaires obtenus quatre ans post-lâchers des adultes de *F. arisanus* dans le sud du Bénin ont rapporté des taux de parasitisme des œufs de *B. dorsalis* de 2,33 et 46,53 %, respectivement dans les fruits de *M. indica* et *I. gabonensis* (Mohamed *et al.*, 2016; Gnanvossou *et al.*, 2016).

I.2. Parasitoïde *Fopius arisanus* (Sonan, 1932)

I.2.1. Systématique

Fopius arisanus appartient à l'ordre des Hyménoptères, au sous-ordre des Apocrites, à la superfamille des Ichneumonoidea, à la famille des Braconidae et à la sous-famille des Opiinae. Cette sous-famille compte 33 genres et près de 1981 espèces décrites à travers le monde (Ameri *et al.*, 2014).

Fopius est la contraction de Fisher et Opius ; il a d'abord été considéré par Wharton (1987) comme une subdivision du genre *Rhynchosteres* mais au regard des caractères discriminants, il est plus proche des genres *Pseudorhinoplus* et *Diachasmimorpha* (Van

Achterberg & Maeto, 1990). Il a été élevé peu après au rang de genre (Van Achterberg & Maeto, 1990).

Le binôme *Fopius arisanus* (Sonan, 1932) est utilisé pour la première fois par Waterhouse en 1993 même si le transfert officiel de *Bioteres arisanus* au genre *Fopius* n'a jamais fait l'objet d'une publication (Rousse *et al.*, 2005; Rousse, 2007).

Fopius arisanus a été décrit sous plusieurs noms : *Opius arisanus* (Sonan, 1932), *Opius oophilus* (Fullaway, 1951), *Diachasma arisanum* (Sonan, 1932), *Bioteres oophilus* Fullaway, et *Biosteres arisanus* (Sonan, 1932).

I.2.2. Distribution géographique

À l'exception des régions où il a été introduit délibérément, la distribution de *F. arisanus* présentée dans la figure 5, est restreinte à la région Indo-Pacifique (Bautista *et al.*, 2001; Pérez *et al.*, 2013). Il a été introduit à Hawaï à la fin de l'année 1940 et s'est acclimaté avec succès (Purcell *et al.*, 1997; Bautista *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2004). Depuis lors, de nombreuses tentatives d'introduction non réussies ont été faites dans diverses régions du monde telles que le Mexique en 1954, la Costa Rica en 1955, le Pérou en 1960, l'Argentine en 1961 et la Floride de 1974 à 1975 (Rousse *et al.*, 2005). Une introduction récente et réussie de ce parasitoïde en Polynésie française en 2002 a entraîné une réduction significative des populations des mouches de fruits du genre *Bactrocera* (Vargas *et al.*, 2007; 2012 et 2013). Ce parasitoïde est actuellement en évaluation dans plusieurs pays d'Afrique, notamment au Bénin, au Cameroun, au Kenya, au Mozambique, en Tanzanie, en Ouganda et au Sénégal. Les premiers résultats de cette introduction au sud du Bénin révèlent que ce parasitoïde persiste et se dissémine dans les forêts claires et les savanes boisées où les parcelles de *I. gabonensis* ont été mises en place, avec un parasitisme des œufs de *B. dorsalis* évalué à 46,53 % (Gnanvossou *et al.*, 2016; Mohamed *et al.*, 2016).

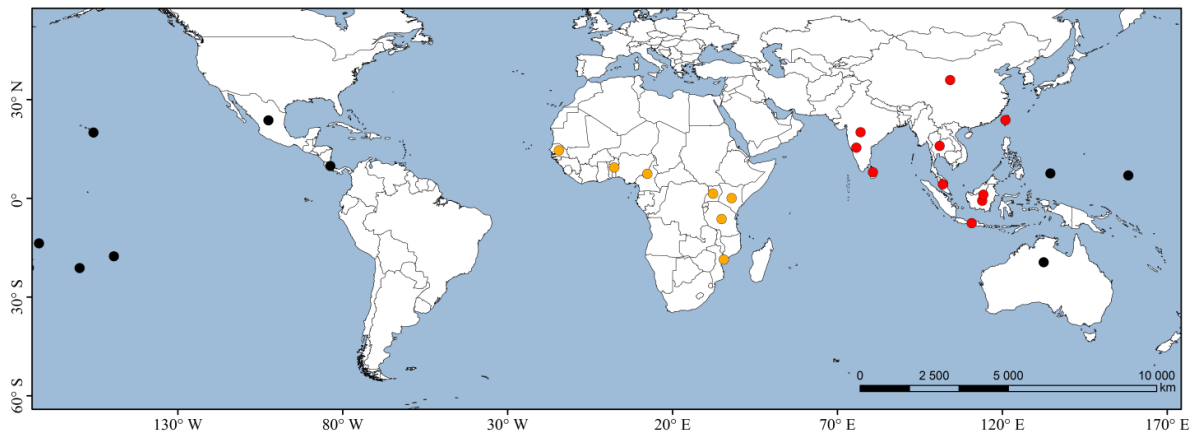


Figure 5. Distribution géographique mondiale de *Fopius arisanus* : les cercles rouges indiquent la présence naturelle, les cercles noirs les régions d'acclimatation réussie et les cercles orange les régions d'introduction récente.

Sources : Wang & Messing (2004), Rouse *et al.* (2005), Vargas *et al.* (2007), Pérez *et al.* (2013), Ndiaye *et al.* (2015), Gnanvossou *et al.* (2016), Mohamed *et al.* (2016).

I.2.3. Description morphologique

Les données morphologiques présentées ici résultent de la description révisée de Rocha *et al.* (2004). Les individus de *F. arisanus* issus de l'élevage des œufs parasités de *B. dorsalis* contenus dans les fruits de *C. papaya* ont été utilisés pour ladite description.

I.2.3.1. Œuf

L'œuf de *F. arisanus* est cylindrique, glabre, blanc clair, brillant et translucide (figure 6a). Il mesure entre 250 et 350 µm de long à maturité (Rouse *et al.*, 2005).

I.2.3.2. Larve

Le développement larvaire de *F. arisanus* se déroule en trois stades (Rocha *et al.*, 2004), à l'intérieur de la larve de son hôte. Au stade L1, la larve, d'une longueur de 0,25 à 1,8 mm, est entourée par une forte membrane séreuse et possède 14 segments et des mandibules fortement sclérifiées. Au stade L2, la larve, de 1,5 à 3,2 mm de long, possède des mandibules courtes et une segmentation devenue peu visible. La larve de stade L3 mesure 3,0 à 3,9 mm de long ; elle possède un système trachéal et certaines structures céphaliques bien visibles ; les 14 segments sont encore visibles. Un stade pré-pupe est également observé au cours de ce développement et se caractérise par une élongation des antennes (Rocha *et al.*, 2004).

I.2.3.3. Pupa

La pupa a une taille égale à celle de la larve de troisième stade. Le tégument larvaire se fendille de la partie antérieure à l'extrémité postérieure et l'exuvie reste à la face dorsale de

l'abdomen. Initialement incolore, la pupe prend progressivement les couleurs rouge et noir en 48 heures (figure 6b).

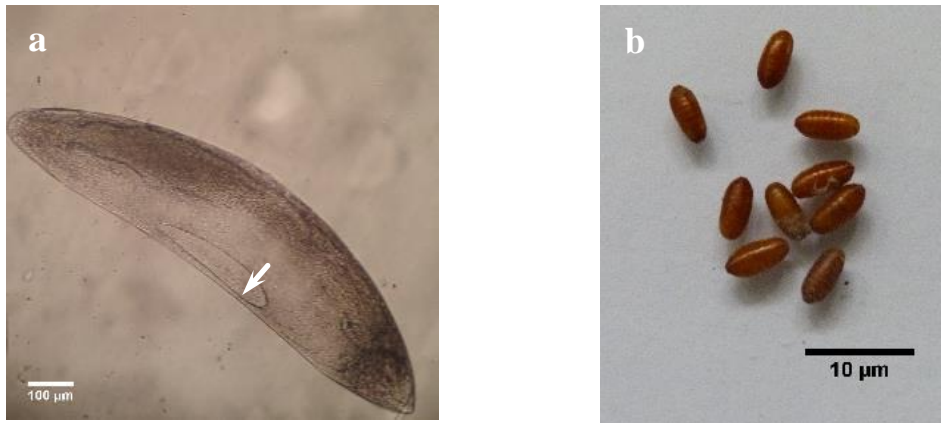


Figure 6. Stades immatures de *Fopius arisanus* : Œuf de *Fopius arisanus* (a) observé au microscope (x100) après déchorionation (flèche blanche) ; pupes (b) issues d'une cohorte d'œufs de *Bactrocera dorsalis* exposée à une cohorte de *F. arisanus* (Photo : IITA).

I.2.3.4. Adulte

L'adulte de *F. arisanus* (figure 7) est caractérisé par une combinaison de plusieurs traits morphologiques qui sont l'extrémité effilée de l'ovipositeur, la sculpture rugueuse du sommet de la tête, la sculpture striée du deuxième tergite métasomal et la couleur relativement sombre (Wharton, 1999). L'adulte mesure environ 4 mm de long, les mâles étant plus petits que les femelles s'ils sont élevés sur le même hôte (Fullaway, 1951). La couleur de la tête, du thorax et de l'abdomen (métasoma) est variable mais principalement noire avec des pattes brun jaunâtre. Très fin, l'ovipositeur est 2,5 à 2,8 fois plus long que l'abdomen (Wharton, 1999). Il comporte à l'apex des valves ventrales, une formation en pointe de flèche crantée comportant dix sensilles basiconiques habituellement associées à la chémoréception de contact. Cette formation aiderait à maintenir l'extrémité de l'ovipositeur dans l'œuf de l'hôte, tandis que les sensilles permettraient à la femelle d'en évaluer le contenu (Rousse *et al.*, 2007a).



Figure 7. Adulte femelle de *Fopius arisanus* (Photo : IITA).

I.2.4. Développement et cycle biologique

Le cycle de développement de *F. arisanus* comprend trois stades larvaires et un stade pré-pupe (Rocha *et al.*, 2004). *Fopius arisanus* étant un hyménoptère endoparasite, son œuf est déposé à l'intérieur de l'œuf-hôte ou de la larve de premier stade (Rousse, 2007). L'œuf éclôt au bout de 28 à 35 heures. La larve de premier stade, très active, est dotée de fortes mandibules ; elle semble se nourrir principalement sur le corps gras de la larve de l'hôte. Les durées du développement des stades L2 et L3 sont respectivement de deux et six jours à 25 °C. À 28 °C, le stade nymphal dure cinq à huit jours (Rousse *et al.*, 2005). Une fois totalement formé, l'adulte sort de la puppe parasitée, en pratiquant une ouverture sur les deux premiers segments, puis s'envole dans la nature au bout d'une dizaine de minutes.

La durée du développement de l'œuf à l'adulte varie en fonction de l'hôte et de la température d'exposition. Ainsi, Appiah *et al.* (2013) rapportent sur l'hôte *B. dorsalis* des durées du développement mâle et femelle respectives de 67,4 et 71,6 jours à 15 °C, 34,9 et 37 jours à 20 °C, 23,4 et 25,2 jours à 25 °C, 18,4 et 20,2 jours à 30 °C. Sur le même hôte *B. dorsalis*, les parasitoïdes mâles et femelles bouclent leur développement respectivement entre 16 et 26 jours et entre 20 et 27 jours dans l'intervalle de température 22-24 °C (Bautista *et al.*, 1998). Par contre, sur *Bactrocera zonata* (Saunders, 1842), les parasitoïdes mâles et femelles bouclent leur développement en 20 et 21,5 jours respectivement à 25 °C (Rousse, 2007). À 20 °C, la durée moyenne du développement du mâle et de la femelle de ce parasitoïde élevé sur *Bactrocera oleae* (Rossi, 1790) est de $33 \pm 1,7$ et 35 ± 1 jours (Calvitti *et al.*, 2002). Zenil *et al.* (2004) ont observé une durée de développement de 19 à 24 jours sur *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824), de 25 à 32 jours sur *Anastrepha ludens* (Loew, 1873) et de 25-32 jours sur *Anastrepha serpentina* (Wiedemann, 1830) à $26,8 \pm 0,4$ °C.

Lorsque les adultes sont nourris avec une source de glucides (miel pur) et de l'eau en quantités illimitées, les mâles et les femelles ont une espérance de vie moyenne respective de 15 jours avec un maximum de 38 jours et de 20 jours avec un maximum de 40 jours (Bautista *et al.*, 1998; Roux *et al.*, 2008). En revanche, les femelles élevées individuellement ont une longévité supérieure de 2 à 3 jours à la moyenne. Chez les femelles directement issues de populations sauvages, alimentées en sucres et en eau, la longévité atteint en moyenne 28 jours.

Contrairement à la grande majorité des hyménoptères, les mâles de *F. arisanus* passent une période pré-copulatoire de quatre jours pendant laquelle leur sperme migre des testicules jusqu'à la vésicule séminale (Quimio & Walter, 2000; Sivinski & Aluja, 2012). Les mâles sexuellement matures forment des petits groupes, d'environ une dizaine sous la canopée ; les femelles isolées sont attirées individuellement vers ces groupes pour l'accouplement, grâce aux phéromones et signaux acoustiques émis par les mâles (Sivinski & Aluja, 2012). La maturité

sexuelle des mâles de cette espèce semble avoir conduit à une stratification dans la hauteur du perchoir basée sur leur âge. Ainsi, ceux âgés et sexuellement actifs se perchent sur le feuillage des herbes et des plantes hôtes, proche du sol, prêts à s'accoupler avec les femelles nouvellement émergées. Les jeunes mâles se concentrent sous la canopée et évitent les interactions concurrentielles mâle-mâle (Sivinski & Aluja, 2012).

Comme de nombreuses espèces d'hyménoptères, *F. arisanus* est haplo-diploïde ; les mâles sont issus d'ovocytes non fécondés et ont un patrimoine génétique provenant uniquement du côté maternel ; les femelles issues d'ovocytes fécondés, ont une garniture diploïde (Bautista *et al.*, 1998). Ce cycle haplo-diploïde permet aux femelles de contrôler le sexe de chaque descendant. La première oviposition a lieu en moyenne quatre jours après la mue imaginale mais certaines femelles peuvent pondre dès le premier jour alors que d'autres ne pondront aucun œuf avant 10 à 15 jours (Harris *et al.*, 2007). La sex-ratio est en général biaisée en faveur des femelles (57-70 %) pendant les deux premières semaines ; toutefois cette tendance s'inverse dans l'intervalle 16-20 jours et se maintient jusqu'à la mort (Bautista *et al.*, 1998).

I.2.5. Ecologie et comportement

I.2.5.1. Régime alimentaire

Les adultes de *F. arisanus* sont libres et se nourrissent d'eau, de miellat et d'exsudats sucrés de végétaux (nectar). Cette espèce est inoffensive pour toutes les espèces de mouches non ciblées, ainsi que pour les insectes bénéfiques (Rousse *et al.*, 2005).

I.2.5.2. Spectre d'hôtes

Les parasitoïdes ovo-pupaux tels que *F. arisanus* ont une large gamme d'hôtes du fait que leurs œufs ne sont pas exposés à la réponse immunitaire de l'hôte (Quimio & Walter, 2001). A cet effet, *F. arisanus* est susceptible de se développer sur 44 espèces de mouches de fruits (Rousse, 2007). Pour 33 d'entre elles, le statut d'hôte a été prouvé par des relevés de terrain (Carmichael *et al.*, 2005) et pour les 11 autres par des résultats de laboratoire (Harris & Bautista, 1996; Quimio & Walter, 2001; Moretti & Calvitti, 2003; Zenil *et al.*, 2004). Sur les 44 espèces de mouches potentiellement hôtes, beaucoup n'assurent qu'une survie très faible de *F. arisanus*. L'histoire évolutive de *F. arisanus* s'est déroulée en sympatrie avec de nombreuses espèces de Tephritidae-hôtes, en particulier les Dacini du genre *Bactrocera* (Rousse, 2007). Ainsi, 30 de ces espèces appartiennent au genre *Bactrocera* originaire de la même zone géographique que le parasitoïde.

Quant aux fruits hôtes, *F. arisanus* a été isolé sur ceux de 86 espèces végétales appartenant à 35 familles infestées des œufs de Tephritidae (Bautista & Harris, 1996;

Chinajariyawong *et al.*, 2000; Bautista *et al.*, 2004; Mohamed *et al.*, 2016). Une variabilité du taux de parasitisme a été notée entre les différents fruits attaqués par ces mouches de fruits. Il a été élevé sur les œufs de *B. dorsalis* contenus dans les goyaves en champ comparé à celui obtenu sur les agrumes (*Citrus* spp.) et les mangues (Vargas *et al.*, 1993). De même, Bautista & Harris (1996) ont démontré que *F. arisanus* est capable de distinguer les fruits infestés par les œufs de *B. dorsalis* ou ceux de *Ceratitis capitata*. Cependant, ces auteurs ont constaté que le taux de parasitisme des œufs de ces deux espèces de mouches est élevé sur les baies de café mûres, *Coffea arabica* L., comparées aux baies non mûres. Les stimuli visuels et olfactifs semblent influencer le choix du parasitoïde (Harris & Bautista, 1996; Stuhl *et al.*, 2011; Pérez *et al.*, 2012; Mohamed *et al.*, 2016).

I.2.5.3. Localisation de l'habitat

Les femelles de *F. arisanus* répondent positivement à des synomones issues de l'habitat. Celles-ci sont perçues à distance et induisent un vol orienté vers leur source (Rousse *et al.*, 2007b). Ainsi, Altuzar *et al.* (2004) ont montré en tunnel de vol que *F. arisanus* répond à des synomones émises par des goyaves et des oranges. D'autres Opiinae répondent aux odeurs des fruits hôtes ; par exemple, *Psytalia fletcheri* (Silvestri) est attiré par les odeurs de courgette (Messing *et al.*, 1996; Rousse *et al.*, 2007b), de même *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) par les odeurs de mangues, d'oranges, de goyaves et de pamplemousses (Eben *et al.*, 2000; Carmichael *et al.*, 2005). L'intensité du parasitisme augmente en même temps que l'état de maturité du fruit attaqué, bien que les femelles de *F. arisanus* soient peu attirées par des fruits tombés au sol (Eitam & Vargas, 2007).

Les femelles de *F. arisanus* sont sensibles de façon innée aux stimuli colorés particulièrement en jaune et en blanc (Vargas *et al.*, 1991). Les choix effectués sont principalement motivés par des différences de réflectance (Rousse *et al.*, 2007a). Quant aux mâles, ils ne sont pas attirés par les fruits qui ne représentent par conséquent pas des sites d'accouplement ou d'alimentation pour eux.

I.2.5.4. Localisation des sites de ponte

Wang & Messing, (2003a) ont noté qu'une fois posée sur le fruit, la femelle de *F. arisanus* passe plus de 90 % de son temps dans des phases de comportement de recherche et de ponte. Elle parcourt le fruit en palpant la surface avec l'apex des antennes, en insérant son ovipositeur de temps en temps, les antennes étant appliquées à la surface du fruit. Cette combinaison de comportements se poursuit jusqu'à la détection des œufs d'un hôte. Les fruits infestés induisent une réponse plus forte que ceux qui sont indemnes (Rousse *et al.*, 2007b).

Cette augmentation d'attractivité peut être due à des kairomones issues de l'hôte mais également par des synomones dont l'émission voire la production peuvent être induites par l'infestation (Rousse *et al.*, 2007b). De même, les femelles de *F. arisanus* sont également attirées par des composés volatils déposés par les adultes de Tephritidae à savoir les phéromones et l'odeur de leurs fèces (Rousse, 2007).

I.2.5.5. Parasitisme

Fopius arisanus est un parasitoïde ovo-pupal, solitaire et koïnobionte (Calvitti *et al.*, 2002; Montoya *et al.*, 2009; Appiah *et al.*, 2013; Pérez *et al.*, 2013). Il peut également parasiter les larves de premier stade de l'hôte nouvellement écloses (Bautista *et al.*, 1998, 2001). Les femelles pondent leurs œufs à l'intérieur de l'embryon de leur hôte ; celui-ci poursuit son développement jusqu'au stade pré-pupe, tandis que le parasitoïde reste au stade L1 (Lopez *et al.*, 2003). En se développant, le parasitoïde dévore la puppe de son hôte d'où il émerge. Occasionnellement, une femelle parasitoïde peut pondre plus d'un œuf à l'intérieur de son hôte (superparasitisme) mais étant une espèce solitaire, un seul individu se développera en adulte (Quimio & Walter, 2001; Rousse, 2007; Montoya *et al.*, 2009).

Tous les parasitoïdes ovo-pupaux des Tephritidae sont membres de la sous-famille des Opiinae (Wharton, 1999). *Fopius arisanus*, *Fopius ceratitivorus* Wharton et *Fopius caudatus* (Szépligeti) sont les seules espèces qui présentent ce mode de développement (Lopez *et al.*, 2003; Wang & Messing, 2003a; Bokonon-Ganta *et al.*, 2007) mais d'après la forme de l'ovipositeur, au moins trois autres espèces de *Fopius* présenteraient un développement similaire (Wharton, 1999).

Le parasitisme concerne en général des hôtes dissimulés dans le substrat de ponte. Deux raisons peuvent expliquer l'efficacité du parasitisme ovo-pupal. D'une part, les œufs de nombreux hôtes à ce stade de leur développement n'ont aucune possibilité d'évitement comportemental du parasite et présentent des défenses immunitaires quasi nulles. D'autre part, en s'attaquant à de jeunes stades, le parasitoïde est probablement plus apte à s'attaquer à d'éventuels concurrents en cas de multi-parasitisme ultérieur (Lopez *et al.*, 2003).

I.2.5.6. Interaction hôte-parasitoïde

Le développement pré-imaginal de *F. arisanus* est intimement lié à celui de son hôte. C'est ainsi que les mâles du parasitoïde émergent en général un à deux jours après les mouches non parasitées de la même cohorte exposée au parasitisme, suivies deux à trois jours plus tard par les femelles. Par contre, Zenil *et al.* (2004) constatent que les adultes de *F. arisanus* émergent avant les adultes de *Anastrepha ludens* et de *Anastrepha serpentina* ; ceci peut s'expliquer par

la durée du développement plus longue de ces deux Tephritidae. Il est possible que la mue de la larve de premier stade du parasitoïde soit régulée par un événement lié à la physiologie de son hôte au stade pré-pupal (Rousse, 2007).

Le parasitisme a deux grandes conséquences pour les mouches : une mortalité des pupes due au développement effectif du parasitoïde mais également une augmentation de la mortalité ovo-larvaire. À cet effet, il existe une grande différence entre le taux de parasitisme des œufs et la mortalité des stades pré-pupaux de l'hôte. Moretti & Calvitti (2003) ont montré que cette mortalité est en partie due à l'insertion de l'ovipositeur et donc à la rupture du chorion et aux blessures infligées à l'embryon, même sans dépôt d'œufs par le parasitoïde.

Alors que les défenses comportementales interviennent pour éviter le parasitisme, la réponse immunitaire des hôtes face à *F. arisanus* est mal connue. Seul *B. cucurbitae* présente une réponse immunitaire efficace contre *F. arisanus* (Rousse *et al.*, 2006). Cette réaction intervient tard au cours du développement larvaire de l'hôte. Elle consiste en une encapsulation des larves du parasitoïde sans mélanisation et sans formation d'une capsule rigide. De même, *Anastrepha suspensa* élimine parfois les larves du parasitoïde par une réaction d'encapsulation avec mélanisation (Rousse *et al.*, 2006). Par contre, dans le cas de *Bactrocera zonata*, la réaction normale d'encapsulation et de mélanisation disparaît au cours du développement de la larve du parasitoïde ; ceci tend à démontrer que *F. arisanus* inhibe la réaction immunitaire de son hôte (Rousse, 2007).

I.2.5.7. Interaction avec les autres Opiinae

Les observations sur le terrain révèlent que *F. arisanus* peut se trouver en situation de compétition avec d'autres parasitoïdes de la sous-famille des Opiinae. Cette compétition peut entraîner un déplacement spatial ou un changement d'hôtes de l'une des espèces en compétition (Wang & Messing, 2003b; Aluja *et al.*, 2013). C'est le cas de *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron), introduit à Hawaï pour réguler les populations de la mouche méditerranéenne, *C. capitata* ; à la suite d'une forte compétition exercée par *F. arisanus*, *D. tryoni* est devenu un parasitoïde de plus en plus commun à *Eutreta xanthochaeta* Aldrich, un Tephritidae non frugivore qui n'est pas attaqué par *F. arisanus*. Le mécanisme qu'utilise *F. arisanus* pour éliminer *D. tryoni* est le même pour éliminer cinq autres parasitoïdes larvaires jusqu'ici testés : *Psytalia incisi* (Silvestri) d'après Haramoto (1953), *Fopius vandenboschi* (Fullaway), *D. longicaudata* selon Wang & Messing, (2003b), *Diachasmimorpha kraussii* Fullaway et *Psytalia concolor* (Szépligeti) d'après Wang & Messing (2002). Le mécanisme exact de l'élimination physiologique est mal connu chez la plupart des parasitoïdes (Vinson & Hegazi, 1998). Elle pourrait résulter d'une substance chimique libérée par les œufs ou les larves de *F.*

arisanus, qui inhiberait le développement des œufs des parasitoïdes suscités (Wang & Messing, 2003b).

I.2.5.8. Exigences climatiques

Les exigences de *F. arisanus* en termes de température ont été évaluées par des expériences en conditions contrôlées (Appiah *et al.*, 2013; Groth *et al.*, 2017). Ainsi, l'activité de ses adultes augmente avec celle de la température dans la fourchette de 15 à 30 °C ; la température optimale pour le développement pré-imaginal semble se situer dans l'intervalle de 20 à 25 °C. Rouse (2007) a également montré que le développement pré-imaginal de *F. arisanus* est favorisé par une hygrométrie élevée. La diversité et la disponibilité saisonnières des ressources étant fortement influencées par le climat, *F. arisanus* chez qui la diapause est absente devra disposer de ressources exploitables tout au long de l'année, qui incluent des niches refuges lors des saisons défavorables (Rouse, 2007). Les écosystèmes tropicaux ou équatoriaux avec une grande diversité de plantes hôtes et de Tephritidae polyphages et multivoltines semblent à même de constituer des milieux favorables à cette espèce. *Fopius arisanus* se révèle fortement compétitif dans l'exploitation de sa niche écologique (Vargas *et al.*, 2002; Wang & Messing, 2003a) ; sa propagation et sa multiplication à l'intérieur d'un écosystème favorable du point de vue climatique dépendent de la qualité des hôtes qui y sont présents. À cet effet, l'aire d'efficacité de *F. arisanus* apparaît restreinte aux zones tropicales et équatoriales, là où *Bactrocera* spp. peuvent assurer l'établissement des populations conséquentes (Rouse *et al.*, 2009). De ce point de vue, l'Afrique subsaharienne, actuellement envahie par *Bactrocera dorsalis*, offre des conditions favorables à son établissement. Dans le contexte du changement climatique actuel, *F. arisanus* qui occupe le niveau supérieur dans le système tri-trophique plante hôte/*B. dorsalis*/*F. arisanus* est susceptible d'être affecté par ces changements car il dépend de la capacité des niveaux trophiques inférieurs (Van Baaren *et al.*, 2010; Haye *et al.*, 2013). Il est donc important d'identifier les régions où ce parasitoïde peut s'établir ; les modèles climatiques sont un outil très efficace pour déterminer ces zones d'introduction.

I.3. Modèles bioclimatiques

I.3.1. Définition

Les modèles bioclimatiques sont des représentations mathématiques et graphiques des relations qui caractérisent le développement de certains organismes vivants qui dépendent directement du climat (Saliou *et al.*, 2015). Les simulations effectuées avec ces modèles ont pour but de faciliter la compréhension des mécanismes observés dans un milieu. Ces outils

utilisent des paramètres météorologiques tels que la température, l'humidité relative et les précipitations et permettent d'évaluer, de comprendre et de prédire la dynamique de populations des insectes dans les agroécosystèmes d'une part et d'autre part de prévoir les risques phytosanitaires (Sporleder *et al.*, 2013; Khadioli *et al.*, 2014; Fand *et al.*, 2014a; Azrag *et al.*, 2018).

I.3.2. Modèles bioclimatiques régis par la température

Les insectes sont des organismes poïkilothermes dont la température est déterminée par celle du milieu dans lequel ils vivent. Durant toute leur existence, la température conditionne l'initiation et le déroulement de leurs processus vitaux tels que la croissance, l'alimentation, la mobilité, le développement et la reproduction (Roy, 2002). La température est l'indicateur climatique le plus important pour les insectes. Deux approches sont proposées pour modéliser la distribution potentielle d'une espèce : l'approche inductive et de l'approche déductive (Rafoss, 2003; Magarey *et al.*, 2007; Nietschke *et al.*, 2008; Venette *et al.*, 2010).

I.3.3. Approche inductive

Cette approche utilise les analyses statistiques de la distribution connue d'une espèce et les données climatiques pour estimer les préférences climatiques de cette espèce. Elle recourt à un minimum de données et des fonctions simples pour décrire la réponse d'un taxon à la température et à d'autres facteurs climatiques. Généralement, les données de présence/absence ou d'occurrence dans différentes localités sont suffisantes pour cartographier les zones cibles. Dans cette approche, les logiciels tels que BIOCLIM, Maxent, BIOCLIM ont été développés pour prédire l'abondance des insectes ravageurs ainsi que les risques phytosanitaires y associés d'une part et, d'autre part, pour prédire les effets possibles du climat (Beaumont *et al.*, 2005; Sutherst *et al.*, 2007; Lane *et al.*, 2018). L'approche inductive présente des avantages, surtout dans les zones où les informations détaillées sur les espèces ne sont pas connues ; toutefois, ses limites sont en particulier le défaut de ne pas tenir compte des caractéristiques biologiques de l'espèce étudiée (Venette *et al.*, 2010). Ainsi, les cartes de distribution potentielle générées ne fournissent aucune information sur la croissance de la population, les dégâts éventuels des ravageurs ou les variations temporelles de la population au cours d'une saison de culture ou d'une année dans une région donnée (Sporleder *et al.*, 2013).

I.3.4. Approche déductive

L'approche déductive se sert de la réponse climatique basée sur les processus vitaux d'un insecte d'intérêt particulier. Elle est fondée sur la connaissance détaillée des préférences

climatiques découlant des études en laboratoire. Les modèles biologiques résultant de cette approche ont pour objectif de prédire l'établissement des insectes exotiques (Nietschke *et al.*, 2008). L'influence de la température sur l'activité biologique et la vitesse de développement de l'insecte est généralement placée au centre de la construction de ces modèles. Etant donné que le développement des organismes poikilothermes comme les insectes est principalement sous l'influence de l'énergie thermique disponible dans leur environnement, ces modèles se servent souvent de degrés-jours pour décrire la relation linéaire qui existe entre le taux de développement de l'insecte et la température (Byeon *et al.*, 2011). Toutefois, en raison de la non-linéarité de la courbe de ce développement aux températures extrêmes et sub-létales, ces modèles deviennent de mauvais outils pour prédire justement le développement des insectes (Byeon *et al.*, 2011). Les modèles biologiques plus élaborés ont donc été développés ; ils recourent aux équations non-linéaires de haute signification biologique et intègrent des fonctions stochastiques pour faire varier la durée du développement entre les individus au sein d'une population. Ces représentations sont appropriées pour modéliser les impacts des changements climatiques (Sporleder *et al.*, 2013). Les logiciels tels que DYMEX (Rafoss, 2003), NAPPFAST (Nietschke *et al.*, 2008), ou ILCYM (Sporleder *et al.*, 2008 et 2013) utilisent cette approche.

CHAPITRE II. CADRE GEOGRAPHIQUE, MATERIEL ET METHODES

II.1. Sites d'étude

Les travaux de terrain ont été conduits dans deux des cinq zones agroécologiques du Cameroun délimitées par l'Institut de Recherche Agricole pour le Développement (IRAD) en 2005. Le choix des zones d'étude a été dicté par la disponibilité des espèces fruitières à étudier, les systèmes de production et les conditions climatiques régnantes. Il s'agit de la zone des hauts plateaux de l'Ouest (zone III) et de celle de forêt humide à pluviométrie bimodale ou zone V (figure 8).

Dans la zone III, les localités de Foubot, Bansa, Bamessingue et Baigom, situées dans la région de l'Ouest et celle de Baba I, située dans la région du Nord-Ouest, ont été explorées tandis que dans la zone V, les localités de Abondo, Makénéne, Mbalmayo et Nkolbisson, situées dans la région du Centre ont été investiguées. Les coordonnées géographiques de ces différents sites ont été enregistrées au GPS (Global Positioning System) et projetées sur un fond de carte à l'aide du logiciel Arcmap 10.4 pour l'établissement de la carte (figure 8).

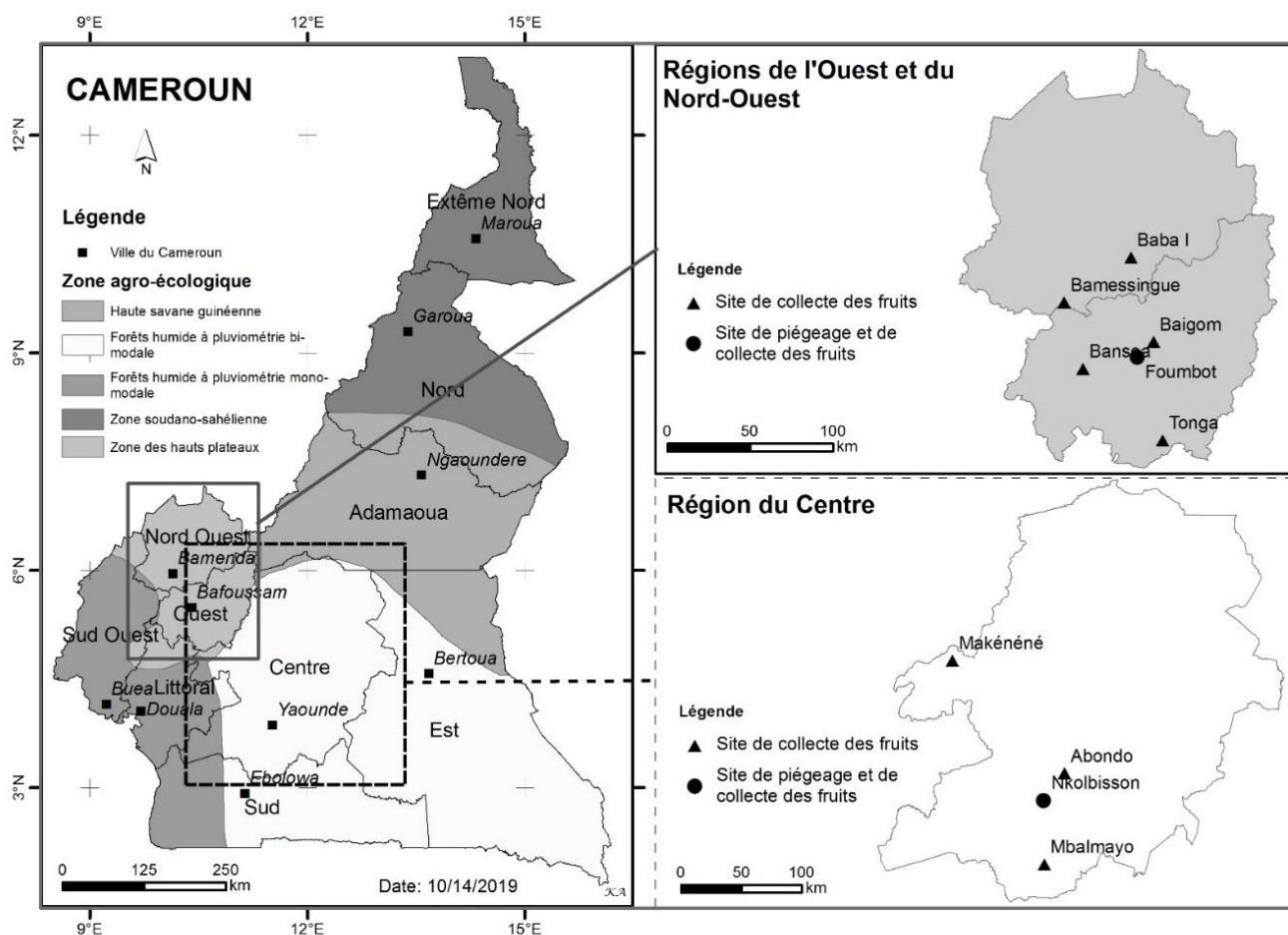


Figure 8. Zone d'étude et sites explorés,
Source : IITA.

Les travaux nécessitant un environnement contrôlé ont été réalisés au laboratoire d'entomologie de la station de recherche de l'Institut International d'Agriculture Tropicale (IITA) du Cameroun. Cet institut est situé à Yaoundé, au quartier Nkolbisson (3,86°N, 11,46°E, 770 m) de l'arrondissement de Yaoundé VII.

II.1.1. Zone des hauts plateaux de l'Ouest

Cette zone couvre les régions de l'Ouest et du Nord-Ouest, qui présentent une végétation dominée par une savane arbustive ou arborée et par des forêts galeries ou anthropiques. Le relief est marqué par des plateaux étagés, des bassins déprimés et de vastes plaines. L'altitude varie entre 700 et 2 740 m et le climat est de type "camerounien" d'altitude (Tsalefac *et al.*, 2003). Les données climatologiques collectées à Foubot entre janvier 2013 et décembre 2016 ont permis de tracer la courbe ombrothermique de la zone (figure 9). Elle révèle que la température moyenne annuelle oscille autour de 22 °C. La pluviométrie annuelle a une répartition monomodale avec une moyenne de 1766 mm/an de pluies au cours de la période de cette étude. L'humidité relative moyenne varie de 81 à 90 % en saison humide et de 70 à 92 % en saison sèche.

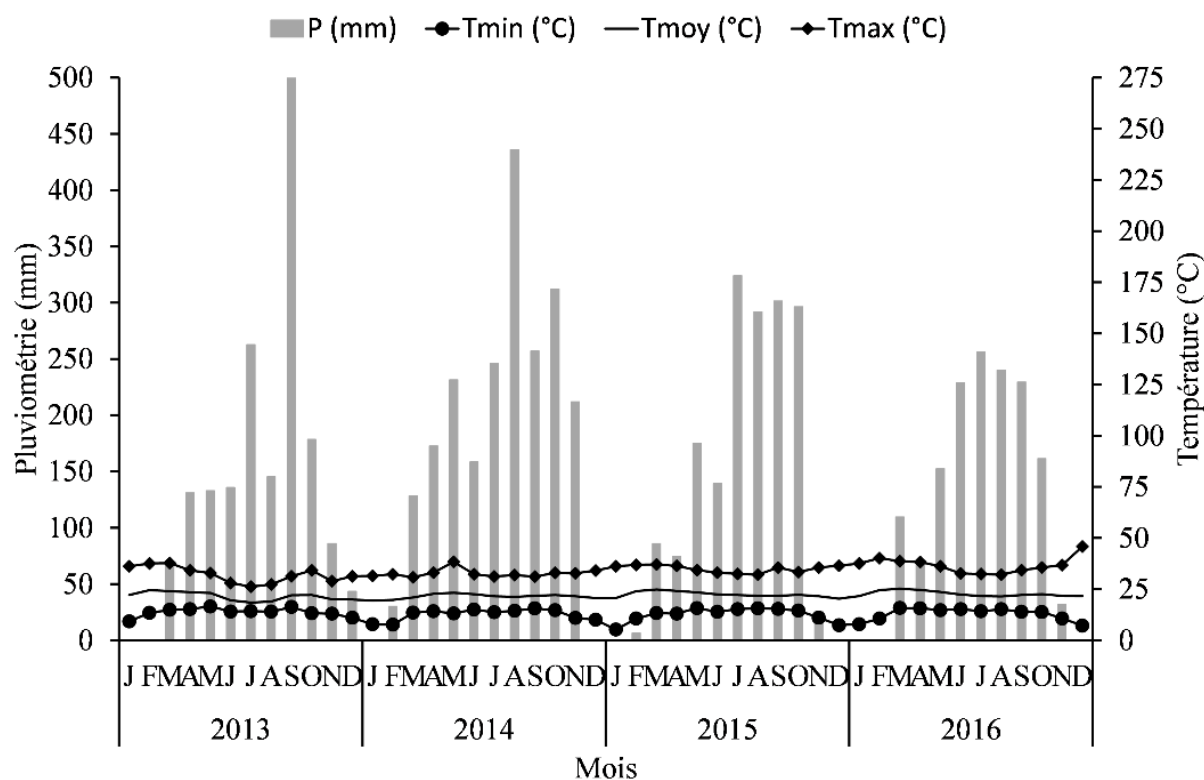


Figure 9. Diagramme ombrothermique de Foubot (2013-2016),
Source : IITA, données non- publiées.

Moral (1964) a défini quatre types de mois dans le domaine tropical à savoir les mois : pluvieux dits p ($P \geq T^2/10 + T + 30$), humides en abrégé h ($T^2/10 + T + 30 > P \geq T^2/10 - T + 20$), secs désignés par la lettre s ($T^2/10 - T + 20 > P \geq T^2/20 - T + 10$) et arides en abrégé a ($P < T^2/20 - T + 10$), où P désigne la pluviométrie mensuelle et T la température moyenne mensuelle. Il découle de ces formules une répartition mensuelle à quatre chiffres représentant les quatre états : p, h, s et a. Ainsi, mars, novembre et décembre 2013, mars et avril 2015 et 2016 ont constitué les mois humides tandis que les périodes sèches ont été observées en février 2014 et en novembre 2015 et 2016. Par ailleurs, une absence totale de pluies a été notée au cours des mois de janvier, février et décembre, excepté décembre 2013. Au terme de cette analyse, une formule de répartition mensuelle de la pluviométrie a été affectée à chaque année ainsi qu'il suit : 7 ; 3 ; 0 ; 2 en 2013 ; 9 ; 0 ; 1 ; 2 pour 2014 ; 6 ; 2 ; 1 ; 3 en 2015 ; 6 ; 2 ; 1 ; 3 pour 2016.

Les sols de la zone III sont de type ferrallitique rouge, formés sur du basalte (Nakao *et al.*, 2017). Les sols hydromorphes et riches en matières organiques sont également présents dans les zones marécageuses. Le système de culture intensive favorisé par la pression démographique et la demande sans cesse croissante de fruits et légumes frais, par les populations des grands centres urbains du Cameroun et de la sous-région Afrique centrale, est à l'origine de la disparition de la végétation naturelle sur une grande partie de cette zone. Ce système permet la production de plusieurs espèces de fruits (avocats, goyaves, mangues, etc.) et de cultures maraîchères (tomate, aubergine, pastèque, choux, piment, poivron, concombre, carotte etc.).

II.1.2. Zone de forêt humide à pluviométrie bimodale

Cette zone agroécologique couvre les régions du Centre, du Sud et de l'Est et s'étend sur la majeure partie du plateau sud camerounais entre 500 et 1000 m d'altitude (Yengoh *et al.*, 2010; Bele *et al.*, 2013). Les données climatologiques enregistrées au cours de la présente étude (2013-2016) à la station de recherche de l'IITA à Nkolbisson révèlent des précipitations moyennes annuelles de l'ordre de 1 800 mm, avec des valeurs extrêmes allant de 1400 à 2100 mm (figure 10). Les années 2013 et 2015 ont enregistré un cumul important de précipitations, avec respectivement 2003 et 2147 mm d'eau. La température moyenne oscille autour de 24 °C, aucune différence n'étant observée entre les années. L'humidité relative moyenne varie de 81 à 90 % en saison humide et de 70 à 92 % en saison sèche.

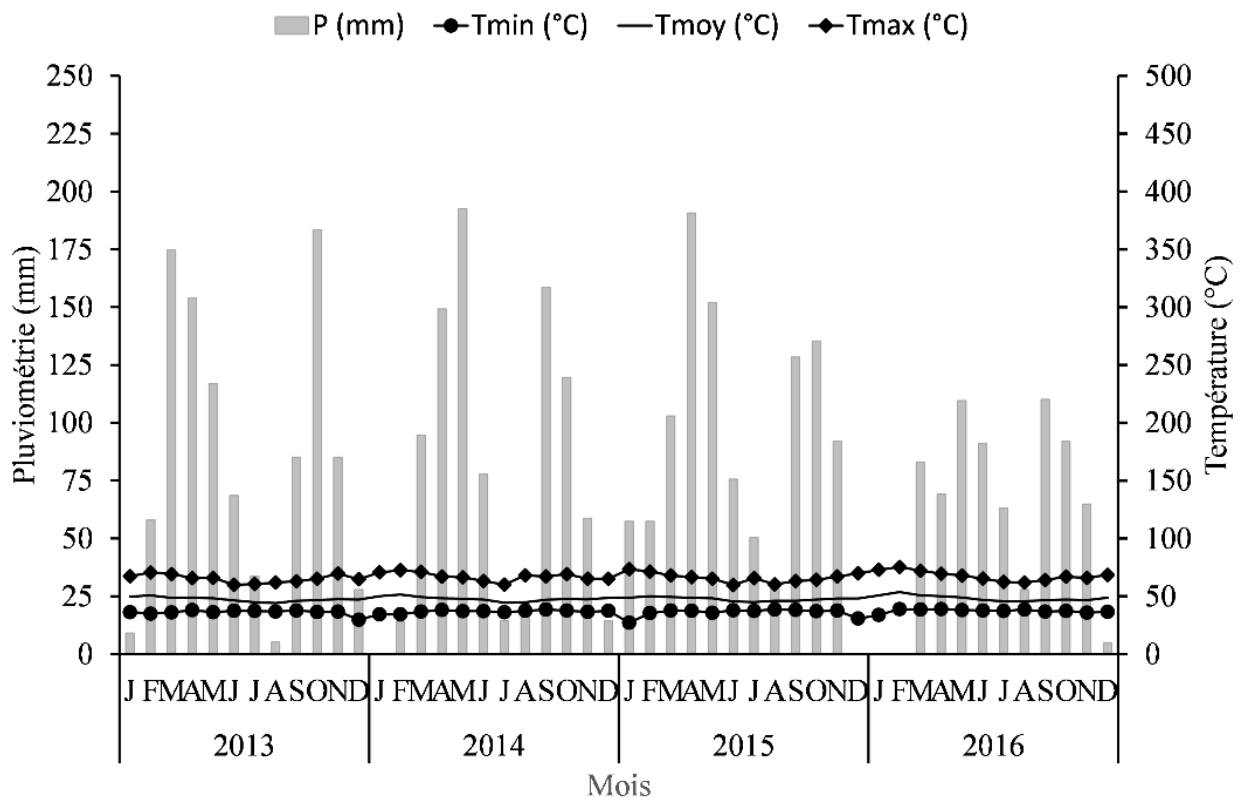


Figure 10. Diagramme ombrothermique de Nkolbisson (2013 – 2016),
Source : IITA, données non-publiées.

L'analyse des données climatologiques de cette zone révèle l'existence :

- d'une longue saison de pluies entre mars et juin, excepté en 2016 où elle s'est étendue jusqu'au mois de juillet ; cette saison correspond à la petite saison de pluies selon la terminologie de Suchel (1988);
- d'une courte saison de pluies entre septembre et novembre qui correspond à la grande saison de pluies selon la terminologie de Suchel (1988) ;
- d'une longue saison sèche enregistrée entre décembre et février et une petite saison sèche observée entre juillet et août.

Ce découpage saisonnier définit un climat équatorial et subéquatorial qui se différencie par une inflexion de la pluviométrie entre les mois de juillet et août sans véritable petite saison sèche. Suivant la classification de Moral (1964), mars, avril, mai, juin, septembre, octobre et novembre représentent les mois pluvieux ; février, juillet et décembre 2013, février, juillet et août 2015 et août 2016 ont été humides ; février, juillet, août et décembre 2015 ont été les mois secs ; enfin, août 2013, janvier 2014, décembre 2015, janvier, février et décembre 2016 ont été les mois arides en raison de l'absence totale de pluies.

La formule de répartition mensuelle de la pluviométrie au cours des quatre années est la suivante : 7 ; 3 ; 1 ; 1 en 2013 ; 7 ; 0 ; 4 ; 1 en 2014 ; 7 ; 3 ; 1 ; 1 en 2015 ; 8 ; 1 ; 0 ; 3 en 2016.

La répartition bimodale de la pluviométrie ainsi décrite permet de distinguer deux cycles de cultures et un calendrier agricole étalé avec des semis et des récoltes échelonnées. L'agriculture itinérante sur brûlis, suivie de jachères pour la restauration de la fertilité du sol, constitue la pratique culturale traditionnelle majeure dans cette zone. Les cultures annuelles et pluriannuelles telles que les tubercules, le bananier plantain, la canne à sucre, le maïs, les maraîchers sont majoritairement mis en valeur tandis que le cacaoyer, le caféier robusta et divers arbres fruitiers constituent l'essentiel des productions pérennes (Tchatat *et al.*, 1995; Jagoret *et al.*, 2009). Dans ce système cultural, les fruitiers tels que les avocatiers, les manguiers, les agrumes, les corossoliers, les safoutiers, les manguiers sauvages et les pommiers cythères, sont plantés dans les jardins de case ou associés aux cultures pérennes telles que le cacaoyer.

II.1.3. Caractéristiques des vergers de piégeage

Dans la zone III, le piégeage des mouches de fruits a été mené dans le verger expérimental de la station de recherche de l'IRAD de Foumbot, situé en bordure de la route bitumée Foumbot-Bafoussam. Ce site entouré d'une zone de forte production maraîchère constitue un point de vente très actif des fruits et légumes. Ce verger mis en place en 1989 occupe une superficie de près de 9 hectares et est composé des manguiers, des goyaviers, des avocatiers et des agrumes répartis dans les parcelles suivant un itinéraire technique propre à la station. Les manguiers sont l'espèce majoritaire avec 88 cultivars plantés sur une surface de 5,5 hectares, les cultivars Ruby, Zill, Irwin, Jolie Nyombé et Palmer étant dominants. L'entretien du verger est effectué par la combinaison d'un défrichage manuel et d'un traitement herbicide. Par ailleurs, les cultures maraîchères sont mises en valeur sous les arbres fruitiers du verger.

Dans la zone V, le piégeage des téphritidés a été réalisé à Yaoundé, précisément dans le verger expérimental de la station de recherche de l'IITA Cameroun sis au quartier Nkolbisson. Ce verger est concentré sur une surface de 4000 m² et constitué d'un mélange de plusieurs espèces d'arbres fruitiers surtout les manguiers (cultivar camerounaise) et les goyaviers (cultivars locaux et améliorés). Ces arbres, dont l'âge varie entre 5 et 20 ans, ont été disséminés dans le verger avec des écartements plus ou moins respectés. L'entretien du verger est régulier, sans aucun apport d'engrais ni de traitement phytosanitaire. Les parcelles des cultures annuelles et pluriannuelles bordent le site avec quelques arbres fruitiers disséminés dans les habitations environnantes.

II.2. Matériel









II.2.1. Matériel biologique

Dans le cadre des travaux de terrain, le modèle biologique étudié a été constitué des fruits produits dans les vergers de manguiers et de goyaviers en culture pure ou associée, des manguiers et goyaviers en jardin de case, de plusieurs autres fruits cultivés et sauvages, enfin des larves d'insectes qui infestent naturellement ces fruits. Ces espèces végétales ne présentent aucune résistance ou tolérance connue vis-à-vis des insectes parasitant leurs fruits (Ouedraogo, 2011).

Le tableau I présente le matériel végétal utilisé pour les expériences en laboratoire. Il a été constitué des fruits de 11 espèces végétales, toutes connues comme hôtes potentiels de *Bactrocera dorsalis* (Ndzana Abanda *et al.*, 2008; Rwomushana *et al.*, 2008b; Mwatawala *et al.*, 2009; Ngamo Tinkeu *et al.*, 2010; Goergen *et al.*, 2011; Cugala *et al.*, 2014; Gnanvossou *et al.*, 2017).

Les adultes de *B. dorsalis* et de *Fopius arisanus* élevés au laboratoire ont représenté l'essentiel du matériel animal de laboratoire.

Tableau I. Espèces fruitières utilisées dans les essais de laboratoire

Espèce végétale	Famille	Nom commun	Variété	Photographie
<i>Annona squamosa</i> L.	Annonaceae	Pomme cannelle		
<i>Carica papaya</i> L.	Caricaceae	Papaye	Solo	
<i>Eriobotrya japonica</i> [Thunb.] Lindl.	Rosaceae	Néflier du japon	-	
<i>Irvingia gabonensis</i> (Aubry-Lecomte) Baill.	Irvingiaceae	Mangue sauvage	Chair sucrée	
<i>Irvingia wombolu</i> (Vermoesen)			Chair amère	
<i>Mangifera indica</i> L.	Anacardiaceae	Mangue	Camerounaise	
<i>Musa acuminata</i> L.	Musaceae	Banane	Gros Michel	
<i>Musa paradisiaca</i> L.		Plantain	Essong	
<i>Persea americana</i> L.	Lauraceae	Avocat	-	
<i>Psidium guajava</i> L.	Myrtaceae	Goyave	-	
<i>Spondias cytherea</i> Sonner	Anacardiaceae	Pomme cythère	-	

II.2.2. Matériel de piégeage

II.2.2.1. Types de pièges

Deux types de pièges ont servi pour l'échantillonnage des téphritidés au cours de la présente étude : les pièges multi-leurres (figure 11a) et des boîtes plastiques modifiées pour la capture des insectes (figure 11b).

Le piège multi-leurres est composé d'un récipient en plastique en forme de tonnelet, constitué de deux parties dissociables (figure 11a) : une partie supérieure transparente et la basale jaune. Ce piège, d'une capacité de 750 ml environ, est haut de 18 cm et large de 15 cm à sa base. La partie supérieure transparente du piège contraste avec sa base jaune, ce qui augmente la capacité d'attraction des mouches de fruits (Ekesi & Billah, 2006). Les insectes sont attirés grâce à des diffuseurs de l'odeur de l'attractif fixés sur le plafond du piège. Une fois attirés, les mouches entrent dans le piège par une ouverture en forme d'un entonnoir renversé, pratiquée sur le plancher. Un crochet en fil de fer, placé dans la partie supérieure du piège, permet de suspendre ce dernier à une branche de fruitier. Ce piège est adapté pour être appâté avec des attractifs alimentaires mais il peut accessoirement être utilisé pour les bio-leurres ou les attractifs sexuels.

Des boîtes cylindriques en plastique de couleur jaune (hauteur de 14 cm, diamètre de la base de 10 cm) et un couvercle de couleur jaune de 12 cm de diamètre (figure 11b) ont été modifiés pour former des pièges à insectes. Ainsi, quatre ouvertures espacées uniformément ont été aménagées sur la paroi dans la moitié supérieure de la boîte et un crochet en fil de fer placé au milieu du couvercle a été adapté comme support du coton imbibé de l'attractif et positionné au niveau des ouvertures. Le piège utilise les attractifs alimentaires ou sexuels.

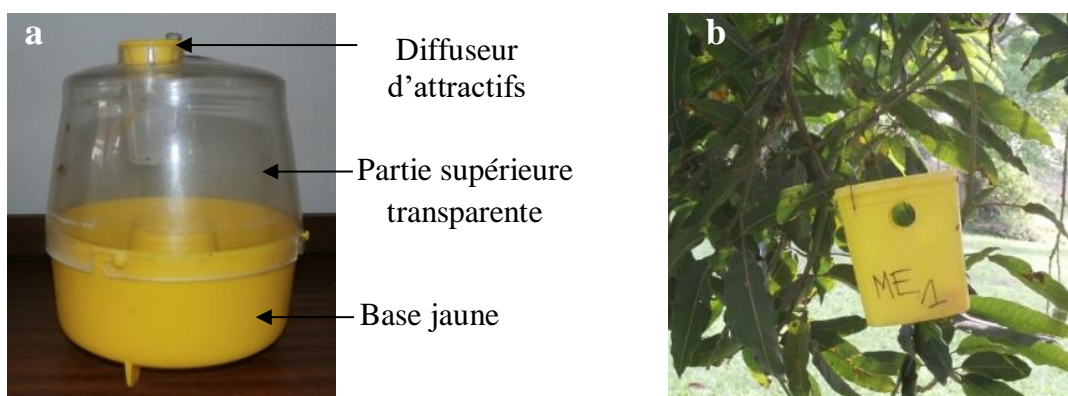


Figure 11. Types de pièges utilisés : piège multi-leurres (a) et boîte plastique modifiée (b) (Photo : IITA).

II.2.2.2. Attractifs et insecticide

Un attractif sexuel et un attractif alimentaire ont été utilisés au cours du piégeage des mouches de fruits. L'attractif sexuel attire les adultes mâles des téphritidés sur de très longue distance alors que l'attractif alimentaire, qui agit à l'échelle du verger, attire les mâles et davantage les femelles de plusieurs espèces de téphritidés.

Le méthyl eugénoïl (ME) ou le 4-allyl-1,2-diméthoxybenzenecarboxylate (Better World Manufacturing, USA), qui existe à l'état naturel dans une grande variété de plantes, a servi d'attractif sexuel. Cette substance exerce une forte attractivité sur les mâles des mouches du genre *Bactrocera* Macquart (1882) et sur *Ceratitis bremii* Guérin-Méneville 1843 (IAEA, 2003; Manrakhan, 2006 et 2016).

Le Torula (Better World Manufacturing, USA), qui est une levure inactive, hydrosoluble et très riche en protéines, a été utilisé comme attractif alimentaire. Ce produit est conditionné sous forme de pastilles. Outre la levure, le borax à 3 % est incorporé dans chaque pastille pour tuer les insectes attirés dans les pièges.

Un insecticide organophosphoré, le DDVP ou Dichlorvos (0,0-Diméthyl 0- (2,2-Dichlorovinyl) Phosphate), de formule moléculaire $C_4H_7Cl_2O_4P$, imprégné sur une bande de 4,4 m² en caoutchouc a été associé à l'attractif sexuel.

II.2.3. Matériel de collecte des données climatiques

Les enregistreurs de température et d'humidité relative de marque HOBO Pro v2 (Onset Computing, USA) ont permis de relever les données climatiques (température et hygrométrie). Ces appareils capables d'enregistrer jusqu'à 21000 mesures, possèdent des gammes variant entre -40 °C et 70 °C pour la température et de 0 et 100 % pour l'hygrométrie. Avant leur installation dans les vergers, ces appareils ont été calibrés à l'aide du logiciel de lancement et de récupération des données (HOBOWare pro) installé dans un ordinateur. L'enregistrement des deux paramètres a été programmé de façon à sauvegarder les données à intervalles réguliers d'une heure ; les données périodiques ont été téléchargées une fois tous les trois mois et exportées sous format Microsoft Excel. Elles ont servi à calculer leurs moyennes mensuelles.

Le pluviomètre à lecture directe de marque Tru-Chek (Forestry Suppliers, USA) a permis de collecter la quantité d'eau tombée dans les deux sites de piégeage. Il s'agit d'un plastique profilé en un seul morceau, résistant aux intempéries. Cet instrument est gradué à sa droite en « inch » et à sa gauche en mm avec une échelle de mesures variant respectivement de 0,01 à 6 inch et de 0,1 à 150 mm. Les données ont été relevées chaque jour. Les cumuls mensuels ont permis de mesurer la pluviométrie.

II.2.4. Matériel divers

Plusieurs autres matériels ont été utilisés pour la collecte des données aussi bien sur le terrain qu'au laboratoire. Il s'est agi :

- du fil de fer galvanisé mou et d'une colle pour la pose des pièges des mouches de fruits ;
- des flacons de différentes tailles et de l'alcool à 75 % pour fixer et conserver les mouches capturées ;
- d'une balance pour la pesée des fruits ;
- des récipients plastiques de tailles variées, du sable stérilisé, du papier essuie-tout, du grillage à grosses mailles, des bracelets en caoutchouc et d'une toile de mousseline pour l'incubation des fruits au laboratoire ;
- des boîtes de Pétri de 9 et 5,5 cm de diamètre, aux couvercles perforés, pour la collecte et la mise en émergence des pupes de mouches et de parasitoïdes ;
- d'un régulateur de photopériode de marque Tec Hit ;
- des cages en plexiglas de 15 x 15 x 15 cm (type I) et de 30 x 30 x 30 cm (type II) aérées par des ouvertures grillagées en plastique servant en même temps à l'élevage des adultes de *B. dorsalis* et *F. arisanus* et aux tests de préférence ;
- d'un GPS de marque Garmin (model eTrex 20x) pour la collecte des coordonnées géographiques.

II.3. Méthodes

II.3.1. Etude des fluctuations saisonnières des populations de *Bactrocera dorsalis*

II.3.1.1. Mise en place des pièges

Le dispositif de piégeage a été mis en place respectivement en janvier 2011 à Nkolbisson et en janvier 2012 dans la localité de Foubot. L'admission en thèse n'ayant été validée qu'au cours de l'année académique 2013-2014, seules les données enregistrées au cours des années 2013, 2014, 2015 et 2016 sont utilisées dans la présente thèse.

Dans chaque verger, les pièges ont été accrochés à des branches charpentières des arbres fruitiers à l'aide d'un fil métallique mou (type galvanisé) dans un endroit ombragé, à une hauteur d'environ 2 m au-dessus du sol. Ce fil métallique a été enduit, dans sa moitié supérieure, d'une couche de colle (tangle foot) pour empêcher l'accès et la prédation des mouches capturées par les fourmis naturellement présentes dans les vergers (Gnanvossou *et al.*, 2017). Les pièges ont été accrochés de telle manière que les branches et les feuilles avoisinantes ne les touchent pas. Dans le verger de Nkolbisson, les pièges ont été suspendus sur *Annona* spp, *Eriobotrya japonica*, *Mangifera indica*, *Persea americana* et *Psidium guajava*. Dans la localité de Foubot, ils ont été accrochés sur *M. indica* et *P. guajava*. Les pièges ont été espacés d'au

moins 20 m pour minimiser toute interaction entre les attractifs. La position des pièges a été rotée mensuellement suivant le sens de rotation des aiguilles d'une montre.

Dans les pièges en boîtes plastiques jaunes appâtés à l'attractif sexuel, un tampon de coton dentelé imbibé de 2 ml de méthyl eugénol a été suspendu dans le piège à l'aide d'un morceau de fil métallique, de telle sorte que le coton soit positionné au niveau des ouvertures pratiquées dans la partie supérieure du piège. Les captures de mouches, réalisées à l'aide de cet attractif, ont permis de suivre la dynamique des populations mâles de *B. dorsalis* dans les différents vergers. Deux bandes imprégnées de DDVP (insecticide) ont été incorporées dans chaque piège, lui permettant de fonctionner suivant la stratégie "attract and kill" (IAEA, 2003; Mwatawala *et al.*, 2006c; Ouedraogo, 2011; Gnanvossou *et al.*, 2017).

Dans les pièges multi-leurres appâtés à l'attractif alimentaire, deux pastilles de la levure de *Torula* ont été dissoutes dans 350 ml d'eau et la solution obtenue a été transférée dans chaque piège (Hanna *et al.*, 2020). Les captures de mouches réalisées grâce à ce dispositif ont permis de déterminer les fluctuations des populations femelles de *B. dorsalis*.

Le nombre de pièges a varié en fonction de la taille du verger et de la localité. À cet effet, 2 et 7 pièges de chaque attractif ont respectivement été installés dans les vergers de Nkolbisson et de Foubot.

II.3.1.2. Relevé des pièges

Les pièges ont été inspectés de façon hebdomadaire et à un jour fixe. Une fois dans le verger, les pièges appâtés avec l'attractif sexuel ont été ouverts et les mouches capturées ont été soigneusement collectées à l'aide de pinces molles. Dans les pièges appâtés avec l'attractif alimentaire, le liquide a d'abord été filtré à travers un tamis à queue puis les spécimens capturés ont été prélevés à l'aide de pinces molles. Tous les spécimens capturés ont été conservés dans des piluliers contenant de l'alcool à 70 %. Dans chaque pilulier, une étiquette portant la date de relevé, l'attractif contenu dans le piège, le numéro du piège et le nom de la localité a été introduite. Tous les échantillons ont été ramenés au laboratoire pour identification. Des spécimens de mouches capturées ont été mis en collection de références.

La levure de *Torula* a été renouvelée de façon hebdomadaire tandis que le méthyl eugénol, les bandes imprégnées de DDVP et le coton dentelé ont été renouvelés mensuellement (Gnanvossou *et al.*, 2017; Hanna *et al.*, 2020).

II.3.2. Etude du spectre d'hôtes et des préférences trophiques de *Bactrocera dorsalis*

II.3.2.1. Echantillonnage des fruits

La collecte des données pour l'étude du spectre d'hôtes de *B. dorsalis* a été réalisée entre janvier 2011 et décembre 2015 ; toutefois seules les données collectées entre 2013 et 2015 sont considérées dans le cadre de cette thèse. Sur le plan pratique, les fruits ont été prélevés dans et autour des vergers, dans les jardins de case et sur les arbres sauvages dans les zones non cultivées.

Pour déterminer la diversité biologique des Téphritidés associés à la mangue et à la goyave, un échantillonnage aléatoire des fruits a été adopté. Ainsi, dans chaque verger, dix arbres choisis au hasard, au seul critère qu'ils portent suffisamment de fruits, ont été retenus au début de chaque saison fruitière. Ils ont été marqués en appliquant une étiquette sur laquelle les initiales du nom de la variété et du numéro d'ordre de sélection de l'arbre ont été inscrits. Sur chaque pied, 20 fruits au maximum ont été récoltés au hasard sur l'arbre et 10 fruits au maximum ont été ramassés aléatoirement au sol toutes les deux semaines, en fonction de la disponibilité de ceux-ci.

Pour déterminer le spectre d'hôtes de *B. dorsalis*, les fruits des arbres autres que ceux mentionnés plus haut, cultivés ou sauvages associés aux vergers ou encore rencontrés dans les sites d'étude ont été prélevés (Mwatawala *et al.*, 2009b; Goergen *et al.*, 2011; Ouédraogo *et al.*, 2011). Ainsi, des échantillons de fruits de tailles variables ont été cueillis ou ramassés par espèce selon leur disponibilité.

Chaque échantillon ensaché et étiqueté, constitué des fruits d'une même espèce végétale et du même site, a été ramené pour incubation au laboratoire d'Entomologie de la station de recherche de l'IITA à Yaoundé. Sur leurs étiquettes sont précisés la localité, la date d'échantillonnage et le nom de l'espèce/variété.

II.3.2.2. Incubation des fruits

L'incubation des fruits a été effectuée dans une serre sous ombrière à la station de recherche de l'IITA Yaoundé (figure 12a). Une fois dans la serre, les fruits ont été classés par espèce, variété, date et site d'échantillonnage. Après la pesée, ils ont été mis en observation sur des morceaux de grillage métallique en forme de dôme, reposant dans des récipients de taille adaptée au nombre de fruits incubés. Une couche de sable stérilisé servant de milieu de pupaison a été étalée au fond de chaque récipient (Tindo *et al.*, 2005; Ouédraogo *et al.*, 2011). Les fruits de grande taille tels que les mangues, les bananes douces et bananes plantains, ceux des Anonacées et des Caricacées ont été incubés individuellement. Les autres fruits ont été incubés en groupe de 3 à 5 éléments en fonction de leur taille. Tous les récipients ont été recouverts

d'un morceau de tissu mousseline et scellés à l'aide de bracelets en caoutchouc pour éviter que les larves de 3^e stade ne s'échappent. Ces récipients ont été par la suite rangés sur des étagères métalliques (figure 12b) dont les pieds ont été individuellement plongés dans une solution savonneuse contenue dans une boîte plastique pour éviter une éventuelle intrusion des prédateurs.



Figure 12. Incubation des fruits à l'IITA : (a) serre sous ombrière et (b) étagère métallique sur lequel sont rangés les récipients d'incubation (Photos : IITA).

II.3.2.3. Récolte et mise en éclosion des pupes

Le sable du fond de chaque récipient a été régulièrement tamisé dès le 10^e jour d'incubation et les pupes ont été collectées à l'aide de pinces molles puis placées dans des boîtes de Pétri de 9 cm de diamètre. Celles-ci ont été étiquetées par type de fruit, localité, date de collecte et maintenues dans la salle d'élevage en attente de l'éclosion. Les adultes des mouches de fruits ainsi que les parasitoïdes ayant émergé ont été régulièrement collectés et conservés dans des flacons contenant de l'alcool à 70 %, étiquetés comme précédemment. Les pupes non écloses ont été disséquées afin de déterminer la mortalité larvaire due au substrat végétal.

II.3.2.4. Identification des espèces capturées

Les espèces de mouches de fruits capturées dans les pièges ou récupérées lors de l'incubation des fruits ont été identifiées, à la loupe binoculaire de marque Wild, à l'aide de planches et de guides d'identification des mouches à savoir : le CD-ROM des travaux de référence pour l'Afrique (White, 2006), la clé d'identification du sous-genre *Pardalaspis*, la clé numérique d'identification des mouches de fruits disponible en ligne (Virgilio *et al.*, 2014). Les spécimens de référence ont été conservés au musée de l'IITA Cameroun.

II.3.3. Etude de l'effet du substrat végétal sur le parasitisme et les paramètres biologiques de *Fopius arisanus*

II.3.3.1. Elevage de *Bactrocera dorsalis* au laboratoire

Toutes les expérimentations ont été réalisées avec les adultes de *B. dorsalis* élevés en conditions contrôlées (température : 25 ± 1 °C ; hygrométrie : 70 ± 5 % ; photopériode : 12 h 12) pendant plusieurs générations au laboratoire d'entomologie de l'IITA. La souche de la mouche utilisée a été obtenue de l'incubation des mangues collectées en 2011 dans le verger expérimental de la station de recherche de l'IITA à Yaoundé. Pour limiter les risques de consanguinité dans cette souche, environ 200 couples d'individus sauvages ayant émergé des fruits de *M. indica* collectés dans la même localité ont été introduits dans l'élevage tous les six mois (Ekesi & Mohamed, 2011).

Les mouches obtenues ont été nourries à l'aide d'un aliment artificiel constitué de sucre de canne roux et d'hydrolysate enzymatique de protéine aux proportions 3:1 (Rwomushana *et al.*, 2008b). L'apport en eau a été assuré par un tampon de coton dentelé immergé dans l'eau contenue dans un flacon plastique (50 ml) et passant à travers un bouchon perforé. Trois fois par semaine, une tranche de papaye (variété solo) utilisée comme substrat de ponte a été introduite pendant 24 heures dans l'une des cages mères d'élevage (figure 13). La tranche de papaye contenant les œufs a ensuite été placée dans un récipient de 450 ml contenant 100 g de l'aliment fait à base de carotte fraîche préalablement modifiée de sa composition initiale. Chaque 100 g de l'aliment contenaient 74,9 g de pâte de carotte, 16 g de sucre de canne roux, 8,1 g d'hydrolysate enzymatique de protéine, 0,6 g d'acide citrique et 0,4 g de sorbate de potassium suivant les recommandations de Ekesi & Mohamed (2011). Le récipient a été ensuite déposé sur un morceau de grillage métallique en forme de dôme, dans un autre récipient plus grand (1 700 ml) contenant une couche de sable stérilisé servant de milieu de pupaison. Après la pupaison, les pupes ont été récoltées par tamisage du sable et placées dans des cages en plexiglas de type II jusqu'à l'émergence des adultes, afin d'obtenir des cohortes d'individus d'âges connus pour les essais.

À la mue imaginale, les mouches ont reçu la même ration alimentaire que les individus parents.

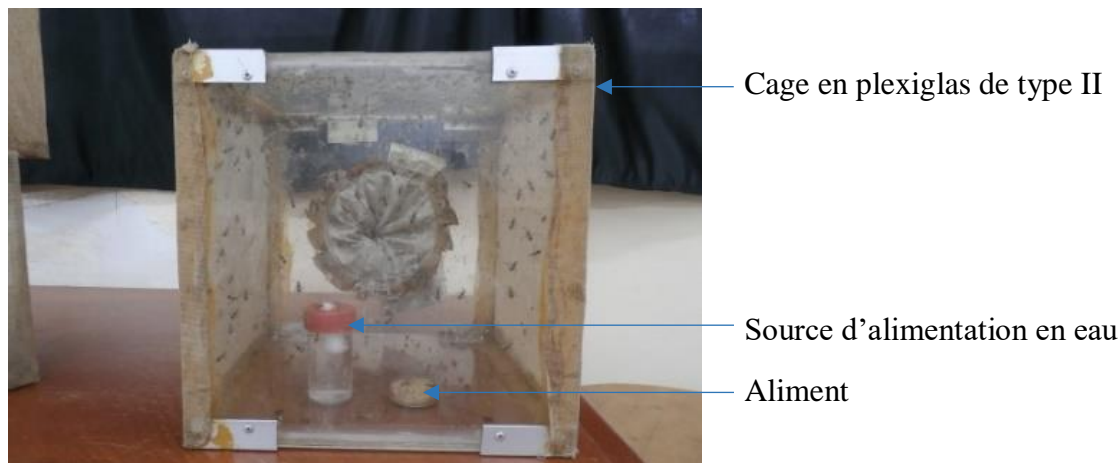


Figure 13. Dispositif d'élevage des adultes de *Bactrocera dorsalis* au laboratoire (Photo : IITA).

II.3.3.2. Elevage de *Fopius arisanus* au laboratoire

La cohorte initiale de *F. arisanus* a été obtenue à l'Université d'Hawaï à Manoa, grâce à un effort conjoint entre l'IITA et le Centre International d'Ecologie et de Physiologie des Insectes (ICIPE). Cette cohorte a été multipliée en masse à l'IITA-Bénin sur des larves de *B. dorsalis*. En avril 2010, 4500 pupes de *B. dorsalis* parasitées en milieu contrôlé ont été expédiées à l'IITA-Cameroun. Les adultes de *F. arisanus* ayant émergé des pupes ont été lâchés dans cinq localités du Cameroun, en accord avec les services de quarantaine du Ministère de l'Agriculture et du Développement Rural (MINADER) : Ekona (Sud-Ouest), Baba I (Nord-Ouest), Foubot, Bansa et Bamessingue (Ouest), Nkolbisson (Centre). Après les premiers lâchers, les fruits de *M. indica* et de *P. guajava* ont été prélevés au verger expérimental de la station de recherche de l'IITA Cameroun à Nkolbisson et mis en incubation dans la serre sous ombrière. Les pupes de téphritidés obtenues ont été élevées au laboratoire jusqu'à l'émergence des adultes. Ceux-ci ont d'abord été identifiés puis isolés dans des cages en plexiglas de type II où ils étaient nourris à l'aide de miel pur et d'eau. Cette fraction de *F. arisanus* a été mélangée aux individus issus des pupes expédiées toutes les deux semaines à partir du Bénin.

Pour la multiplication de cette population composite, des tranches de papaye, préalablement infestées d'œufs de *B. dorsalis*, ont été exposées pendant 24 heures aux femelles du parasitoïde, âgées de 7 à 14 jours, comme support de ponte. Ces parasitoïdes ont été isolés dans des cages en plexiglas de type I à raison de 10 mâles et 10 femelles par cage. Un total de 100 couples a été utilisé. Après exposition aux parasitoïdes, les tranches de papaye infestées ont été mises à incuber suivant le protocole d'incubation décrit pour *B. dorsalis*. Au bout de 10 à 15 jours d'incubation, les pupes formées ont été collectées et placées dans des cages en plexiglas de type II pour l'obtention des cohortes d'adultes d'âges déterminés.

Les parasitoïdes adultes issus des émergences ont été maintenus aux conditions de laboratoire. Cependant, l'éclairage du laboratoire (12 : 12) a été complété dans la journée par la lumière naturelle, importante pour initier le comportement d'accouplement chez les mâles (Zenil *et al.*, 2004). Les individus sauvages issus des lâchers de terrain ont été introduits dans la colonie tous les trois mois.

II.3.3.3. Origine et récolte des espèces fruitières hôtes

Nos travaux ont porté sur les fruits de 11 espèces végétales cultivées ou sauvages (tableau I, page 32), toutes connues comme plantes hôtes potentielles de *B. dorsalis* dans la zone afro-tropicale (Ndzana Abanda *et al.*, 2008; Rwomushana *et al.*, 2008b; Mwatawala *et al.*, 2009; Ngamo Tinkeu *et al.*, 2010; Goergen *et al.*, 2011; Cugala *et al.*, 2014; Gnanvossou *et al.*, 2017). Ces fruits, pour la plupart ont été récoltés dans le verger expérimental de la station de recherche de l'IITA à Nkolbisson, à l'exception de ceux de *Irvingia gabonensis* (Aubry_Lecomte) Baill, de *Irvingia wombolu* (Vermoesen) et de *Carica papaya* (L.). Les fruits de *I. gabonensis* et de *I. wombolu* ont été obtenus respectivement de la parcelle de domestication des plantes du Centre International de Recherche en Agroforesterie (ICRAFT) de Mbalmayo (3.46795° N ; 11.48284° E ; 663 m) et de la parcelle des plantes forestières de l'IRAD à Nkolbisson (N 03.86325°; E 011.45712°; 642 m). Ceux de *C. papaya* ont été achetés sur les marchés locaux. Pour éviter les infestations incontrôlées en champ, les fruits de *Annona squamosa* (L.), *Eriobotrya japonica* [Thunb.] Lindl., *M. indica* et de *P. guajava* ont été protégés à l'aide des sachets en papier (12 cm x 7,5 cm x 22 cm) au cours de leur maturation (figure 14). Par contre, ceux de *I. gabonensis*, *I. wombolu*, *Musa acuminata* L., *Musa paradisiaca* L., *Spondias cytherea* Sonner et *Persea americana* Mill, parvenus à maturité ont été récoltés au stade vert et conservés au laboratoire pendant quelques jours pour un mûrissement total, ce qui a permis de vérifier une quelconque infestation.



Figure 14. Protection des fruits contre l'infestation naturelle des téphritidés au verger (Photo : IITA).

II.3.3.4. Effet du substrat végétal sur le parasitisme de *Bactrocera dorsalis* par *Fopius arisanus* en situation de choix

En situation de choix, quatre lots de quatre espèces fruitières ont été constitués au laboratoire en fonction de leur disponibilité saisonnière. Chaque lot a été considéré comme un verger en culture mixte. Ces lots ont été constitués de : *M. indica*, *P. guajava*, *I. wombolu* et *C. papaya* (lot I) ; *M. indica*, *P. americana*, *I. wombolu* et *C. papaya* (lot II) ; *P. guajava*, *I. gabonensis*, *E. japonica* et *C. papaya* (lot III) ; *A. squamosa*, *P. guajava*, *S. cytherea* et *C. papaya* pour le lot IV. La nécessité de procéder de cette manière a été justifiée par l'impossibilité d'accéder à toutes les espèces fruitières à la même période. Les fruits de *C. papaya* ont été présents dans tous les lots en raison de leur disponibilité permanente ; ceux de *P. guajava* ont été présents dans les lots I, II et III, ceux de *Irvingia* spp. et de *M. indica* dans les lots I et II, alors que les autres fruits ont été testés une seule fois. Chaque fruit dans un lot a été pesé puis exposé pendant 24 heures à 15 femelles naïves (sans expérience préalable de ponte) de *B. dorsalis* isolées dans une cage en plexiglas de type I pour l'infestation. Ces mouches, âgées de 15 à 20 jours, ont été renouvelées à chaque exposition. En raison de leur grande taille, les fruits de *C. papaya* et de *A. squamosa* ont été sectionnés en morceaux avant les tests.

Après l'exposition aux femelles de *B. dorsalis*, les fruits ont été disposés de manière aléatoire dans une cage en plexiglas de type II (figure 15). Quarante femelles matures, gravides et naïves du parasitoïde, âgées de 7 à 14 jours, ont été libérées au centre de la cage. Après une heure d'acclimatation, le nombre de celles sondant chaque espèce de fruit a été compté six fois à intervalles réguliers d'une heure, afin de déterminer le nombre d'essais de ponte des femelles par fruit. Nos essais préliminaires ont montré que le processus complet de ponte nécessite plus d'une heure de l'antennation aux mouvements de pompage.

Plusieurs comportements observés ont été décrits par Calvitti *et al.* (2002) à savoir : le tapotement antennaire de la surface du fruit, la cessation du frissonnement, l'abaissement de l'abdomen et l'insertion de l'ovipositeur dans le fruit, le sondage avec l'ovipositeur. Ces observations comportementales nous ont permis de quantifier le nombre d'essais de ponte sur chaque espèce de fruit.

Au terme de cette évaluation, les fruits exposés au parasitoïde ont été maintenus dans les cages, puis incubés individuellement dans des boîtes plastiques de 450 ml après 24 heures d'exposition. Chaque fruit a été entouré d'un morceau de papier essuie-tout pour absorber l'excès de jus et incubé suivant le protocole précédemment décrit. Toutes les boîtes d'incubation ont été rangées sur des étagères en bois sous les conditions de température et d'humidité de la salle d'élevage. Après une incubation d'une dizaine de jours, les pupes de chaque boîte ont été

récoltées quotidiennement par tamisage du sable et placées dans des boîtes de Pétri de 9 cm de diamètre préalablement étiquetées. Toutes ces boîtes ont été maintenues dans les conditions de la salle d'élevage jusqu'à l'émergence des mouches adultes et des parasitoïdes. Pour chaque lot, huit fruits par espèce ont été successivement exposés à la ponte de *B. dorsalis* puis à celle de *F. arisanus*. Lors de l'exposition, la position des fruits a été également alternée entre les répétitions dans chaque lot pour éviter les biais. Pour évaluer le degré de parasitisme des œufs de *B. dorsalis* contenus dans les fruits des différentes espèces végétales par les femelles de *F. arisanus*, les paramètres ci-dessous ont été mesurés :

- le nombre total de parasitoïdes et de mouches émergés à partir de chaque espèce de fruit exposée ;
- le nombre total de parasitoïdes par kilogramme de fruits ;
- la proportion de femelles de *F. arisanus* par espèce de fruit ;
- le nombre de pupes n'ayant pas conduit à l'émergence des adultes. Ces pupes ont été disséquées et classées en pupes vides, avec des parasitoïdes ou de mouches morts ;
- le taux de parasitisme des œufs de *B. dorsalis* par *F. arisanus* dans chaque espèce de fruit.

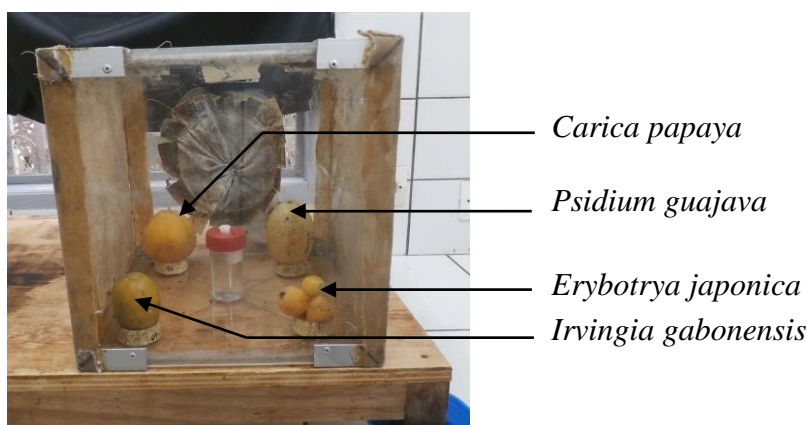


Figure 15. Dispositif d'évaluation de l'influence du substrat végétal sur le parasitisme de *Bactrocera dorsalis* par *Fopius arisanus* en situation de choix (Photo : IITA).

II.3.3.5. Effet du substrat végétal sur le parasitisme de *Bactrocera dorsalis* par *Fopius arisanus* en situation de non-choix

Onze espèces de fruits ont été testées individuellement au cours de cette expérience (tableau I, page 32). Cette situation a été assimilée à un verger en culture pure. La méthodologie décrite en situation de choix a été utilisée, avec quelques différences : (1) les fruits ont été pesés et exposés individuellement aux parasitoïdes femelles dans des cages de type I (figure 16) ; (2) une cohorte de 15 femelles de *B. dorsalis* âgées de 15 à 20 jours et une autre cohorte de 10

femelles de *F. arisanus* âgées de 7 à 14 jours ont été utilisées par répétition ; (3) 10 cohortes respectives de la mouche et de leur parasitoïde ont été testées, soit un total de 10 répétitions ; (4) pour chaque cohorte de la mouche et du parasitoïde, quatre fruits de la même espèce ont successivement été exposés pendant 24 heures. Cette méthode a permis d'évaluer la variation journalière du taux de parasitisme de *B. dorsalis* par *F. arisanus* sur quatre jours. En absence d'une variation significative du taux de parasitisme entre les espèces de fruits, les données ont été regroupées pour obtenir 40 répétitions par espèce de fruit, excepté pour ceux de *E. japonica*. À cause de leur petite taille, une grappe, composée de quatre fruits a été utilisée par répétition. En outre, un autre lot de fruits infestés mais non exposés aux parasitoïdes a été considéré comme témoin et les données obtenues ont permis d'évaluer la mortalité naturelle des pupes. Les paramètres enregistrés en situation de choix ont également été mesurés pour *F. arisanus* et *B. dorsalis*.



Figure 16. Dispositif d'évaluation de l'influence du substrat végétal sur le parasitisme de *Bactrocera dorsalis* par *Fopius arisanus* en situation de non-choix (Photo : IITA).

II.3.3.6. Effet du substrat végétal sur le parasitisme de *Bactrocera dorsalis* par *Fopius arisanus* en champ

Cette expérimentation a été réalisée dans le verger expérimental de l'IITA Cameroun à Nkolbisson. Les espèces fruitières telles que *P. americana*, *M. indica*, *P. guajava*, *A. squamosa*, *A. muricata*, *D. dulcis*, *E. japonica* et *S. cytherea* y sont présentes.

Environ 64 211 parasitoïdes adultes (33 449 femelles et 30 762 mâles) âgés de 4 à 7 jours y ont été lâchés entre mars 2013 et décembre 2015 à partir des cages de type II suspendues sur les branches des fruitiers ; le grillage de l'un des côtés de la cage a été retiré pour permettre aux adultes de s'échapper afin de détecter et de localiser les œufs de *B. dorsalis* dans les fruits. Une semaine après lâcher, 20 et 10 fruits mûrs récoltés respectivement sur l'arbre et au sol ont été prélevés au hasard pour chaque espèce fruitière à intervalles de deux semaines. Ce nombre

de fruits récoltés a été fonction de celui des arbres présents par espèce, de la disponibilité et de l'abondance des fruits ainsi que de la saison de production.

Tous les fruits ont été mis à incuber dans une serre sous ombrière suivant le protocole décrit pour l'incubation des fruits. Au terme de celle-ci, le nombre total de pupes, le nombre total de parasitoïdes et de mouches adultes émergé, enfin celui des pupes non écloses ont été enregistrés.

II.3.3.7. Effet du substrat végétal sur les traits de vie du parasitoïde et de son hôte

Plusieurs paramètres biologiques de *F. arisanus* ont été étudiés sur les adultes émergés en situation de non-choix au laboratoire. Il s'est agi notamment de : la taille du corps, la longueur du tibia postérieur, la longueur de l'ovipositeur des femelles parasitoïdes (Rousse *et al.*, 2006; Rousse, 2007; Ero *et al.*, 2011), la sex-ratio et la durée du développement pré-imaginal.

À l'aide d'une loupe binoculaire de marque Wild M3B, la taille du corps mesurée de la tête jusqu'à la pointe postérieure de l'abdomen, l'animal étant redressé pour éviter une erreur causée par la courbure de l'abdomen (Ero *et al.*, 2011), la longueur du tibia postérieur et celle de l'ovipositeur ont été mesurées sur un échantillon de 20 individus au minimum par sexe, pris au hasard par espèce de fruit.

Les mêmes paramètres ont été déterminés pour les adultes de *B. dorsalis* ayant émergé des fruits non exposés aux parasitoïdes.

II.3.4. Etude de l'impact de la température sur les traits de vie de *Fopius arisanus*

II.3.4.1. Collecte des données

II.3.4.1.1. Conditions expérimentales

Une table de vie complète a été construite dans l'optique d'évaluer l'influence de la température sur le développement pré-imaginal, la survie et la reproduction de *F. arisanus*. Pour ce faire, chaque individu de *B. dorsalis* de la cohorte exposée au parasitisme a été suivi après éclosion de l'œuf jusqu'à sa mort ; la ponte de chaque femelle émergée de la cohorte a également été évaluée. Les différents paramètres ont été mesurés sous une gamme variée de températures fixes (15, 20, 25, 28, 30, 35 °C) obtenus grâce à des chambres de culture de marque Percival (Percival Scientific Inc., Perry, Iowa, USA). Pour chaque température, l'humidité relative (65 -75 %) et la photopériode (12 L : 12D) ont été maintenues constantes dans la chambre de culture. Ces facteurs ont été vérifiés toutes les heures à l'aide de thermo-hygromètres de marque HOBO Pro2 U23 Temp/RH (Onset Computer Corp., Bourne, MA, USA).

Afin de s'assurer que le modèle mathématique construit à partir des données de laboratoire est applicable en situation réelle, les paramètres démographiques ci-dessus ont également été étudiés en milieu semi-naturel, dans une serre sous ombrière au campus de l'IITA-Cameroun à Nkolbisson. La collecte des données a eu lieu entre mi-août et octobre 2013 pendant la grande saison de pluie et entre décembre 2013 et mars 2014 pendant la grande saison sèche. La température et l'hygrométrie ambiantes dans la serre ont été enregistrées à intervalles réguliers d'une heure ; les moyennes quotidiennes sont présentées dans la figure 17.

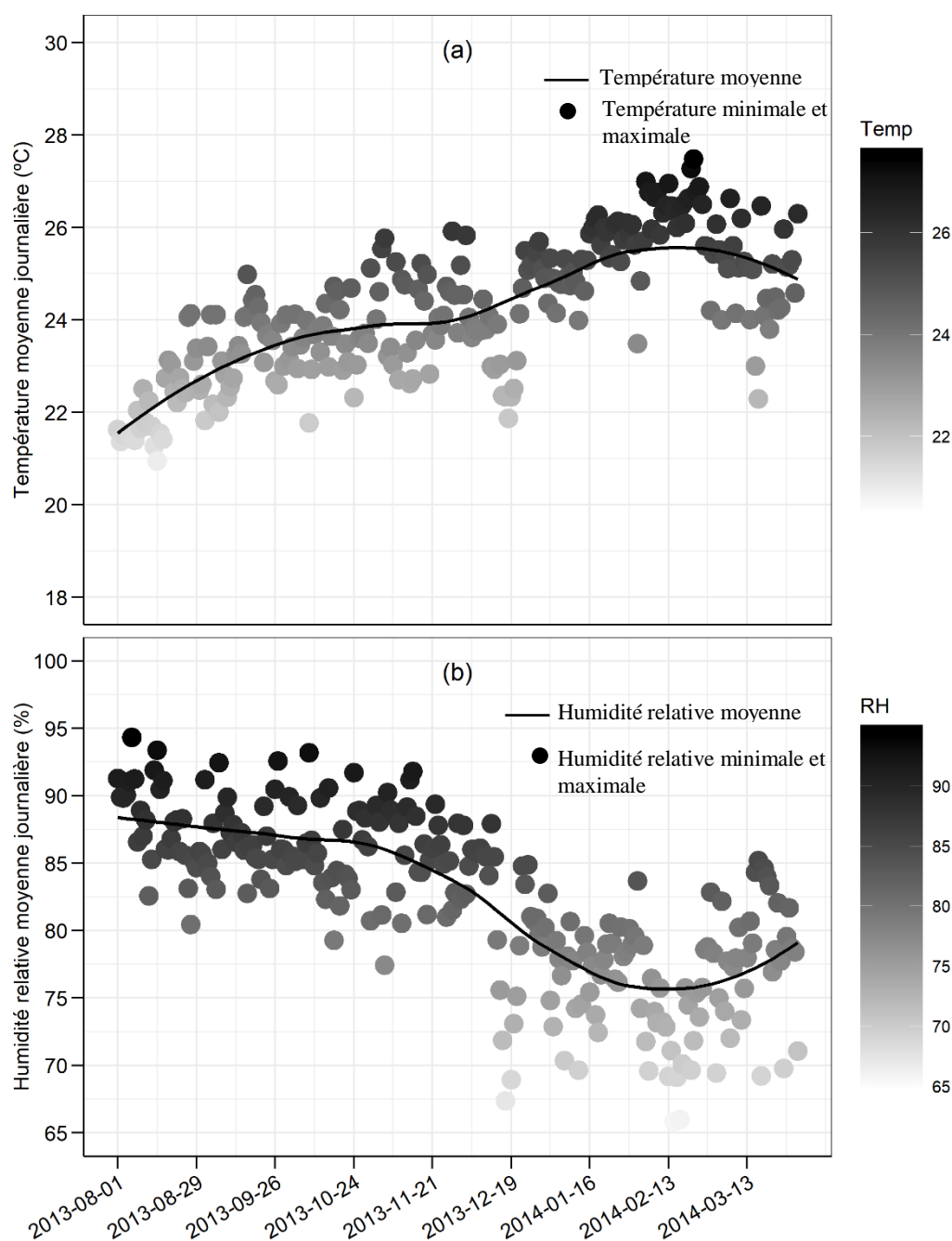


Figure 17. Variation journalière de la température (a) et de l'hygrométrie (b) dans la serre sous ombrière pendant la période de l'étude.

II.3.4.1.2. Durée du développement pré-imaginal

Le dispositif de collecte des œufs de *B. dorsalis* a été constitué d'un dôme de papaye dont la pulpe a été préalablement vidée et sur lequel plusieurs trous ont été pratiqués (figure 18a). La peau ainsi dégarnie a été placée dans une boîte de Pétri de 5,5 cm et exposée pendant 1 à 3 heures aux mouches âgées de 15 jours pour la ponte.

Un dôme de papaye inséré dans une boîte de Pétri de 5,5 cm de diamètre a été utilisé comme dispositif de ponte du parasitoïde (figure 18b). À partir de la lumière du fruit, cinq trous équidistants de 1 cm de diamètre ont été pratiqués dans la profondeur de la partie charnue à l'aide d'un « cork borer » sans endommager l'épiderme du fruit. À partir de la face externe, trois autres petits trous ont été aménagés au niveau de l'épiderme de chaque trou à l'aide d'un pinçon pour faciliter l'insertion de l'ovipositeur des femelles.

Grâce à un pinceau, 20 œufs de *B. dorsalis*, obtenus précédemment, ont été prélevés et déposés sur un disque de papier essuie-tout humidifié puis placé au bout d'une rondelle de pulpe de papaye de 10 mm de long et de 1 cm de diamètre. Par la suite, chaque rondelle portant les œufs a soigneusement été insérée dans chaque trou de 1 cm de diamètre. Chaque dôme a constitué une unité de ponte.

Deux unités de ponte, portant chacune 100 œufs de *B. dorsalis*, ont été exposées à 10 femelles parasitoïdes, âgés de 7 à 14 jours (femelles sans expérience de ponte), isolées dans une cage en Plexiglas de type I dans les conditions de laboratoire. Les parasitoïdes ont été renouvelés à chaque exposition des œufs. Après une exposition de 24 heures, trois à six œufs ont été prélevés au hasard de chaque trou afin d'estimer le parasitisme initial des œufs de *B. dorsalis*. Cette évaluation a été faite l'aide de la méthode de déchoriation de Moretti & Calvitti (2003). A cet effet, les œufs ont été plongés dans de l'eau de javel (NaClO) à 2,6 % pendant deux minutes puis rincés à l'eau distillée avant d'être observés au microscope (x 100). Ces œufs ont été maintenus dans une gouttelette de glycérine sur une lame pour éviter le dessèchement lors de l'observation (Moretti & Calvitti, 2003). Les cohortes d'œufs avec un parasitisme initial inférieur à 20 % ont été écartées. Les œufs restants ont été transférés individuellement sur 10 g de l'aliment à base de carotte placé dans des gobelets en plastique de 25 ml tel que recommandé par le logiciel ILCYM (Tonnang *et al.*, 2013). Tous les gobelets ont été recouverts d'un morceau de tissu mousseline noir dans leur partie supérieure, scellés à l'aide de bracelets en caoutchouc, et maintenus dans des chambres de culture à l'une des températures retenues pour cette étude. Au total, 800 œufs de *B. dorsalis* ont été exposés au parasitisme par température. La pupa développée dans chaque gobelet a été retirée et placée dans une boîte de Pétri de 9 cm de diamètre et maintenue dans les mêmes conditions environnementales jusqu'à la mue imaginale. Sachant que les trois stades larvaires du parasitoïde ont lieu à l'intérieur des

stades larvaires de l'hôte, deux stades immatures du parasitoïde ont été définis : le stade immature constitué des stades "œuf et larve" de l'hôte et le stade pupes. La mortalité et la durée du développement de chaque stade ont été quotidiennement enregistrées à chaque température. De même, le nombre de pupes, le nombre total de parasitoïdes et de mouches émergés, la sex-ratio et le nombre de pupes non-écloses ont été déterminés. Les adultes parasitoïdes obtenus ont permis d'évaluer sa reproduction et sa longévité.

La même expérience a été reproduite en serre sous ombrière pendant la grande saison sèche et pendant la grande saison des pluies, avec quatre et trois répétitions de 200 œufs chacune.

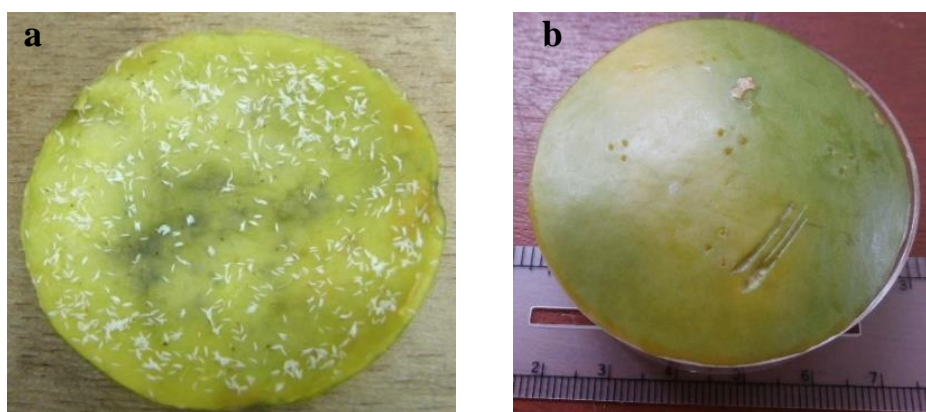


Figure 18. Dispositif de collecte des œufs de *Bactrocera dorsalis* (a) et de *Fopius arisanus* (b) au laboratoire (Photos : IITA).

II.3.4.1.3. Survie et reproduction des adultes

Après la mue imaginale, les parasitoïdes ont été placés en couples (un mâle et une femelle) dans des cages en plexiglas de type I. Chaque couple a été nourri à l'aide du miel et de l'eau. Les cages ainsi constituées ont été transférées dans les chambres de culture chauffées aux températures fixes respectives de 15, 20, 25, 28, 30 °C ou en milieu semi-naturel de la serre sous ombrière. La température 35 °C n'a pas été prise en compte en raison de l'absence de développement observé.

Cinq jours après l'émergence des parasitoïdes, 20 œufs de *B. dorsalis* placés dans un nouveau dispositif de ponte ont été exposés quotidiennement à chaque couple (figure 19a). Ce dispositif est constitué d'un dôme de papaye de 3 cm de diamètre obtenu à l'aide d'un « cork borer », sur lequel un trou de 1 cm de diamètre a été aménagé sur sa partie charnue (figure 19b). Une rondelle de papaye d'environ 10 mm de long et 1 cm de diamètre a été introduite dans le trou, au bout duquel un morceau de papier essuie-tout humidifié portant 20 œufs de *B. dorsalis* a été disposé (figure 19c). Le dispositif a été remplacé quotidiennement jusqu'à la mort de la femelle. Après chaque tranche de 24 heures d'exposition, les œufs ont été récupérés

minutieusement à l'aide d'un pinceau et le nombre d'œufs pondus par jour et par femelle a été évalué d'après la méthode proposée par Moretti & Calvitti (2003) et Rousse (2007). La survie des femelles et des mâles a été mesurée aussi bien à température constante qu'en milieu semi-naturel. Le nombre de couples a varié entre 38 et 86 en milieu contrôlé, tandis qu'en conditions semi-naturelles, 27 et 64 couples ont été utilisés.

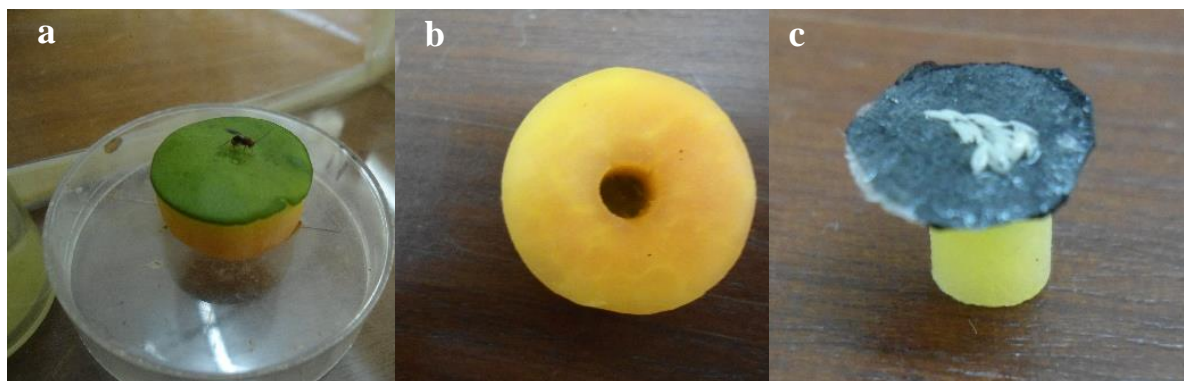


Figure 19. Dispositif d'évaluation de la ponte journalière de *Fopius arisanus* au laboratoire : séquence de ponte d'une femelle parasitoïde sur le dôme de papaye (a) ; trou perforé dans la partie charnue du dôme (b) ; rondelle de pulpe de papaye portant les œufs de *Bactrocera dorsalis* (c) (Photos : IITA).

II.3.4.2. Choix des modèles

II.3.4.2.1. Logiciel de modélisation

La plateforme de modélisation des cycles de vie des insectes (ILCYM, version 3.0), en accès libre sur internet (<https://research.cip.cgiar.org/confluence/display/ilcym/Home>), a été utilisée pour étudier l'effet de la température sur les chrono-séquences de *F. arisanus* et de prédire sa distribution afro-tropicale. Cette plateforme a été développée à partir de deux programmes informatiques « open source », Java et R version 2.15.1 (R Development Core Team 2012), connectés à l'aide du package « Rserve ». Elle comprend trois modules :

- le générateur de modèles permet d'intégrer et d'ajuster les fonctions non-linéaires ou sous-modèles. Cette composante propose une liste de modèles linéaires et non-linéaires permettant de définir les effets néfastes de la température sur le développement de l'insecte considéré. Cette plateforme calcule divers critères dont celui d'information de Akaike ou AIC (Akaike, 1973) et d'autres statistiques (R^2 , R^2 ajusté, MSE). Plus la valeur de l'AIC est petite, meilleur est le modèle en termes d'ajustement. Les valeurs de AIC et les aspects biologiques de l'insecte ont été considérés dans la sélection des modèles (Sporleder *et al.*, 2004, 2013);
- le module de validation et de simulation stochastique et déterministe. Il permet d'estimer les paramètres de la table de vie de l'insecte à des températures constantes et fluctuantes ;

- le troisième module sert à déterminer et à spatialiser la distribution de la population de l'insecte.

II.3.4.2.2. Modèles décrivant l'effet de la température sur la durée du développement des stades immatures et la survie des adultes

Pour procéder à l'analyse et au développement du modèle biologique de *F. arisanus*, les données de la table de vie obtenues à températures fixes ont été arrangées suivant le format recommandé puis téléchargées dans le logiciel. Ainsi, pour chaque température et chaque stade de développement, les courbes de fréquences cumulées de la durée du développement et de la longévité ont été obtenues après une transformation logarithmique des données acquises au cours de l'expérience. Ensuite, les modèles de distribution binaire communs à la durée du développement se sont ajustés à ces données. L'analyse du modèle linéaire généralisé (GLM), basée sur le critère d'information de Akaike (AIC) et le coefficient de détermination R^2 ont permis de sélectionner le modèle auquel le paramètre mesuré s'ajuste le mieux. Les modèles logit et probit ont été les mieux adaptés pour ajuster la durée du développement du stade œuf-larve et la durée total du développement de l'œuf à l'adulte respectivement tandis que le modèle complémentaire log-log (CLL) a été approprié pour évaluer la durée du développement du stade pupa et la longévité des adultes mâles et femelles. L'expression mathématique de ces modèles est donnée par les formules suivantes de Tonnang *et al.* (2013) :

- fonction de distribution logit : $F(x) = 1 / (1 + \exp(-(a_i + b \ln x)))$,
- fonction de distribution probit : $F(x) = \Phi(a_i + b \ln x)$,
- fonction de distribution CLL : $F(x) = 1 - \exp(-\exp(a_1 + b \ln x))$,

où $F(x)$ est la probabilité de compléter le développement au temps x , $\ln(x)$ est le logarithme naturel du temps de développement observé (jours), a_i est l'ordonnée à l'origine correspondant à la température i et b est la pente du modèle de régression.

La durée du développement des stades immatures et la longévité des mâles et des femelles ont ensuite été estimées à chaque température en utilisant la médiane de la distribution du modèle à 95 % d'intervalle de confiance.

II.3.4.2.3. Modèles décrivant l'effet de la température sur le taux de développement

Le taux de développement du parasitoïde a été calculé comme l'inverse de la durée du développement ($1/D$), pour chaque stade immature et pour le développement total de l'œuf à l'adulte. Une régression linéaire a permis de calculer la température-seuil du développement et la constante thermique K en utilisant l'équation $r(T) = a + bT$, où T est la température, a et b

sont respectivement l'ordonnée à l'origine et la pente. La température-seuil du développement ou température minimale (T_{min}) a été estimée suivant la formule $T_{min} = -a/b$; la constante thermique K qui est le nombre de degrés-jours (DJ) nécessaires pour le développement, a été calculée suivant la formule : $K = 1/b$ (Campbell *et al.*, 1974; Padmavathi *et al.*, 2013).

En raison des approximations inhérentes aux modèles linéaires et des cas particuliers à proximité des minima et des maxima létaux, les modèles non-linéaires ont permis de décrire l'effet de la température sur le développement aux températures extrêmes (Messenger & Flitters, 1958; Régnière, 1984). Sur la base des critères de sélection d'AIC et de R^2 , le sous-modèle Logan 1 (Logan *et al.*, 1976) a été sélectionné pour les stades œuf-larve, pupes et pour le stade de développement de l'œuf à adulte. L'expression mathématique de ce modèle est la suivante :

$$r(T) = \gamma \left(e^{(\rho T)} - e^{\left(\rho T_{max} - \frac{(T_{max}-T)}{v} \right)} \right), \text{ où}$$

$r(T)$ est le taux de développement à la température T , γ est un taux de développement mesuré à partir d'une température arbitraire de base au-dessus du seuil de développement, ρ est une valeur composite Q_{10} pour les réactions biochimiques catalysées par des enzymes, T_{max} est la température létale supérieure et v est la plage correspondant à la phase de déclin du taux de développement au-dessus de la température optimale.

II.3.4.2.4. Modèles décrivant l'effet de la température sur la mortalité des stades immatures

Le taux de mortalité à chaque stade de développement du parasitoïde a été calculé à partir de la fréquence cumulée des survivants de la cohorte. La fonction polynomiale de second degré décrit la relation entre le taux de mortalité de tous les stades immatures et la température. L'expression mathématique du modèle (Tonnang *et al.*, 2013) se décline ainsi qu'il suit :

$m(T) = e^{(b_1 + b_2 T + b_3 T^2)}$, où $m(T)$ est le taux de mortalité, b_1 , b_2 et b_3 les paramètres du modèle et T est la température d'élevage.

II.3.4.2.5. Modèles décrivant l'effet de la température sur la sénescence et la fécondité des adultes

La sénescence est définie comme le vieillissement physiologique mais, en pratique, elle est généralement évaluée à l'aide des paramètres démographiques tels que la longévité et la fécondité (Boggs, 2009). Dans cette étude, la sénescence des adultes a été calculée comme l'inverse de la longévité moyenne des mâles et des femelles à partir de la fonction de

distribution complémentaire log-log. Le logiciel ILCYM utilise ce paramètre plutôt que la mortalité pour le différencier de celle des stades immatures (Tonnang *et al.*, 2013). Dans la présente étude, la réponse de la sénescence à la température a été modélisée à l'aide de la fonction exponentielle simple (Tonnang *et al.*, 2013). L'expression mathématique du modèle est la suivante :

$$r(T) = b_1 \exp(b_2 T),$$

où $r(T)$ est le taux de sénescence à la température T (°C), b_1 et b_2 sont les paramètres du modèle.

Un modèle polynomial de second degré a été utilisé pour décrire la relation entre le nombre total d'œufs pondus par femelle et la température (Azrag *et al.*, 2017; Soh *et al.*, 2018). L'expression mathématique suivante a été utilisée :

$f(T) = e^{(b_1 + b_2 T + b_3 T^2)}$, où $f(T)$ est la fécondité à la température T (°C), b_1 , b_2 et b_3 étant les paramètres du modèle.

II.3.4.3. Simulation des paramètres de la table de vie

Les modèles sélectionnés ont été compilés et utilisés pour calculer les paramètres de la table de vie, à savoir la fécondité brute (FB), le taux de reproduction nette (Ro), la durée moyenne d'une génération (T), le taux intrinsèque d'accroissement naturel (r_m), le facteur d'accroissement de la population (λ) et le temps de doublement d'une génération (Dt). La simulation stochastique a permis d'estimer ces paramètres avec le logiciel ILCYM. Elle a été effectuée à partir de 100 œufs et une sex-ratio de 0,5 a été fixée. Une simulation, répétée cinq fois, à 1 °C d'intervalle a été effectuée dans la plage 15-35 °C (Azrag *et al.*, 2017). Elle a permis d'évaluer l'effet de la température sur la croissance de la population de *F. arisanus* et de déterminer les seuils thermiques de croissance de ce parasitoïde. Les paramètres simulés de la table de vie ont été par la suite soumis à une analyse de variance.

II.3.4.4. Validation du modèle biologique de *Fopius arisanus*

Le logiciel ILCYM possède un module de validation permettant d'évaluer la capacité du modèle biologique développé au laboratoire à reproduire le comportement de l'insecte en conditions de températures fluctuantes. Les données de la table de vie obtenues à la serre sous ombrière ont été comparées à celles obtenues à températures fixes au laboratoire à l'aide d'une simulation stochastique. Les températures minimales et maximales journalières obtenues à la serre pendant 365 jours (août 2013-août 2014) ont été considérées dans la simulation.

II.3.5. Etude de la distribution prédictive de la population de *Fopius arisanus*

Le module de distribution géographique de la population et de cartographie inclus dans le logiciel ILCYM a servi à visualiser les zones potentiellement favorables à l'établissement de *F. arisanus* en Afrique. Lié au Système d'Information Géographique (SIG) et à la température atmosphérique, ce module permet de déterminer trois indices (Sporleder *et al.*, 2013; Tonnang *et al.*, 2013) :

- l'indice d'établissement (IE) qui varie de 0 à 1. Il détermine les zones potentielles de survie des stades immatures et d'établissement du parasitoïde ; il a été calculé à l'aide de la formule suivante :

$$IE = (1 - x_{\text{Immature}}) \times (1 - x_{\text{Pupe}}) \text{ où}$$
$$x = \frac{\sum \text{nombre de jours dans l'année où un stade spécifique ne survivrait pas}}{365}$$

En fonction de la valeur de cet indice, plusieurs régions peuvent être définies :

- ❖ $0,8 \leq IE \leq 1$: région très propice à la survie et à l'établissement,
- ❖ $0,6 \leq IE < 0,8$: région modérément propice à la survie et à l'établissement,
- ❖ $0,4 < IE < 0,6$: région peu propice à la survie et à l'établissement,
- ❖ $0 \leq IE \leq 0,4$: région non propice à la survie et à l'établissement.

- l'indice de génération (IG) utilisé en cartographie pour estimer le nombre moyen de générations qu'un insecte peut produire au cours d'une année dans une zone donnée (Kroschel *et al.*, 2013; Tonnang *et al.*, 2013; Fand *et al.*, 2014a; Khadioli *et al.*, 2014). L'augmentation de l'indice d'une valeur de 1 indique l'achèvement d'une génération supplémentaire. Cet indice a été calculé suivant la formule ci-contre (Kroschel *et al.*, 2013; Tonnang *et al.*, 2013) :

$$IG = \frac{\sum_{x=1}^{365} 365/T_x}{365},$$

où T_x est la durée moyenne d'une génération en jours au jour Julien x , $x = 1, 2, 3, \dots, 365$;

- l'indice d'activité (IA) qui représente le taux d'accroissement d'une population ; il prend en compte tous les paramètres de la table de vie de l'insecte (Tonnang *et al.*, 2013; Fand *et al.*, 2014a; Khadioli *et al.*, 2014) et a été calculé en utilisant l'expression mathématique suivante :

$$IA = \log_{10} \prod_{x=1}^{365} \lambda_x,$$

où λ_x est le taux d'accroissement naturel au jour Julien x , $x = 1, 2, 3, \dots, 365$.

Les données de température utilisées pour les simulations spatiales avec pour année de référence l'an 2000 ont été téléchargées sur le site internet <http://www.worldclim.org/>.

S'agissant de l'analyse d'éventuels changements climatiques, un développement futur qui combine des projections climatiques obtenues sur la base des scénarios d'émission SRES-A1 (IPCC, 2007) a été pris en compte pour l'année 2050. Cette famille d'émission décrit un monde homogène futur avec une croissance économique rapide (IPCC, 2007). Les données de température relatives à ce scénario ont été obtenues sur le portail « Downscaled GCM Data Portal » qui est une base de données climatologiques libres du groupe Consultatif pour la Recherche Agricole Internationale (<http://www.ccafs-climate.org>). En raison de leur faible résolution, ces données ne peuvent pas décrire avec précision la variabilité et l'évolution du climat à l'échelle régionale et locale. À cet effet, la méthode des deltas a permis de générer des scénarios climatiques à l'échelle de l'Afrique (Ramirez-Villegas & Jarvis, 2010).

Pour cartographier l'Afrique et le Cameroun, les données de température d'une résolution de 2,5 arc-sin (~ 5 km² à l'équateur) ont été utilisées tandis qu'à l'échelle du monde, les données d'une résolution de 10 arc-sin (~ 10 km² à l'équateur) ont été considérées. Le fichier des zones de production des fruits tropicaux en Afrique a été téléchargé sur le site internet de Harvest choice et utilisé comme filtre (Kroschel *et al.*, 2013; Fand *et al.*, 2014a). Le filtrage a permis de représenter sur une carte les zones où les populations de *F. arisanus* pourraient effectivement s'établir en prenant en compte la disponibilité des plantes hôtes du ravageur.

II.3.6. Traitement et analyse des données

II.3.6.1. Traitement des données

Dans le cas du suivi de la fluctuation des populations de *B. dorsalis*, le nombre moyen d'individus capturés par piège a été déterminé à chaque date de collecte pour les deux types d'attractifs (levure de *Torula* et méthyl eugénol). Le nombre moyen de mouches capturées par piège et par mois a servi pour construire les courbes de fluctuations saisonnières.

Pour rechercher la relation entre les facteurs climatiques et l'abondance des mâles et des femelles de *B. dorsalis*, les moyennes mensuelles de la température et de l'humidité relative ont été calculées à partir des valeurs enregistrées par jour. Pour la précipitation, le cumul de précipitations mensuelles a également été calculé.

Au terme de l'incubation des fruits, la densité moyenne d'infestation (DI_i), qui mesure l'importance des pontes des téphritidés dans les fruits, a été déterminée par site en fonction des espèces de plantes hôtes, de l'échantillon et de la date d'échantillonnage. Elle est exprimée en nombre moyen de mouches par unité de poids du fruit par la formule suivante (Bush *et al.*, 1997) :

$DI_i = \frac{N_p}{P_f}$, DI_i étant la densité d'infestation, N_p le nombre de mouches émergées par échantillon de fruits et P_f est le poids des fruits de l'échantillon.

Dans le cadre de l'évaluation de l'effet des différentes espèces de fruits hôtes sur le parasitisme de *B. dorsalis* par *F. arisanus*, la durée du développement de ce dernier a été déterminée par sexe et par type de fruit suivant la formule d'Ayelo *et al.* (2017) :

$DL_n = \frac{\sum_{i=1}^n N_{Pi} * N_{Ji}}{\sum_{i=1}^n N_{Ti}}$, où N_{Pi} est le nombre de parasitoïdes émergés par jour, N_{Ji} le nombre de jours mis par le parasitoïde du stade œuf à l'adulte et N_{Ti} le nombre total de parasitoïdes émergés.

Par ailleurs, les taux de parasitisme apparent (PA) et réel (PR) ont été obtenus à partir des formules suivantes (Vayssières *et al.*, 2011) :

$$PA = \frac{A}{A + B}$$

$$PR = \frac{A + C}{A + B + C + D}$$

où A est le nombre total de parasitoïdes émergés, B le nombre de mouches émergées, C le nombre de parasitoïdes morts observables dans les pupes et D le nombre de mouches mortes observables dans les pupes.

II.3.6.2. Analyses statistiques

Les données de captures hebdomadaires des mâles et femelles de *B. dorsalis* obtenues dans les deux vergers, la densité d'infestation des espèces fruitières, le taux de parasitisme de *B. dorsalis* par *F. arisanus*, les paramètres morphologiques du parasitoïde, la durée du développement et les paramètres simulés de la table de vie de *F. arisanus* ont été soumises à une analyse de variance. Un modèle linéaire généralisé (GLM) avec une distribution de Poisson des erreurs et la fonction de lien de type log-linéaire a été construit pour les données de comptage. Par contre, la densité d'infestation, le taux de parasitisme et les durées du développement ont été analysés respectivement à l'aide d'une distribution binomiale et une distribution Gamma des erreurs. En cas de sur-dispersion ou et/ou de sous-dispersion des données, un GLM avec une distribution quasi-poisson ou quasi-binomiale des erreurs a été utilisé.

Les données de capture des mouches ont été analysées en fonction des vergers et des années de piégeage (2013, 2014, 2015, 2016) comme facteurs fixes.

Le test de rapport de vraisemblance basé sur le test de Fischer-Snedecor a permis de tester le degré de signification des effets. Les comparaisons multiples ont été effectuées à l'aide du test HSD de Tukey-Kramer. Toutes les probabilités ont été appréciées au seuil de 5 %.

La corrélation de Pearson a servi à déterminer la relation éventuelle entre les captures mensuelles de *B. dorsalis* et les facteurs climatologiques (température, humidité relative et pluviométrie) d'une part, et entre les paramètres morphologiques de *F. arisanus* d'autre part. Le nombre moyen d'individus capturés par piège et par mois et les valeurs minimales et maximales mensuelles de la température et de l'humidité relative ont été utilisés dans cette analyse. Pour le facteur précipitation, la corrélation avec le nombre moyen d'individus capturés par piège a été établie à partir des cumuls mensuels. Une régression linéaire multiple a également été nécessaire pour mettre en évidence l'influence des facteurs climatologiques sur les captures au cours de la période d'étude.

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R version 3.5.1 (R Development CoreTeam, 2018).

CHAPITRE III. RESULTATS

III.1. Fluctuations saisonnières des populations de *Bactrocera dorsalis*

III.1.1. Diversité et abondance des Tephritidae dans les pièges

Outre *Bactrocera dorsalis* (figure 20a) ciblé par la technique de piégeage mise en place, huit (08) autres espèces de mouches de fruits (Diptera: Tephritidae) ont été capturées (tableau II). Il s'agit de : *Ceratitis cosyra* (Walker) (figure 20b), *Ceratitis anonae* Graham (figure 20c), *Ceratitis capitata* (Wiedemann), *Ceratitis breinii* (Guérin-Méneville), *Ceratitis punctata* (Wiedemann), *Dacus bivittatus* (Bigot) (figure 20d), *Dacus punctatifrons* Karsch et *Perilampus sp.*

Tableau II. Abondance relative des espèces de téphritidés capturées par type d'attractif dans les vergers de Foubot (zone III) et de Nkolbisson (zone V) entre 2013 et 2016

Espèces capturées	Verger de Foubot (zone III)			Verger de Nkolbisson (zone V)		
	ME	LT	Total (AbR)	ME	LT	Total (AbR)
<i>Bactrocera dorsalis</i>	244023	7869	251892(97,66)	214872	3064	217936(99,55)
<i>Ceratitis cosyra</i>	-	327	327(0,13)	-	758	758(0,35)
<i>Ceratitis anonae</i>	-	2112	2112(0,82)	-	182	182(0,08)
<i>Ceratitis capitata</i>	-	9	9(0,003)	-	10	10(0,05)
<i>Ceratitis punctata</i>	-	-	-	-	2	2(0,001)
<i>Ceratitis breinii</i>	-	-	-	4	-	4(0,002)
<i>Dacus bivittatus</i>	-	3559	3559(1,38)	-	-	-
<i>Dacus punctatifrons</i>	-	-	-	8	25	33 (0,02)
<i>Perilampus sp.</i>	21	-	21(0,01)	5	-	5(0,002)

ME : méthyl eugénol ; LT : levure de Torula ; AbR : abondance relative en %.

Le méthyl eugénol a permis de capturer quatre espèces de mouches de fruits à Nkolbisson et deux espèces à Foubot. En revanche, la levure de Torula a permis la capture de cinq espèces à Foubot et six à Nkolbisson.

Du point de vue quantitatif, l'espèce *B. dorsalis* a été majoritaire dans les deux zones/sites d'étude, avec une abondance relative de 99,55 et 97,77 % respectivement à Nkolbisson et à Foubot. Hormis *D. bivittatus* qui a présenté une abondance relative de 1,38 %, les autres espèces ont eu des abondances inférieures à 1 %.

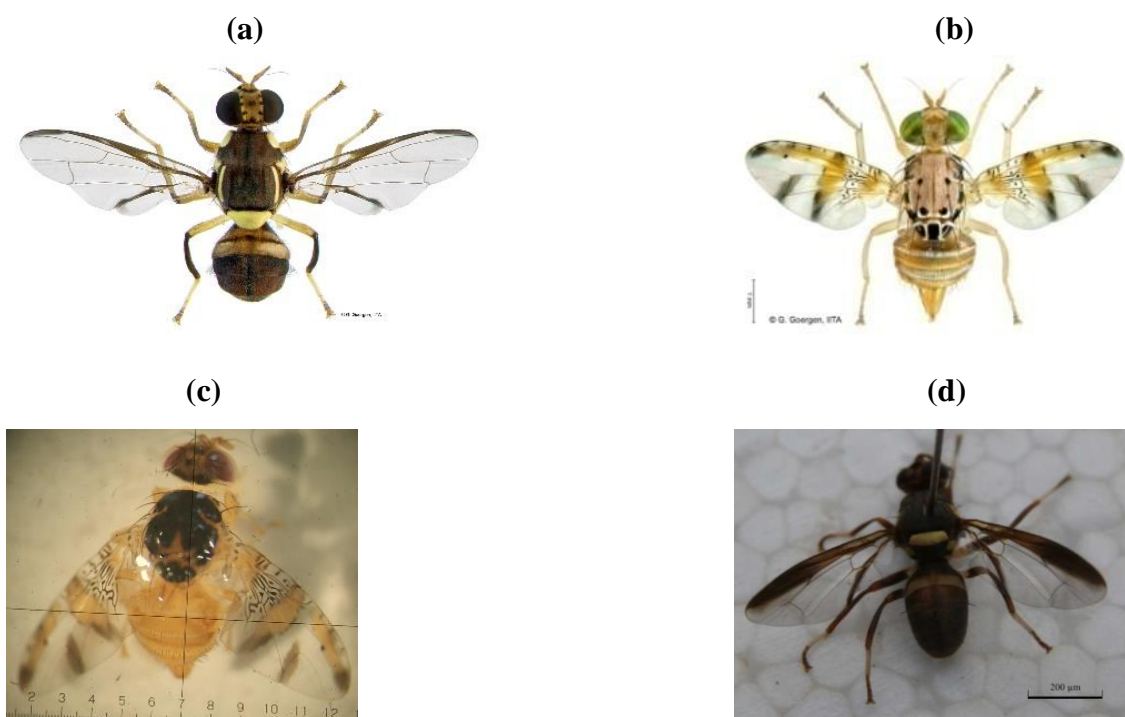


Figure 20. Principales espèces de mouches de fruits capturées dans les pièges : *Bactrocera dorsalis* (a), *Ceratitis cosyra* (b), *Ceratitis anonae* (c) et *Dacus bivittatus* (d). (Photos : IITA).

III.1.2. Abondances annuelles des mâles et des femelles de *Bactrocera dorsalis* dans les pièges

Indépendamment de l'attractif et de la zone agroécologique, 469 828 individus de *B. dorsalis* ont été capturés tout au long de cette étude : 140 020 en 2013, 84 408 en 2014, 104 641 en 2015 et 140 759 en 2016.

L'analyse de la variance à deux facteurs montre que le nombre de mâles capturés a varié entre les vergers ($F = 66,66$, ddl = 1, $P < 0,001$) et au cours des quatre années de piégeage ($F = 12,50$, ddl = 3, $P < 0,001$). Une interaction vergers-années de piégeage a également été observée ($F = 15,84$, ddl = 3, $P < 0,001$). La comparaison intra-verger révèle que les captures ont varié significativement entre les années au verger de Foubot ($F = 25,70$, ddl = 3, $P < 0,001$), avec des captures plus importantes en 2013 (tableau III). Par contre au verger de Nkolbisson, aucune différence significative n'a été observée ($F = 1,28$, ddl = 3, $P = 0,280$) bien que les captures apparaissent numériquement plus élevées en 2014 (tableau III).

Pour le nombre de femelles capturées dans l'ensemble des deux vergers, l'analyse statistique a montré une variation significative des abondances entre les années de piégeage ($F = 8,19$, ddl = 3, $P < 0,001$). De même, dans le verger de Foubot, les captures des femelles ont

varié de manière significative entre les années de piégeage ($F = 6,44$, ddl = 3, $P < 0,001$), alors que dans le verger de Nkolbisson, aucune différence significative n'a été observée (tableau III).

Tableau III. Abondances moyennes annuelles des mâles et des femelles de *Bactrocera dorsalis* capturés par type d'attractif dans les vergers de Foubot (zone III) et de Nkolbisson (zone V) entre 2013 et 2016

Année de piégeage	Mâles capturés au ME		Femelles capturées au LT	
	Foubot	Nkolbisson	Foubot	Nkolbisson
2013	487,38 ± 68,85a	445,99 ± 65,85a	6,37 ± 1,30a	6,08 ± 0,92a
2014	80,99 ± 7,85d	598,06 ± 86,85a	3,15 ± 0,83b	4,34 ± 1,06a
2015	156,52 ± 18,85c	425,41 ± 60,85a	1,67 ± 0,28b	3,41 ± 0,49a
2016	222,36 ± 31,85b	588,44 ± 109,85a	2,78 ± 0,41b	3,73 ± 0,60a

Les moyennes suivies par la même lettre dans la même colonne ne sont pas significativement différentes (0,05).

ME : méthyl eugénol ; LT : levure de *Torula*.

III.1.3. Fluctuations saisonnières des sous-populations mâles

L'évolution saisonnière des sous-populations mâles de *B. dorsalis* dans les vergers de Foubot et de Nkolbisson, au cours des quatre années de piégeage, est présentée dans la figure 21. Elle révèle que *B. dorsalis* apparaît pratiquement tout au long de l'année dans les deux zones agroécologiques. Ainsi, dans la zone III caractérisée par la présence d'une saison de pluies (avril-octobre) et d'une saison sèche (novembre-mars), le nombre de mâles de *B. dorsalis* capturés a été plus élevé chaque année pendant la saison de pluie au mois de juin. De même, dans la zone V à quatre saisons selon la terminologie de Suchel (1988), une évolution cyclique similaire est observée avec des captures de *B. dorsalis* plus abondantes lors de la petite saison de pluies en mai.

En plus d'être liés aux saisons de pluies, les pics de capture des mâles de *B. dorsalis* coïncident avec la présence des fruits sur les plantes hôtes appropriées dans chaque site. Dans le verger de Nkolbisson, les sous-populations des mâles présentent un pic annuel de pullulation en mai, avec des captures moyennes atteignant 2000-3000 adultes par mois par piège ; il coïncide avec la présence des fruits de *M. indica* et de *P. guajava*. Dans le verger de Foubot, les populations des mâles exhibent également un pic annuel de pullulation en juin, avec une capture moyenne de 250-2500 individus/mois/piège (figure 21) ; ce pic coïncide avec la présence des fruits de *M. indica* et de *P. guajava* dans le verger.

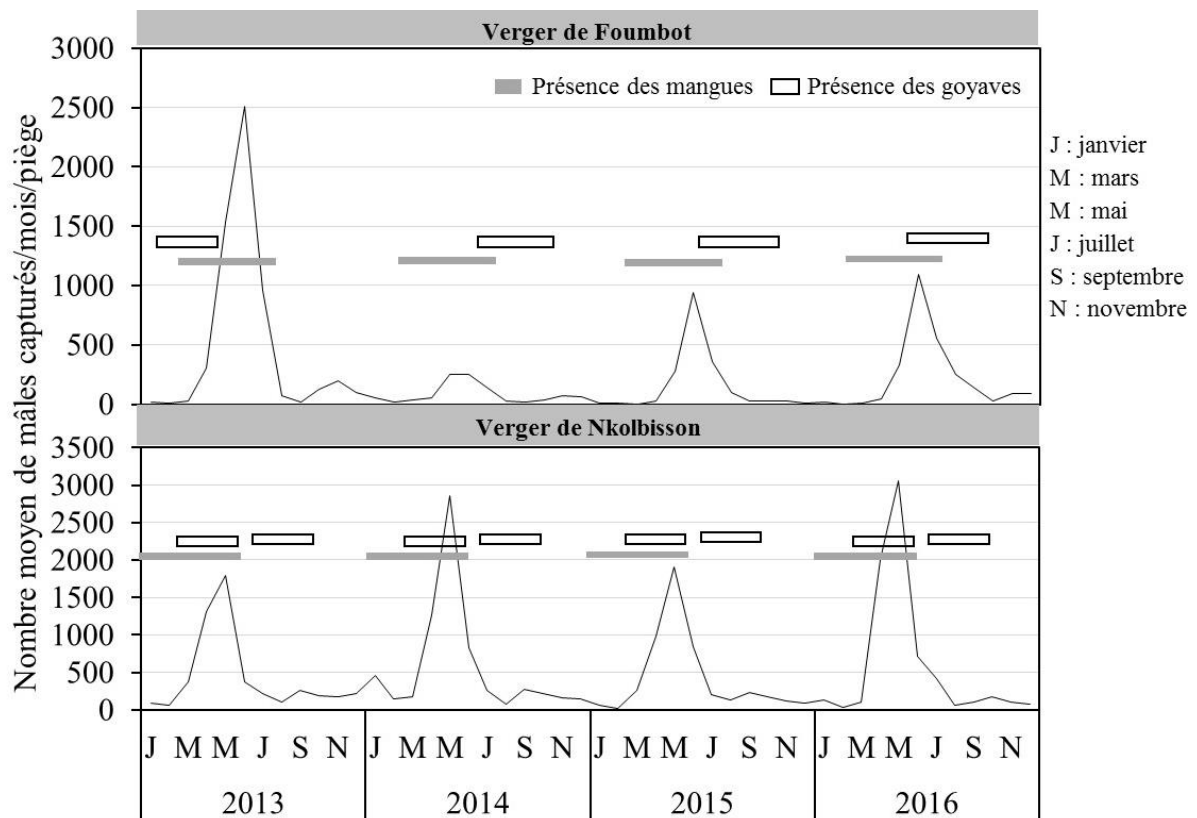


Figure 21. Fluctuations saisonnières des sous-populations mâles de *Bactrocera dorsalis* en relation avec la phénologie des manguiers et des goyaviers dans les vergers de Foubot (zone III) et de Nkolbisson (zone V) entre 2013 et 2016.

III.1.4. Fluctuations saisonnières des sous-populations femelles

L'inspection hebdomadaire des pièges appâtés à la levure de *Torula* a permis d'évaluer la fluctuation saisonnière des sous-populations des femelles de *B. dorsalis* dans les vergers de Foubot et de Nkolbisson (figure 22). La technique de piégeage étant différente, le nombre de femelles capturées est très inférieur à celui des mâles puisque le maximum mensuel est de 34 individus.

Dans le site de Foubot, le nombre maximum d'individus capturés par mois a été de 34 femelles au mois de juin 2014, alors qu'en 2015 et 2016 les effectifs n'ont dépassé guère 20 individus. De manière générale, ces pics de pullulation ont coïncidé avec ceux de l'abondance des mâles.

Au verger de Nkolbisson, les sous-populations des femelles ont exhibé deux pics de pullulation variables d'une année à l'autre, mais plus marqués en mai (excepté en 2014) ; ils ont coïncidé avec les pics de captures des mâles et la saison de production des fruits de *M. indica* et de *P. guajava* (figure 22). Au cours de ces années de captures, 2013 a présenté le pic le plus élevé avec 22 femelles capturées.

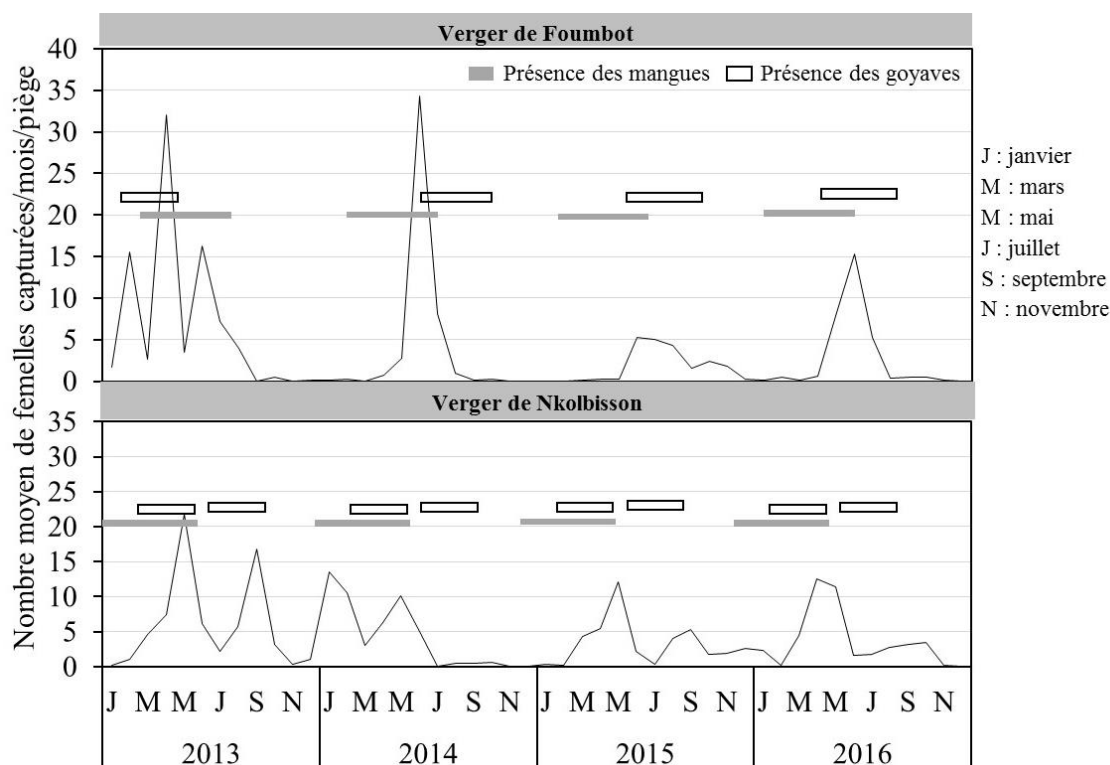


Figure 22. Fluctuations saisonnières des sous-populations des femelles de *Bactrocera dorsalis* en relation avec la phénologie des manguiers et des goyaviers dans les vergers de Foubot (zone III) et de Nkolbisson (zone V) entre 2013 et 2016.

III.1.5. Influence des facteurs abiotiques sur l’abondance des sous-populations de *Bactrocera dorsalis*

III.1.5.1. Température

L’analyse de la corrélation de Pearson dans les deux zones/sites d’étude a permis d’évaluer l’influence de la température ambiante sur les niveaux de capture des adultes de *B. dorsalis* des deux sexes (tableau IV).

Dans le verger de Foubot, la taille des captures des femelles a été positivement corrélée à la température minimale tandis que celle des mâles a été négativement corrélée à la température maximale. Ce résultat montre que les fortes températures affectent négativement le développement du ravageur. Cependant, aucun lien n’a été noté entre la température minimale et la taille des captures des mâles d’une part, entre la température maximale et la taille des captures des femelles d’autre part.

Dans la zone V, aucune association n’a été observée entre la température (minimale, maximale) et les captures mensuelles des deux sexes.

III.1.5.2. Humidité relative

La taille des populations des mâles et des femelles de *B. dorsalis* a été positivement et faiblement corrélée aux valeurs de l'hygrométrie, excepté celle de l'humidité relative minimale dans la zone III où un lien a été observé avec la taille des captures des mâles (tableau IV).

Par contre, dans la zone V, une corrélation significative a été observée entre ce facteur climatique et la taille des captures des deux sexes (tableau IV).

III.1.5.3. Pluviométrie

L'analyse révèle une corrélation positive et significative entre les captures mâles de *B. dorsalis* et les cumuls mensuels des précipitations dans le verger de Nkolbisson (tableau IV). Cependant, aucun lien significatif n'a été établi entre la quantité de pluies et les captures femelles au verger de Nkolbisson d'une part, entre le même facteur climatique et les captures des deux sexes dans le verger de Foubot d'autre part (tableau IV).

Tableau IV. Corrélation de Pearson entre les captures des mâles et des femelles de *Bactrocera dorsalis* et les facteurs abiotiques dans les vergers de Foubot et de Nkolbisson

Verger	Sexe	Facteurs abiotiques				
		Tmin	Tmax	HRmin	HRmax	Pluies
Foubot	Mâle	r = 0,275 P = 0,058	r = -0,382 P < 0,007*	r = 0,443 P < 0,001*	r = 0,044 P = 0,765	r = 0,116 P = 0,434
	Femelle	r = 0,297 P < 0,040*	r = -0,181 P = 0,217	r = 0,235 P = 0,109	r = 0,076 P = 0,607	r = 0,061 P = 0,800
Nkolbisson	Mâle	r = 0,169 P = 0,202	r = -0,062 P = 0,676	r = 0,234 P = 0,109	r = 0,075 P = 0,614	r = 0,477 P < 0,001*
	Femelle	r = 0,107 P = 0,469	r = -0,036 P = 0,806	r = 0,179 P = 0,223	r = 0,146 P = 0,058	r = 0,266 P = 0,067

La régression multiple effectuée entre les captures des mouches par attractif et par sexe et les facteurs climatiques a montré que la pluie est le facteur qui permet d'expliquer le plus la taille des captures dans les deux zones agroécologiques au cours de cette étude (tableau V).

Tableau V. Régression multiple entre les captures des mâles et des femelles de *Bactrocera dorsalis* et les facteurs abiotiques

Variables	Coefficients		Std.Error		t.value		Pr (> t)	
	Fbt	Nkol	Fbt	Nkol	Fbt	Nkol	Fbt	Nkol
(Constante = mâles)	22,90	136,70	17,44	190,80	1,31	0,72	0,20	0,48
Température minimale	-0,019	-0,055	0,084	0,064	-0,229	-0,856	0,820	0,397
Température maximale	0,012	-0,060	0,044	0,074	0,281	-0,804	0,780	0,426
HR minimale	0,047	0,029	0,016	0,015	2,937	1,954	0,005	0,058
HR maximale	-0,256	-1,373	0,193	1,917	-1,325	-0,716	0,193	0,478
Pluie	-0,004	0,002	0,001	0,001	-3,397	3,841	0,002	0,001
(Constante = femelles)	-16,54	73,82	13,56	165,80	-1,22	0,45	0,23	0,66
Température minimale	0,026	-0,037	0,065	0,056	0,398	-0,660	0,693	0,513
Température maximale	-0,019	-0,053	0,034	0,065	-0,560	-0,828	0,579	0,413
HR minimale	0,032	0,018	0,013	0,013	2,551	1,383	0,015	0,174
HR maximale	0,171	-0,764	0,150	1,666	1,141	-0,458	0,261	0,649
Pluie	-0,002	0,001	0,001	0,001	-2,251	2,200	0,030	0,034

Fbt : Foubot ; Nkol : Nkolbisson ; HR : humidité relative.

III.2. Spectre d'hôtes et préférences trophiques de *Bactrocera dorsalis*

III.2.1. Espèces végétales explorées et disponibilité saisonnière

Au total, 21 espèces fruitières cultivées et sauvages appartenant à 16 familles ont été explorées dans l'ensemble des deux zones agroécologiques (tableau VI). La famille des Rutaceae a été représentée par trois espèces, suivie des Anacardiaceae, des Annonaceae, des Irvingiaceae et des Musaceae représentées chacune par deux espèces. Les autres familles à savoir les Apocynaceae, les Burseraceae, les Cecropiaceae, les Caricaceae, les Clusiaceae, les Lauraceae, les Moraceae, les Myrtaceae et les Rosaceae ont été représentées chacune par une espèce. Parmi les espèces fruitières échantillonnées, 14 ont été des plantes cultivées et sept se classent parmi les plantes sauvages ou en voie de domestication. La plus grande richesse spécifique a été observée dans la zone V avec 19 espèces de fruits collectées contre sept dans la zone III.

Du point de vue quantitatif, 61 636 fruits pesant 4 389,67 kg ont été collectés et incubés ; les fruits de *P. guajava* et de *M. indica* ont représenté respectivement 28,30 et 21,07 % du poids total des fruits échantillonnés dans les deux zones agroécologiques (tableau VI).

Tableau VI. Données sur les fruits des espèces de plantes hôtes échantillonnées dans l'ensemble des deux zones agroécologiques entre 2013 et 2015

Noms scientifiques	Famille	Nom commun	Type de plante	Localité (ZAE)	Nbre de	Poids	% Poids
<i>Allanblackia floribunda</i> Oliv.	Clusiaceae	-	sauvage	Mbalmayo (V)	6	5,282	0,12
<i>Annona muricata</i> L.	Annonaceae	Corossolier	cultivée	Nkolbisson (V)	110	54,075	1,23
<i>Annona squamosa</i> L.	Annonaceae	Grand corossolier	cultivée	Nkolbisson (V)	167	103,366	2,35
<i>Carica papaya</i> L.	Caricaceae	Papayer	cultivée	Nkolbisson (V)	1268	736,349	16,77
<i>Citrus limon</i> (L.) Burm.	Rutaceae	Citronnier	cultivée	Nkolbisson (V)	13	1,35	0,03
<i>Citrus reticulata</i> Blanco	Rutaceae	Mandarinier	cultivée	Foumbot (III)	58	3,2	0,07
<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	Rutaceae	Oranger	cultivée	Foumbot (III)	67	5,35	0,12
<i>Dacryodes edulis</i> [G.Don] H.J.Lam	Burseraceae	Safoutier	cultivée	Nkolbisson (V)	133	6,377	0,15
<i>Eriobotrya japonica</i> [Thunb.] Lindl.	Rosaceae	Néflier du japon	cultivée	Nkolbisson, Santa (III, V)	3567	21,026	0,48
<i>Ficus mucoso</i> Ficalho	Moraceae	Figuier	sauvage	Nkolbisson (V)	380	9,792	0,22
<i>Irvingia gabonensis</i> (Aubry-Lecomte) Baill.	Irvingiaceae	Manguier sauvage sucré	sauvage	Mbalmayo, Nkolbisson (V)	808	72,25	1,65
<i>Irvingia wombolu</i> (Vermoesen)	Irvingiaceae	Manguier sauvage amère	sauvage	Abondo, Nkolbisson (V)	1210	77,303	1,76
<i>Mangifera indica</i> L.	Anacardiaceae	Manguier	cultivée	Bamessingue, Foumbot, Nkolbisson (III, V)	9018	924,938	21,07
<i>Musa acuminata</i> L.	Musaceae	Bananier	cultivée	Nkolbisson (V)	2540	367,25	8,37
<i>Musa parasidiaca</i> L.	Musaceae	Bananier plantain	cultivée	Nkolbisson (V)	2151	278,45	6,34
<i>Myrianthus arboreus</i> P. Beauv.	Cecropiaceae	-	sauvage	Nkolbisson (V)	17300	141,83	3,23
<i>Sarcocephalus latifolius</i> (Smith) Bruce	Rubiaceae	-	sauvage	Tonga, Makénééné (III et V)	74	15,72	0,36
<i>Persea americana</i> L.	Lauraceae	Avocatier	cultivée	Foumbot, Nkolbisson (III et V)	1719	216,927	4,94
<i>Psidium guajava</i> L.	Myrtaceae	Goyavier	cultivée	Baba I, Baigom, Bansoa, Bamessingue Foumbot, Nkolbisson (III et V)	19889	1242,481	28,30
<i>Spondias cytherea</i> Sonner	Anacardiaceae	Pommier cythère	cultivée	Nkolbisson (V)	1149	105,426	2,40
<i>Voacanga africana</i> Stapf.	Apocynaceae	-	sauvage	Nkolbisson (V)	9	0,928	0,02
					61 636	4 389,67	100

ZAE : zone agroécologique

Les périodes de fructification de chaque espèce végétale sont indiquées dans le tableau VII qui révèle que pendant les 12 mois d'une année, les fruits d'au moins une espèce sont présents dans la zone V et ceux des espèces végétales tels que *M. acuminata*, *M. paradisiaca* et *C. papaya* sont quasi-permanents. Par contre dans la zone III, les fruits échantillonnés sont disponibles entre le mois de mars et celui de décembre. Outre les fruits de *P. guajava*, *M. acuminata*, *M. paradisiaca* et *C. papaya*, ceux de toutes les autres espèces ne sont disponibles qu'une fois l'an en fonction de leur saison de production dans la zone agroécologique.

Tableau VII. Disponibilité saisonnière des espèces fruitières dans les zones agroécologiques explorées

ZAE	Famille	Espèce végétale	Mois											
			J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
III	Rutaceae	<i>Citrus reticulata</i> Blanco												
	Rutaceae	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck												
	Rosaceae	<i>Eriobotrya japonica</i> [Thunb.] Lindl.												
	Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L.												
	Rubiaceae	<i>Sarcocephalus latifolius</i> (Smith) Bruce												
	Lauraceae	<i>Persea americana</i> L.												
	Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.												
V	Clusiaceae	<i>Allanblackia floribunda</i> Oliv.												
	Annonaceae	<i>Annona muricata</i> L.												
	Annonaceae	<i>Annona squamosa</i> L.												
	Cacricae	<i>Carica papaya</i> L.												
	Rutaceae	<i>Citrus limon</i> (L.) Burm.												
	Burseraceae	<i>Dacryodes edulis</i> [G.Don] H.J.Lam												
	Rosaceae	<i>Eriobotrya japonica</i> [Thunb.] Lindl.												
	Moraceae	<i>Ficus mucuso</i> Ficalho												
	Inrvingiaceae	<i>Irvingia gabonensis</i> (Aubry-Lecomte) Baill.												
	Inrvingiaceae	<i>Irvingia wombolu</i> (Vermoesen)												
	Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L.												
	Musaceae	<i>Musa acuminata</i> L.												
	Musaceae	<i>Musa parasidiaca</i> L.												
	Cecropiaceae	<i>Myrianthus arboreus</i> P. Beauv.												
	Rubiaceae	<i>Sarcocephalus latifolius</i> (Smith) Bruce												
	Lauraceae	<i>Persea americana</i> L.												
	Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.												
	Anacardiaceae	<i>Spondias cytherea</i> Sonner												
	Apocynaceae	<i>Voacanga africana</i> Stapf.												

ZAE : zone agroécologique

———— Saison de production ; Faible disponibilité des fruits

III.2.2. Spectre d'hôtes de *Bactrocera dorsalis*

Parmi les 21 espèces fruitières impliquées dans cette étude, 16 appartenant à 12 familles ont été infestées par *B. dorsalis* dans l'ensemble des deux zones agroécologiques, confirmant le statut d'espèce polyphage de cette mouche (tableau VIII).

De manière spécifique, les adultes de ce ravageur ont été obtenus sur les fruits de quatre plantes parmi les sept échantillonnées dans la zone III. Il s'agit des fruits de *C. reticulata*, *E. japonica*, *M. indica* et *P. guajava* (tableau VIII). Dans la zone V, les adultes de *B. dorsalis* ont émergé des fruits de 15 espèces végétales parmi les 19 échantillonnées. Ce spectre d'hôtes est constitué de : *A. muricata*, *A. squamosa*, *C. papaya*, *D. edulis*, *E. japonica*, *M. indica*, *M. paradisiaca*, *M. acuminata*, *P. americana*, *P. guajava*, *S. cytherea*, pour les plantes cultivées, *I. gabonensis*, *I. wombolu*, *M. arboreus* et *N. latifolia* pour les plantes sauvages. *Dacryodes edulis* et *I. wombolu* sont signalés pour la première fois comme hôtes de *B. dorsalis*.

Outre cette espèce de mouche invasive retrouvée seule sur les fruits de *C. reticulata* et *E. japonica* dans la zone III et sur les fruits de *D. edulis*, *I. gabonensis* et *I. wombolu* dans la zone V, trois autres espèces de téphritidés ont co-infesté plusieurs espèces de fruits avec *B. dorsalis*. Il s'agit de *C. cosyra*, *C. anonae* et *D. bivittatus*. La co-existence de *B. dorsalis* avec des espèces de *Ceratitis* a été la plus rencontrée (tableau VIII). Plusieurs cas ont été identifiés :

- la co-existence de *C. cosyra* et *B. dorsalis* a été identifiée sur les fruits de *P. guajava* (6,90 %) dans la zone III, les fruits de *A. muricata* (28 %), *A. squamosa* (7,31 %), *M. indica* (6,25 %), *Persea americana* (5,66 %), *P. guajava* (37,04) et *S. latifolius* (100) dans la zone V (tableau VIII). Quant à l'infestation simultanée par *C. anonae* et *B. dorsalis*, la fréquence d'occurrence a été élevée dans les fruits de *P. guajava* (100 %) dans la zone III et de *E. japonica* (88,24 %) dans la zone V (tableau VIII). Dans les fruits de *C. papaya*, la co-existence de *B. dorsalis* et *D. bivittatus* a été observée à une fréquence de 29,69 % dans la zone V.

- L'infestation par *C. cosyra*, *C. anonae* et *B. dorsalis* a été notée sur les fruits de *P. guajava* (6,90 %) dans la zone III et sur ceux de *A. squamosa* (7,31 %), *M. indica* (1,56 %) dans la zone V ; quant à l'infestation par *B. dorsalis*, *C. anonae* et *D. bivittatus*, elle n'a été relevée que sur les fruits de *C. papaya* à une fréquence de 1,59 % (tableau VIII).

Tableau VIII. Fréquence d'occurrence (%) et de co-infestation de *Bactrocera dorsalis* avec les autres Tephritidae dans les fruits des espèces végétales hôtes échantillonnées

ZAE	Espèce végétale	Fréquence d'occurrence (%)								
		Bd	Cc	Ca	Db	Cc+Bd	Ca+Bd	Bd+Db	Cc+Ca+Bd	Db+Ca+Bd
III	<i>C. reticulata</i>	50	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>E. japonica</i>	100	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>S. latifolius</i>	-	100	-	-	-	-	-	-	-
	<i>M. indica</i>	52	-	-	-	-	44	-	-	-
	<i>P. guajava</i>	-	-	-	-	6,90	100	-	6,90	-
V	<i>A. muricata</i>	-	34	2	-	28	4	-	-	-
	<i>A. squamosa</i>	7,81	9,38	-	-	7,31	14,63	-	7,31	-
	<i>C. papaya</i>	10,94	-	-	21,88	-	-	29,69	-	1,56
	<i>D. edulis</i>	33,33	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>E. japonica</i>	5,88	-	-	-	-	88,24	-	-	-
	<i>I. gabonensis</i>	100	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>I. wombolu</i>	100	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>M. acuminata</i>	39,53	-	-	-	-	2,33	-	-	-
	<i>M. paradisiaca</i>	63,74	-	-	-	-	3,30	-	-	-
	<i>M. indica</i>	73,44	-	-	-	6,25	17,19	-	1,56	-
	<i>M. arboreus</i>	-	1,88	81,13	-	-	16,98	-	-	-
	<i>P. americana</i>	18,87	3,77	-	-	5,66	-	-	-	-
	<i>P. guajava</i>	5,55	-	-	-	37,04	46,30	-	-	-
	<i>S. latifolius</i>	-	-	-	-	100	-	-	-	-
	<i>S. cytherea</i>	22,39	1,49	-	-	-	-	-	-	-

ZAE : zone agroécologique ; Bd : *Bactrocera dorsalis* ; Cc : *Ceratitis cosyra* ; Ca : *Ceratitis anonae* ; Db: *Dacus bivittatus*.

III.2.3 Répartition de *Bactrocera dorsalis* dans les espèces fruitières mis en incubation

III.2.3.1. Fruits de *Mangifera indica* et de *Psidium guajava*

Bactrocera dorsalis a été l'espèce ravageuse prédominante dans les fruits de *M. indica*, avec 96,49 et 99,81 % de toutes les mouches adultes émergées respectivement dans les zones III et V (figure 23). La mouche de la mangue, *C. cosyra* a été absente sur ce fruit dans la zone III ; *C. anonae* a co-infesté les fruits de *M. indica* avec *B. dorsalis* et a représenté 3,83 % des adultes émergés (figure 23a). Par contre dans la zone V, les deux espèces de *Ceratitis* ont été hébergées par ce fruit à des proportions très faibles (figure 23b).

Au cours des trois années d'incubation, *B. dorsalis* a été majoritaire et a émergé des fruits de *P. guajava* avec une fréquence relative de 92,03 % d'adultes, suivi de *C. anonae* avec près de

8 % des effectifs dans la zone III (figure 23c). Dans la zone V, *B. dorsalis* a également été majoritaire (86,47 %) sur ce même fruit. Tout comme sur les fruits de *M. indica* de la même zone, il a co-infesté ceux de *P. guajava* avec *C. cosyra* et *C. anonae* avec des abondances relatives respectives de 7,31 et 6,22 % (figure 23d).

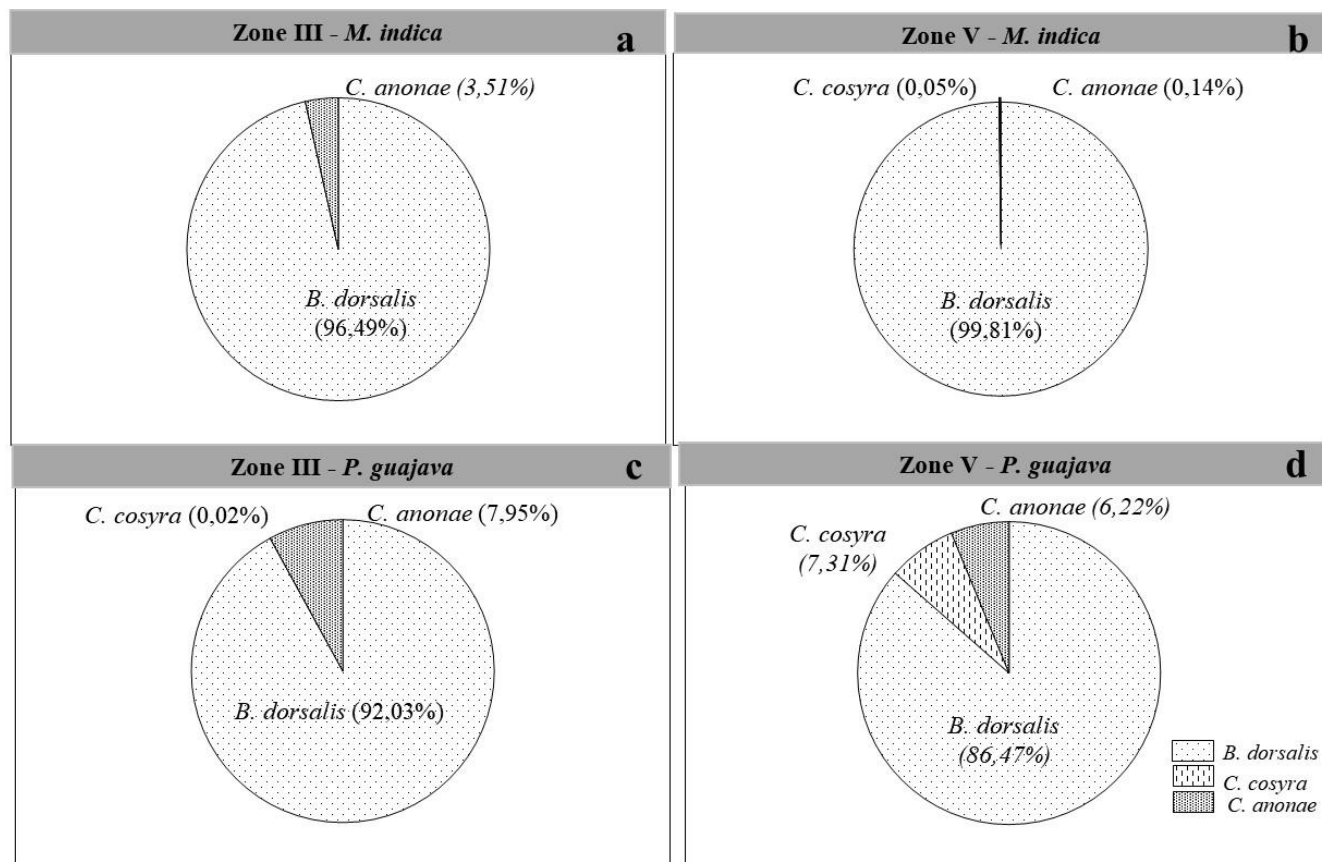


Figure 23. Abondance relative des téphritidés sur les fruits de *Mangifera indica* et de *Psidium guajava* dans les zones agroécologiques III (a et c) et V (b et d) entre 2013 et 2015.

III.2.3.2. Autres fruits

L'incubation des autres fruits a révélé que *B. dorsalis* apparaissait en grand nombre, avec plus de 1 000 individus avec les fruits de *A. squamosa*, *C. papaya*, *I. gabonensis*, *I. wombolu* et *M. acuminata* (tableau IX). Par contre, *C. cosyra* a été dominant dans les fruits de *A. muricata* et *S. latifolius* comme *C. anonae* l'a été sur les fruits de *M. arboreus* (tableau IX).

Tableau IX. Abondance relative des espèces de téphritidés obtenus sur les autres fruits dans les zones agroécologiques III et V entre 2013 et 2015

ZAE	Espèce végétale	Nombre total d'individus émergés par espèce (AbR)				Total
		<i>B. dorsalis</i>	<i>C. cosyra</i>	<i>C. anonae</i>	<i>D. bivittatus</i>	
III	<i>C. reticulata</i>	17(100)	-	-	-	17
	<i>E. japonica</i>	415(100)	-	-	-	415
	<i>S. latifolius</i>	-	314(100)	-	-	314
V	<i>A. muricata</i>	770(9,04)	7632(89,58)	118(1,38)	-	8520
	<i>A. squamosa</i>	1910(66,02)	948(32,77)	35(1,21)	-	2893
	<i>C. papaya</i>	3101(78,83)	-	8(0,20)	825(20,97)	3934
	<i>D. edulis</i>	13(100)	-	-	-	13
	<i>E. japonica</i>	585(56,63)	-	448(43,37)	-	1033
	<i>I. gabonensis</i>	8928(100)	-	-	-	8928
	<i>I. wombolu</i>	6273(100)	-	-	-	6273
	<i>M. acuminata</i>	1178(98,74)	-	15(1,26)	-	1193
	<i>M. paradisiaca</i>	926(99,57)	-	4(0,43)	-	930
	<i>M. arboreus</i>	99(1,00)	1(0,01)	9786(98,99)	-	9886
	<i>S. latifolius</i>	281(29,21)	681(70,79)	-	-	962
	<i>P. americana</i>	181(51,71)	162(46,29)	7(2,00)	-	350
	<i>S. cytherea</i>	105(99,06)	1(0,94)	-	-	106

ZAE : zone agroécologique ; AbR : abondance relative en %.

III.2.4. Densités d'infestation des Tephritidae en fonction des espèces fruitières échantillonnées

III.2.4.1. Densité d'infestation globale

La densité d'infestation moyenne des fruits échantillonnés dans l'ensemble des deux zones agroécologiques a varié entre $1,23 \pm 0,45$ mouche/kg pour les fruits de *S. cytherea* et $187,39 \pm 32,95$ mouches/kg pour les fruits de *A. muricata* (figure 24a). L'analyse de la variance de ces densités moyennes effectuée avec les fruits ayant été échantillonnés au moins 10 fois a révélé des différences significatives entre les espèces végétales ($F = 23,06$, ddl = 11, $P < 0,001$; figure 24b). Les fruits de *A. muricata* ont rendu la densité d'infestation la plus élevée ; ceux de *C. papaya*, *P. americana*, *M. acuminata*, *M. paradisiaca* et *S. cytherea* ont présenté au contraire des densités d'infestation significativement plus faibles, soit respectivement 4,49, 3,87, 3,71, 2,83 et 1,37 mouches/kg de fruits infestés (figure 24b).

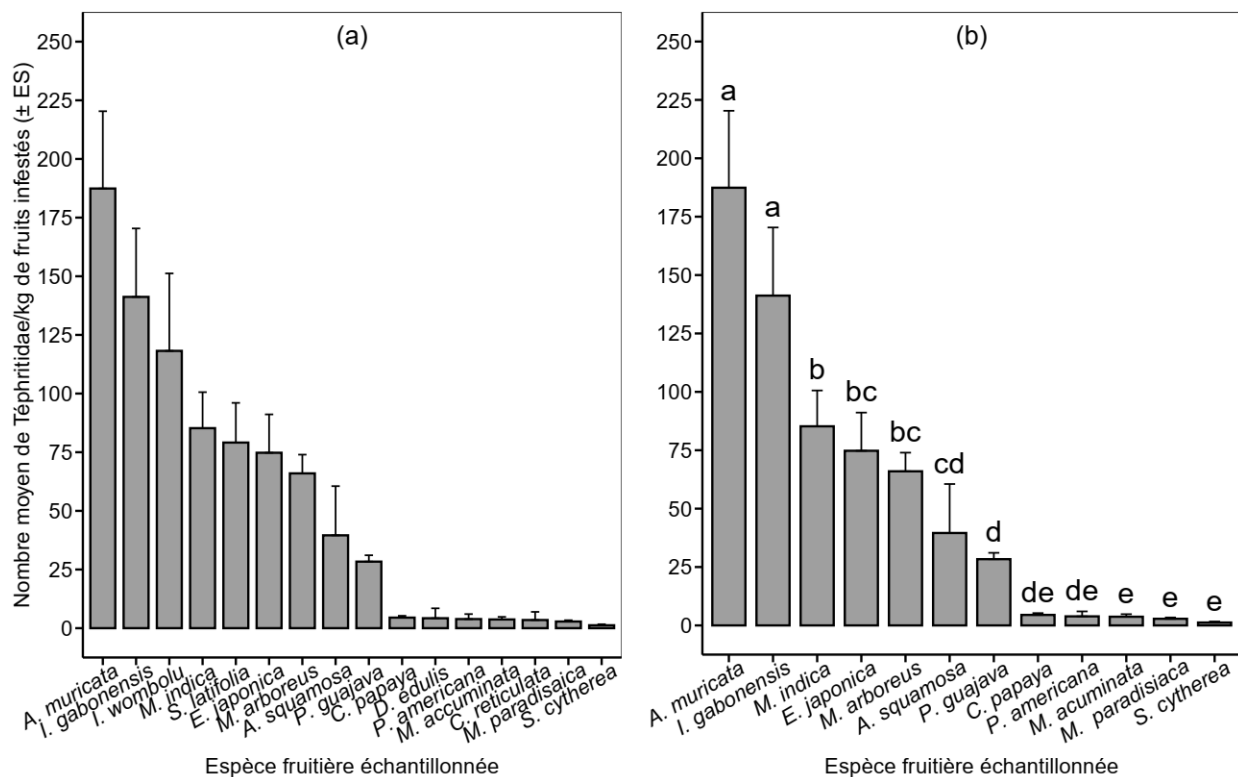


Figure 24. Densité moyenne des téphritidés par unité de poids de tous les fruits (a) et chez les fruits échantillonnés au minimum 10 fois (b) dans les deux zones agroécologiques confondues.

Au niveau des sites d'échantillonnage, le nombre moyen de téphritidés obtenu par kilogramme de fruits infestés a varié de $23,62 \pm 6,57$ mouches/kg dans le site de Bansoa à $204,24 \pm 114,37$ mouches/kg dans le site de Santa (figure 25a). Dans les localités ayant été explorées au moins 10 fois, l'analyse de la variance des densités moyennes a révélé des différences significatives ($F = 4,59$, ddl = 6, $P < 0,0001$), Mbalmayo enregistrant ainsi la densité d'infestation moyenne la plus élevée par kilogramme de fruits (figure 25b).

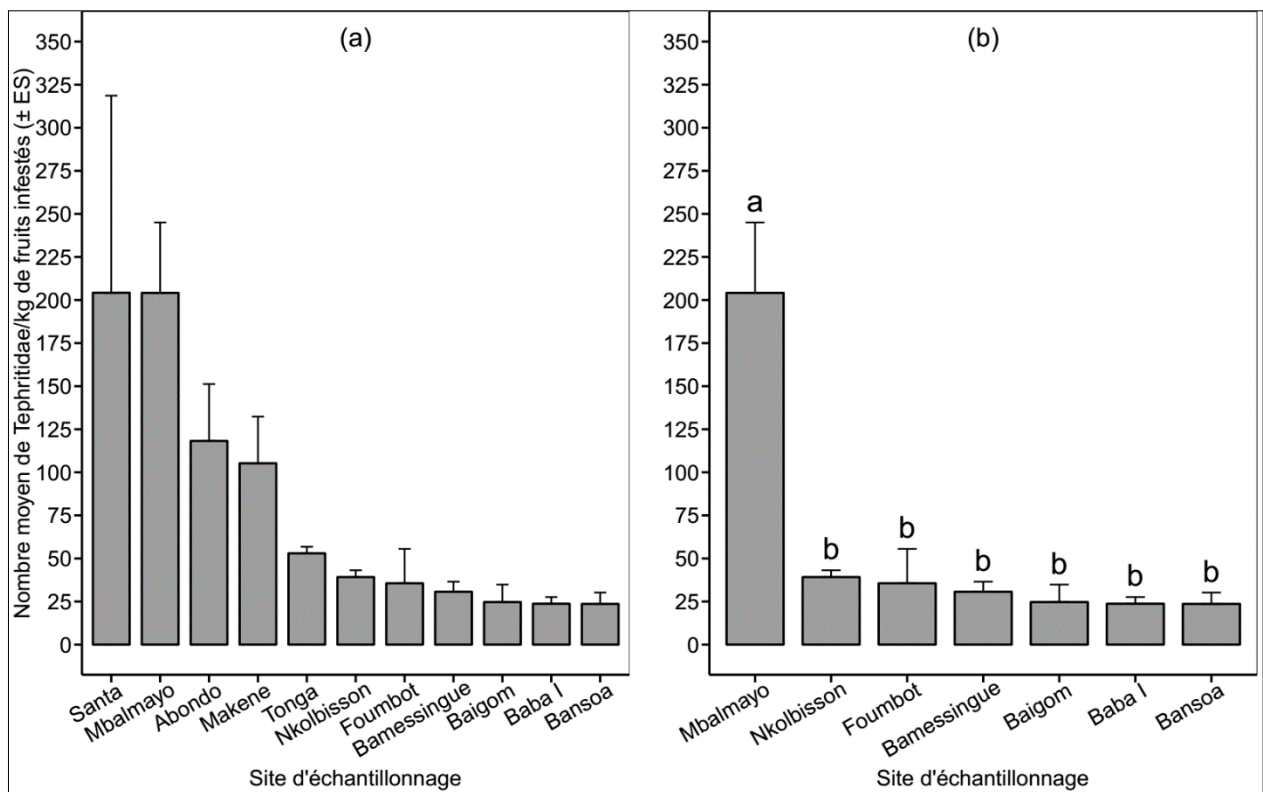


Figure 25. Densité moyenne des téphritidés par unité de poids de fruits en fonction de la localité d'échantillonnage (a) et en fonction des localités explorées au minimum 10 fois (b).

III.2.4.2. Densité d'infestation par *Bactrocera dorsalis*

Parmi les plantes hôtes échantillonnées dans les deux zones agroécologiques, les fruits de *I. gabonensis* ont rendu les densités d'infestation moyennes par kilogramme de fruits les plus élevées, soit $140,95 \pm 29,22$ adultes/kg de fruits (figure 26a). Parmi les espèces cultivées, la mangue a rendu la plus forte densité d'infestation moyenne par kilogramme de fruits infestés, soit $84,99 \pm 15,35$ adultes/kg de fruits (figure 26a). L'analyse statistique a montré que cette densité diffère significativement entre les différentes espèces végétales échantillonnées au moins une dizaine de fois ($F = 38,73$, $ddl = 11$, $P < 0,001$; figure 26b).

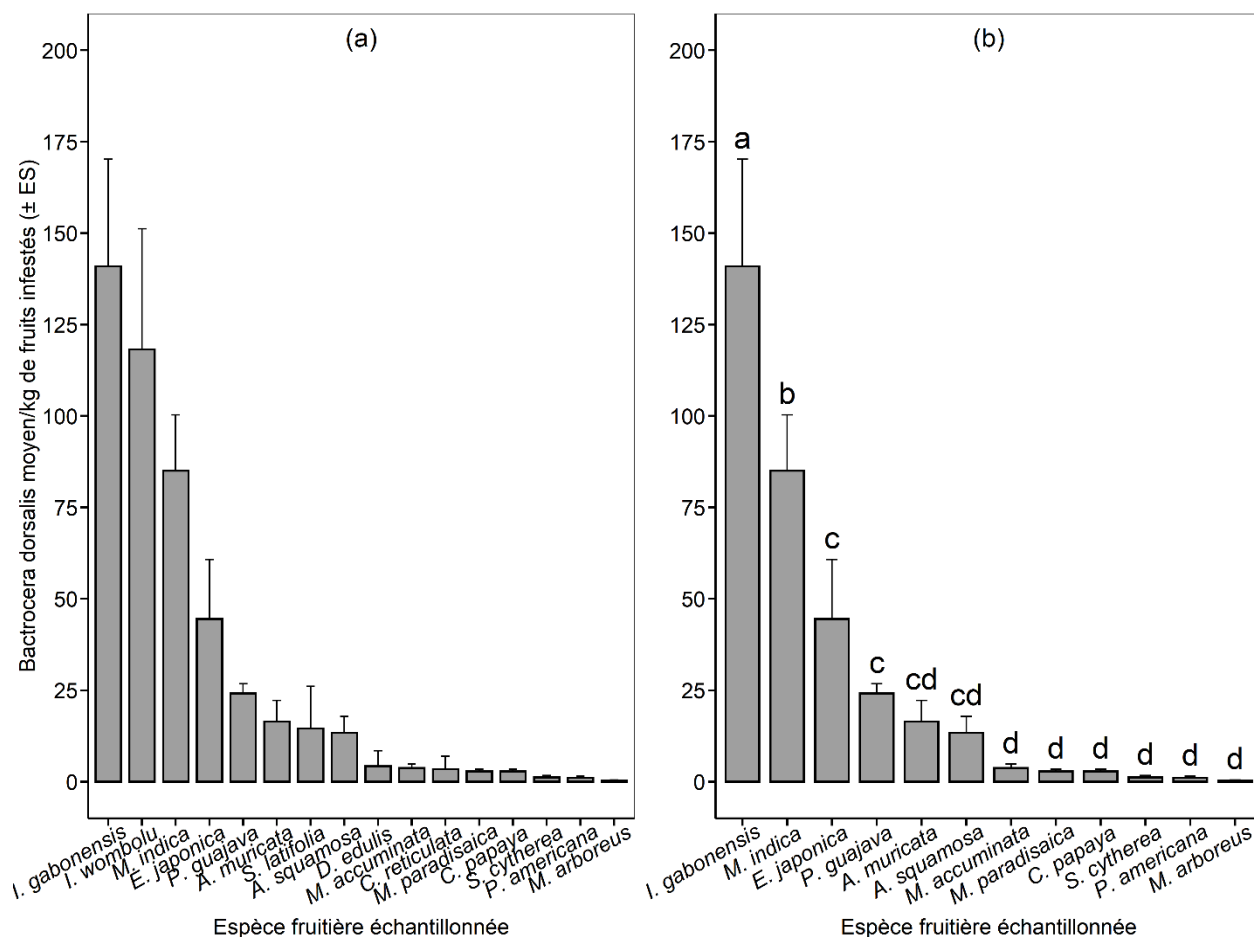


Figure 26. Densité moyenne de *Bactrocera dorsalis* par unité de poids de fruits obtenue pour tous les fruits (a) et pour les fruits échantillonnés au moins 10 fois (b) dans les deux zones agroécologiques confondues.

Le tableau X présente les densités moyennes d'infestation des différentes espèces végétales par les téphritidés en fonction des zones agroécologiques et des localités de collecte. Dans le cas de *B. dorsalis*, la valeur maximale a été notée avec les fruits cultivés ($204,24 \pm 114,37$ mouches/kg) de l'espèce *E. japonica* dans la zone III. Cette densité a été de $51,02 \pm 39,96$ et de $35,84 \pm 10,40$ mouches/kg sur les fruits de *M. indica* collectés dans les localités de Foubot et de Bamessingue. Pour les fruits de *P. guajava*, cette densité de *B. dorsalis* a varié entre $14,19 \pm 2,41$ mouches/kg de fruits à Bansa et $27,19 \pm 7,36$ mouches/kg de fruits échantillonnés à Bamessingue (tableau X). Ce paramètre a été de $3,47 \pm 3,47$ mouches/kg de fruits de *C. reticulata* en provenance de Foubot. *Mangifera indica* a été l'espèce cultivée dont les fruits ont été plus infestés par *B. dorsalis* dans la zone III. Étonnamment, aucun fruit sauvage de cette zone n'a été infesté par ce ravageur.

Dans la zone V, la densité moyenne d'infestation des fruits des plantes cultivées par *B. dorsalis* a varié entre $1,34 \pm 0,44$ pour les fruits de *P. americana* et $102,48 \pm 16,61$ mouches/kg pour ceux de *M. indica* (tableau X). Avec les fruits de *P. guajava* et d'*E. japonica* en provenance de la même localité, cette densité a été de $30,24 \pm 5,37$ mouches/kg et de $25,66 \pm 5,32$ mouches/kg. Elle a chuté de $16,38 \pm 5,83$ mouches/kg et $13,36 \pm 4,51$ mouches/kg de fruits de *A. muricata* et de *A. squamosa*. Les fruits de *P. americana*, *S. cytherea*, *D. edulis*, *M. acuminata* et *M. paradisiaca* ont enregistré des densités de *B. dorsalis* les plus faibles (tableau X). *Mangifera indica* est également considéré comme le fruit hôte le plus infesté par ce ravageur dans la zone V.

Pour les plantes hôtes sauvages, la densité moyenne pondérale de *B. dorsalis* a été élevée chez les fruits de *I. gabonensis* échantillonnés à Mbalmayo, soit $204,15 \pm 40,86$ mouches/kg (tableau X) et faible chez ceux de *M. arboreus* ($0,34 \pm 0,12$ mouche/kg) échantillonnés à Nkolbisson (tableau X).

III.2.4.3. Densité d'infestation des fruits par les autres Téphritidés associés aux dégâts

Outre *B. dorsalis*, trois autres espèces de mouches de fruits ont été associées aux dégâts des récoltes et leurs densités pondérales ont varié d'une zone à une autre, d'une localité à une autre et d'une espèce végétale à une autre.

Sur la base des espèces fruitières incubées, le nombre moyen de *C. cosyra* a varié entre $0,03 \pm 0,03$ et $166,30 \pm 33,17$ mouches/kg de fruits dans les deux zones confondues. Spécifiquement dans la zone III, cette densité a été très faible dans les fruits de *P. guajava* collectés dans les localités de Baba I ($0,20 \pm 0,20$ mouche/kg) et de Foubot ($0,40 \pm 0,20$ mouche/kg), seule espèce cultivée y hébergeant cette mouche (tableau X). Par contre dans la zone V, l'infestation par *C. cosyra* a été forte dans les fruits d'*A. muricata* ($166,30 \pm 33,17$ mouches/kg) et très faible dans ceux de *P. americana* ($3,00 \pm 2,23$ mouches/kg), *S. cytherea* ($0,03 \pm 0,03$ mouche/kg), *P. guajava* ($2,17 \pm 0,62$ mouche/kg) et *M. indica* ($0,14 \pm 0,10$ mouche/kg) comme l'illustre le tableau X. *Sarcocephallus latifolius* a été la plante hôte sauvage dont les fruits ont été fortement colonisés par cette espèce, avec une densité pondérée moyenne de $52,95 \pm 3,84$ mouches/kg de fruits dans la zone III et $76,13 \pm 23,28$ mouches/kg de fruits dans la zone V.

L'infestation maximale par *C. anonae* a été de $9,43 \pm 6,67$ mouches/kg, les fruits de *P. guajava* de la localité de Bansoa étant relativement plus infestés (tableau X). Cette espèce de mouche a été absente dans les fruits des plantes sauvages incubées de la zone III. Cependant dans la zone V, sa densité pondérée moyenne d'infestation des fruits des plantes cultivées a été forte

dans les fruits de *E. japonica* ($33,88 \pm 8,75$ mouches/kg) et faible dans ceux de *C. papaya* ($0,05 \pm 0,04$ mouche/kg) comme l'indique le tableau X. Parmi les plantes sauvages échantillonnées, la densité pondérée moyenne a été élevée dans les fruits de *M. arboreus*, soit $65,61 \pm 8,01$ mouches/kg.

Dacus bivittatus a infesté les fruits de *C. papaya* à une densité moyenne de $1,69 \pm 0,51$ mouche/kg dans la zone V.

Tableau X. Densité moyenne d'infestation des fruits (nombre de mouches/kg) incubés en fonction des localités d'échantillonnage

ZAE	Site de collecte	Espèce végétale	Espèce ravageuse			
			<i>B. dorsalis</i>	<i>C. cosyra</i>	<i>C. anonae</i>	<i>D. bivittatus</i>
III	Baba I	<i>P. guajava</i>	$22,05 \pm 4,10$	$0,02 \pm 0,02$	$1,64 \pm 1,60$	-
	Baigom	<i>P. guajava</i>	$23,96 \pm 9,88$	-	$0,71 \pm 0,40$	-
	Bamessingue	<i>M. indica</i>	$35,81 \pm 10,40$	-	$0,03 \pm 0,02$	-
		<i>P. guajava</i>	$27,19 \pm 7,36$	-	$1,62 \pm 0,68$	-
	Bansoa	<i>P. guajava</i>	$14,19 \pm 2,41$	-	$9,43 \pm 6,73$	-
	Foumbot	<i>C. reticulata</i>	$3,47 \pm 3,47$	-	-	-
		<i>M. indica</i>	$50,64 \pm 39,98$	-	$0,38 \pm 0,17$	-
		<i>P. guajava</i>	$15,07 \pm 3,87$	$0,04 \pm 0,02$	$6,55 \pm 2,56$	-
	Santa	<i>E. japonica</i>	$204,24 \pm 114,37$	-	-	-
	Tonga	<i>S. latifolius</i>	-	$52,95 \pm 3,84$	-	-
V	Abondo	<i>I. wombolu</i>	$118,15 \pm 33,04$	-	-	-
	Makénéne	<i>S. latifolius</i>	$29,14 \pm 21,08$	$76,13 \pm 23,28$	-	-
	Mbalmayo	<i>I. gabonensis</i>	$204,15 \pm 40,86$	-	-	-
	Nkolbisson	<i>A. muricata</i>	$16,38 \pm 5,83$	$166,30 \pm 33,17$	$4,70 \pm 4,10$	-
		<i>A. squamosa</i>	$13,36 \pm 4,51$	$25,87 \pm 20,90$	$0,34 \pm 0,15$	-
		<i>C. papaya</i>	$2,79 \pm 0,59$	-	-	$1,69 \pm 0,51$
		<i>D. edulis</i>	$4,23 \pm 4,23$	-	-	-
		<i>E. japonica</i>	$25,66 \pm 5,32$	-	$33,88 \pm 8,75$	-
		<i>I. gabonensis</i>	$54,05 \pm 8,37$	-	-	-
		<i>M. indica</i>	$102,48 \pm 16,61$	$0,14 \pm 0,10$	$0,09 \pm 0,03$	-
		<i>M. acuminata</i>	$3,70 \pm 1,09$	-	$0,03 \pm 0,02$	-
		<i>M. paradisiaca</i>	$2,81 \pm 0,56$	-	$0,01 \pm 0,01$	-
		<i>M. arboreus</i>	$0,34 \pm 0,12$	$0,03 \pm 0,03$	$65,61 \pm 8,01$	-
	<i>P. americana</i>	$1,04 \pm 0,44$	$3,00 \pm 2,23$	$0,05 \pm 0,04$	-	
	<i>P. guajava</i>	$30,24 \pm 5,37$	$2,17 \pm 0,62$	$1,61 \pm 0,42$	-	
	<i>S. cytherea</i>	$1,20 \pm 0,45$	$0,03 \pm 0,03$	-	-	

ZAE : Zone agroécologique.

III.3. Effet du substrat végétal sur le parasitisme des œufs de *Bactrocera dorsalis* par *Fopius arisanus* et sur les paramètres biologiques du parasitoïde

III.3.1. Effet du substrat végétal sur la probabilité des œufs de *Bactrocera dorsalis* d'être parasités par *Fopius arisanus*

La probabilité des œufs de *B. dorsalis* d'être parasités par *F. arisanus* a été évaluée à partir du nombre d'essais de ponte des femelles de *F. arisanus* dans les fruits des différentes espèces végétales. Ce nombre a significativement varié en fonction de la composition des quatre lots de substrats testés (lot I : $F = 15,5$, ddl = 3, $P < 0,001$; lot II : $F = 5,10$, ddl = 3, $P < 0,002$; lot III : $F = 45,3$, ddl = 3, $P < 0,001$; lot IV : $F = 33,8$, ddl = 3, $P < 0,001$; figure 27). Dans les lots I, III et IV, le pourcentage moyen d'essais de ponte de *F. arisanus* a été plus élevé dans les fruits de *P. guajava* comparés à tous les autres substrats et était de 12,5, 15,7 et 10,8 % d'individus/heure. En revanche, dans le lot II, ce parasitoïde a montré une tendance de ponte plus forte pour les fruits de *M. indica* et *P. americana* comparés à ceux de *C. papaya* et *I. wombolu* (figure 27). De plus, le pourcentage d'essais de ponte enregistré sur les fruits de *C. papaya* (qui étaient présents dans tous les lots) a varié significativement entre les lots ($F = 25,9$, ddl = 3, $P < 0,001$). Ce fruit apparaît moins attractif dans les lots I, II et IV que dans le lot III.

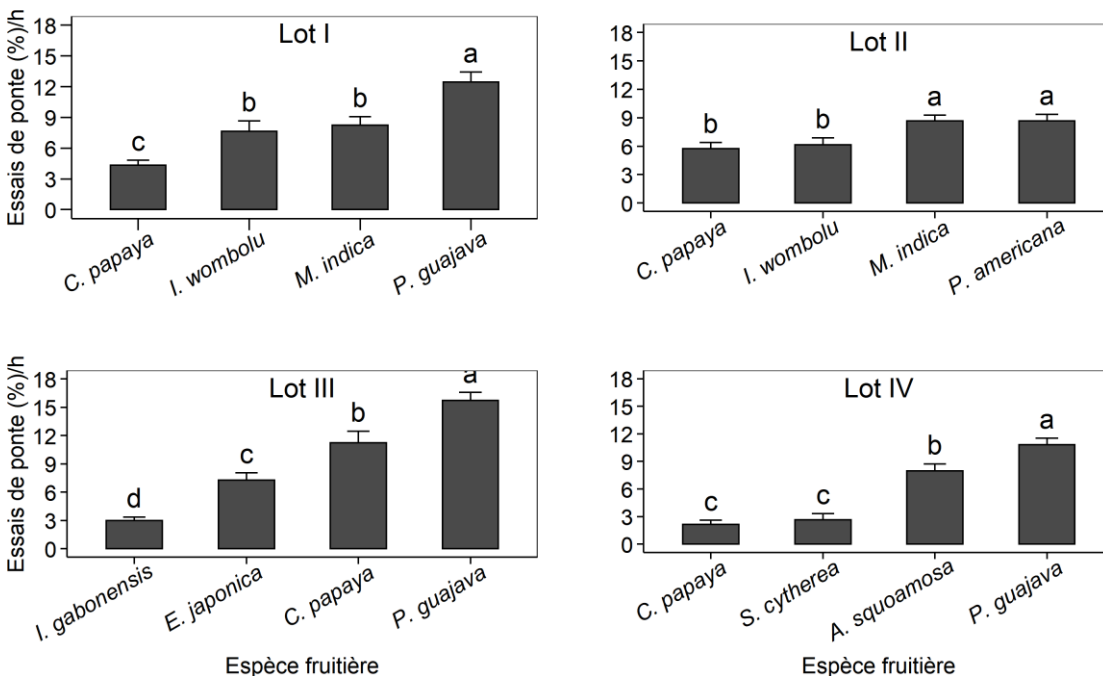


Figure 27. Pourcentage d'essais de ponte des femelles de *Fopius arisanus* dans les œufs de *Bactrocera dorsalis* logés dans quatre lots de substrats. Les lettres identiques dans un lot traduisent une différence non significative. Les pourcentages sont calculés par rapport au nombre total d'individus de *F. arisanus* dans la cage.

III.3.2. Effet du substrat végétal sur le taux d'émergence des parasitoïdes

En situation de choix, le nombre moyen de parasitoïdes adultes qui émergent par unité de poids de fruits a varié significativement en fonction du substrat végétal dans chaque lot (lot I : $F = 4,57$, $ddl = 3$, $P < 0,009$; lot II : $F = 7,92$, $ddl = 3$, $P < 0,001$; lot III : $F = 6,54$, $ddl = 3$, $P < 0,002$; lot IV : $F = 9,97$, $ddl = 3$, $P < 0,001$; tableau XI). Les fruits de *P. guajava*, *Irvingia wombolu* et *I. gabonensis* ont rendu le plus grand nombre d'adultes par kilogramme de fruits respectivement dans les lots II, III et IV (tableau XI). De même, le taux d'émergence des adultes a été influencé par le substrat végétal dans tous les lots testés (lot I : $F = 6,56$, $ddl = 3$, $P < 0,002$; lot II : $F = 15,1$, $ddl = 3$, $P < 0,001$; lot III : $F = 12,2$, $ddl = 3$, $P < 0,001$; lot IV : $F = 16,1$, $ddl = 3$, $P < 0,0001$; tableau XI). Une variation significative de la sex-ratio (proportion des femelles) a également été observée dans les lots III ($F = 8,27$, $ddl = 3$, $P < 0,001$) et IV ($F = 10,4$, $ddl = 3$, $P < 0,002$). Par ailleurs, la mortalité du parasitoïde dans les pupes a varié de 2,99 à 8,38 % dans le lot I, de 3,50 à 8,28 % dans le lot II, de 1,65 à 7,77 % dans le lot III et de 0 à 1,92 % dans le lot IV (tableau XI).

En situation de non-choix, le nombre moyen de parasitoïdes adultes qui émergent par kilogramme de fruits a significativement varié en fonction du substrat végétal ($F = 17,0$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; tableau XII). Il a été élevé avec les fruits d'*I. gabonensis* et faible avec les fruits de *C. papaya* et *S. cytherea* (tableau XII). Le taux d'émergence des adultes a également varié de manière significative en fonction du substrat ($F = 24,1$, $ddl = 10$, $P < 0,001$), les fruits de *P. guajava* ayant donné le taux le plus élevé (tableau XII). La sex-ratio n'a pas statistiquement été dépendante du substrat végétal ($F = 1,04$, $ddl = 10$, $P = 0,410$; tableau XII). Par contre, la mortalité des parasitoïdes dans les pupes a été significativement influencée par le substrat végétal ($F = 5,02$, $ddl = 10$, $P < 0,001$). Elle a été plus élevée dans les fruits de *M. acuminata* et faible dans ceux de *C. papaya* (tableau XII).

Tableau XI. Influence du substrat végétal sur le nombre d'adultes de *Fopius arisanus* par kg de fruits, le taux d'émergence, le taux de parasitisme et la mortalité de *Fopius arisanus* dans les pupes en situation de choix au laboratoire

Espèce fruitière	Nombre/kg de fruits	Emergence (%)	PA (%)	PR (%)	Sex-ratio (¹)	Mortalité (%)
Lot I						
<i>I. wombolu</i>	363,00 ± 158,28a	43,82 ± 13,04a	59,74 ± 14,73a	51,75 ± 13,52a	0,49 ± 0,09a	2,66 ± 1,15a
<i>P. guajava</i>	204,20 ± 50,30ab	42,84 ± 8,77a	64,03 ± 8,08a	57,68 ± 7,77a	0,62 ± 0,09a	7,81 ± 1,82a
<i>M. indica</i>	141,81 ± 36,95ab	26,39 ± 5,73ab	47,78 ± 10,61ab	42,61 ± 8,36ab	0,48 ± 0,02a	7,45 ± 1,70a
<i>C. papaya</i>	59,09 ± 20,28b	8,54 ± 3,40b	14,17 ± 5,20b	19,21 ± 6,43b	0,57 ± 0,13a	4,82 ± 1,81a
Lot II						
<i>I. wombolu</i>	364,12 ± 86,85a	52,06 ± 8,77a	69,65 ± 9,53a	60,80 ± 9,32a	0,48 ± 0,07a	3,50 ± 0,95a
<i>M. indica</i>	340,74 ± 111,50a	20,43 ± 4,27b	49,44 ± 10,04ab	48,20 ± 5,64ab	0,37 ± 0,06a	8,13 ± 0,81a
<i>P. americana</i>	90,80 ± 25,87b	10,96 ± 2,74b	24,62 ± 4,20bc	27,05 ± 4,19bc	0,36 ± 0,03a	6,67 ± 1,45a
<i>C. papaya</i>	43,08 ± 20,98b	5,20 ± 2,55b	8,15 ± 3,76c	16,46 ± 3,35c	0,60 ± 0,21a	8,28 ± 2,14a
Lot III						
<i>I. gabonensis</i>	618,03 ± 148,88a	44,60 ± 5,78a	53,18 ± 7,33a	46,92 ± 6,16a	0,53 ± 0,05b	1,65 ± 0,83b
<i>C. papaya</i>	410,24 ± 171,35a	25,68 ± 5,37a	42,94 ± 8,75a	33,59 ± 5,89ab	0,41 ± 0,05b	5,70 ± 1,52ab
<i>P. guajava</i>	364,94 ± 26,43ab	41,67 ± 4,58a	45,41 ± 4,78a	44,37 ± 4,52a	0,46 ± 0,06b	1,78 ± 0,42b
<i>E. japonica</i>	49,65 ± 21,56b	8,74 ± 2,85b	17,08 ± 6,19b	19,06 ± 5,85b	0,87 ± 0,08a	7,77 ± 3,02a
Lot IV						
<i>P. guajava</i>	153,08 ± 16,80a	36,37 ± 4,74a	39,25 ± 4,12ab	35,52 ± 2,77ab	0,47 ± 0,10b	1,92 ± 1,92a
<i>A. squamosa</i>	72,10 ± 43,42ab	28,33 ± 2,20ab	23,19 ± 5,15bc	23,19 ± 5,15bc	0,38 ± 0,09b	0,81 ± 0,48a
<i>C. papaya</i>	16,79 ± 5,86b	21,32 ± 4,43b	41,98 ± 6,91a	40,78 ± 7,46a	0,61 ± 0,06b	0,00a
<i>S. cytherea</i>	6,38 ± 0,42b	6,97 ± 0,38c	9,22 ± 0,66c	7,94 ± 0,51c	1,00 ± 0,00a	0,00a

¹Proportion des femelles de *Fopius arisanus* ; PA : parasitisme apparent ; PR : parasitisme réel. Pour chaque lot de fruits, les moyennes suivies par la même lettre sur la même colonne ne sont pas significativement différentes (0,05).

Tableau XII. Influence du substrat végétal sur le nombre d'adultes de *Fopius arisanus* par kg de fruits, le taux d'émergence, le taux de parasitisme et la mortalité de *Fopius arisanus* dans les pupes en situation de non-choix au laboratoire

Espèce fruitière	Nombre/kg de fruit	Emergence (%)	PA (%)	PR (%)	Sex-ratio (¹)	Mortalité (%)
<i>I. gabonensis</i>	565,73 ± 98,40a	43,79 ± 3,57ab	52,54 ± 4,14ab	49,54 ± 3,98ac	0,57 ± 0,02a	1,88 ± 0,42df
<i>A. squamosa</i>	328,98 ± 72,92b	35,75 ± 4,24bc	50,27 ± 5,39abc	40,98 ± 4,62bcd	0,48 ± 0,03a	1,60 ± 0,31ef
<i>M. acuminata</i>	328,25 ± 56,01b	32,95 ± 3,66cd	54,89 ± 4,27ab	53,12 ± 4,17ab	0,51 ± 0,03a	6,62 ± 1,34a
<i>M. paradisiaca</i>	316,81 ± 58,52b	24,45 ± 3,52de	32,70 ± 4,46d	34,97 ± 4,07d	0,56 ± 0,04a	4,27 ± 0,88bc
<i>P. guajava</i>	311,38 ± 58,27b	48,53 ± 3,31a	58,80 ± 3,54a	55,99 ± 3,42a	0,53 ± 0,02a	2,96 ± 0,54cef
<i>E. japonica</i>	233,07 ± 35,41bc	38,94 ± 5,25ac	64,05 ± 6,67a	48,95 ± 5,72ac	0,54 ± 0,05a	2,19 ± 0,70cef
<i>I. wombolu</i>	173,30 ± 26,16cd	36,69 ± 3,62bc	61,42 ± 4,98a	55,45 ± 4,67a	0,47 ± 0,04a	3,95 ± 0,73bde
<i>M. indica</i>	147,75 ± 22,77cd	23,07 ± 2,53e	44,33 ± 5,15bd	38,72 ± 3,94cd	0,45 ± 0,02a	5,26 ± 0,84ab
<i>P. americana</i>	99,90 ± 26,39d	16,42 ± 2,87e	36,11 ± 5,21cd	30,94 ± 4,41d	0,52 ± 0,05a	2,02 ± 0,55cef
<i>C. papaya</i>	27,27 ± 5,59e	4,08 ± 0,66f	5,63 ± 0,99f	6,22 ± 0,78f	0,51 ± 0,06a	1,37 ± 0,24f
<i>S. cytherea</i>	22,10 ± 6,47e	7,46 ± 1,81f	19,89 ± 4,77e	16,67 ± 3,70e	0,54 ± 0,10a	4,09 ± 1,22be

¹Proportion des femelles ; PA : parasitisme apparent ; PR : parasitisme réel. Les moyennes suivies par la même lettre sur la même colonne ne sont pas significativement différentes (0,05).

III.3.3. Effet du substrat végétal sur le parasitisme de *Bactrocera dorsalis* par *Fopius arisanus* au laboratoire

Deux types de parasitisme ont été définis au cours de cette étude : le parasitisme apparent (PA) qui est calculé sur la base du nombre d'individus adultes de *F. arisanus* qui ont émergé dans chaque fruit et le parasitisme réel (PR) qui prend en compte le nombre d'individus émergés et celui de ceux dont le développement a avorté à un stade avancé et dont les restes sont observables dans les pupes de leurs hôtes *B. dorsalis*.

En situation de choix, le taux de parasitisme apparent le plus élevé a été enregistré avec les fruits de *P. guajava* des lots I et IV, ceux de *I. wombolu* dans le lot II et de *I. gabonensis* dans le lot III (tableau XI). L'analyse statistique révèle des différences significatives du PA en fonction du substrat végétal dans ces différents lots (lot I : $F = 8,42$, $ddl = 3$, $P < 0,0003$; lot II : $F = 12,1$, $ddl = 3$, $P < 0,001$; lot III : $F = 4,97$, $ddl = 3$, $P < 0,007$; lot IV : $F = 11,9$, $ddl = 3$, $P < 0,001$; tableau XI). De même, le taux de parasitisme réel a également été influencé par le substrat végétal (lot I : $F = 5,63$, $ddl = 3$, $P < 0,004$; lot II : $F = 10,7$, $ddl = 3$, $P < 0,001$; lot III : $F = 4,79$, $ddl = 3$, $P < 0,008$; lot IV : $F = 11,6$, $ddl = 3$, $P < 0,001$; tableau XI). Toutefois, la comparaison entre les lots n'a révélé aucune différence significative aussi bien pour le parasitisme apparent ($F = 2,32$, $ddl = 3$, $P = 0,079$) que pour le parasitisme réel ($F = 2,48$, $ddl = 3$, $P = 0,065$).

Les fruits de *C. papaya* ont fait partie des quatre lots ; une différence significative du parasitisme apparent chez cette espèce en présence d'autres espèces de fruits a été observée dans les lots ($F = 7,60$, $ddl = 3$, $P < 0,001$). Par contre, le taux de parasitisme réel dans les fruits de cette espèce n'a pas été affecté par la présence d'autres espèces fruitières ($F = 0,63$, $ddl = 3$, $P = 0,073$).

En situation de non-choix, le PA a varié entre $5,63 \pm 0,99$ % et $64,05 \pm 6,67$ %, avec des différences significatives dépendantes du substrat végétal ($F = 17,8$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; tableau XII). Ce parasitisme a été plus élevé avec les fruits de *E. japonica* ($64,05 \pm 6,67$ %) et plus faible avec ceux de *C. papaya* ($5,63 \pm 0,99$ %). De même, le PR a varié significativement en fonction des espèces végétales ($F = 19,2$, $ddl = 10$, $P < 0,001$). Il a été arbitrairement subdivisé en trois groupes. Le premier groupe de fruits est constitué de ceux pour lesquels le PR est $> 50\%$ à savoir : *P. guajava* (56,0 %) ; *I. wombolu* (55,1 %), *M. acuminata* (53,1 %). Le deuxième groupe est composé des fruits dans lesquels le taux de PR est compris entre 30 et 50 % : *I. gabonensis* (50,0 %), *E. japonica* (49,0 %), *A. squamosa* (40,98 %), *M. indica* (38,72 %), *M. paradisiaca* (34,97 %) et *P. americana* (30,94 %). Le troisième groupe réunit les fruits ayant permis un taux de PR faible < 30 % à savoir *S. cytherea* (16,67 %) et *C. papaya* (6,22 %). Le parasitisme réel a également été évalué après

quatre jours d'exposition successive d'une même espèce de fruit inoculée des œufs de *B. dorsalis* à la même cohorte de femelles parasitoïdes ; aucun effet temps d'exposition (âge) ni habitude du parasitoïde au type de substrat végétal n'a été observé sur le PR ($F = 0,93$, $ddl = 3$, $P = 0,428$).

III.3.4. Effet du substrat végétal sur le parasitisme de *Bactrocera dorsalis* par *Fopius arisanus* en champ

En milieu naturel (verger), *F. arisanus* a émergé des fruits de *P. guajava*, *E. japonica*, *A. squamosa*, *C. papaya*, *M. indica* et *M. paradisiaca*. Dans ces conditions, les taux de parasitisme apparent et réel ont été plus élevés avec les fruits d'*E. japonica* et faible avec les autres espèces de fruits hôtes de *B. dorsalis* (tableau XIII). Au cours des trois années d'étude, aucun parasitoïde adulte n'a émergé de *P. americana*, *M. acuminata*, *S. cytherea*, *A. muricata* et *M. arboreus* (tableau XIII). Par ailleurs, la fréquence de collecte du parasitoïde (nombre de fois que le parasitoïde a émergé d'un fruit) a été plus élevée sur les fruits de *P. guajava* (33), suivie de *M. indica* (13) et *E. japonica* (11).

Tableau XIII. Parasitisme moyen des œufs de *Bactrocera dorsalis* par *Fopius arisanus* sur différentes espèces de fruits en champ

Espèce fruitière	Emergence des mouches dominantes (%)			Emergence de <i>F. arisanus</i>		Parasitisme (%)	
	<i>B. dorsalis</i>	<i>C. cosyra</i>	<i>C. anonae</i>	Adultes*	%	Apparent	Réel
<i>P. guajava</i>	50,99 ± 2,95	5,38 ± 1,23	4,36 ± 1,06	345 (33)	1,37 ± 0,32	3,40 ± 0,91	3,07 ± 0,78
<i>M. indica</i>	74,76 ± 2,97	0,33 ± 0,22	0,17 ± 0,08	78 (13)	0,22 ± 0,08	0,32 ± 0,12	0,32 ± 0,12
<i>E. japonica</i>	24,08 ± 5,88	-	15,63 ± 3,03	144 (11)	4,26 ± 1,19	20,42 ± 6,57	21,17 ± 6,49
<i>C. papaya</i>	19,21 ± 3,23	-	0,04 ± 0,04	41 (7)	0,15 ± 0,07	0,33 ± 0,17	0,30 ± 0,15
<i>A. squamosa</i>	16,11 ± 4,39	10,22 ± 4,20	0,84 ± 0,37	24 (6)	0,21 ± 0,11	0,34 ± 0,19	0,28 ± 0,15
<i>M. paradisiaca</i>	35,32 ± 3,32	-	0,27 ± 0,20	7 (3)	0,11 ± 0,06	0,21 ± 0,13	0,17 ± 0,10
<i>S. cytherea</i>	12,68 ± 3,08	1,49 ± 1,49	-	-	-	-	-
<i>P. americana</i>	12,99 ± 4,10	17,86 ± 4,61	1,37 ± 1,03	-	-	-	-
<i>M. acuminata</i>	22,58 ± 3,25	-	0,05 ± 0,04	-	-	-	-
<i>A. muricata</i>	6,19 ± 2,68	48,48 ± 5,50	2,77 ± 1,62	-	-	-	-
<i>M. arboreus</i>	1,29 ± 0,59	0,06 ± 0,06	39,55 ± 2,40	-	-	-	-

*Les valeurs entre parenthèses représentent les fréquences de collecte du parasitoïde.

III.3.5. Effet du substrat végétal sur les paramètres biologiques de *Fopius arisanus*

L'influence du substrat végétal sur trois paramètres morphologiques du parasitoïde à savoir la taille du corps (longueur du vertex à la base de l'extrémité de l'abdomen, ovipositeur non compris), la longueur du tibia postérieur et celle de l'ovipositeur a été étudiée en situation de non-choix. Les résultats montrent que la taille du corps et la longueur du tibia postérieur des femelles (corps : $F = 46,3$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; tibia : $F = 31,8$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; figures 28 et 29) et des mâles (corps : $F = 49,5$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; tibia : $F = 40,7$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; figures 28 et 29) d'une part, et la longueur de l'ovipositeur femelle ($F = 18,2$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; figure 30) d'autre part, ont été très influencées par le substrat végétal.

Les femelles et les mâles de *F. arisanus* ayant émergé des fruits de *M. indica* ont eu une grande taille et un tibia postérieur plus long que chez les autres fruits (figures 28 et 29). Les femelles collectées des fruits de *A. squamosa* ont eu un ovipositeur plus long comparé à celles ayant émergé des fruits de *P. americana* et de *E. japonica* (figure 30).

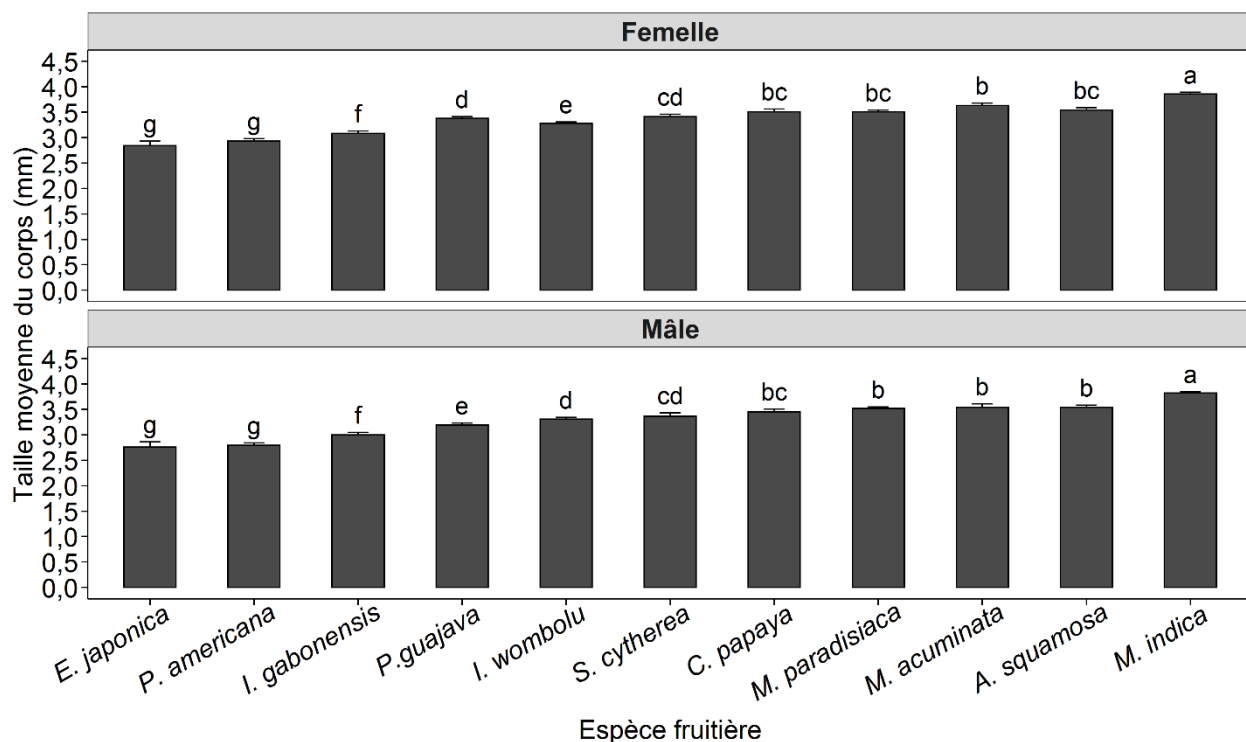


Figure 28. Effet du substrat végétal sur la taille du corps des adultes mâles et femelles de *Fopius arisanus*. Les lettres identiques sur chaque graphe traduisent une différence non significative.

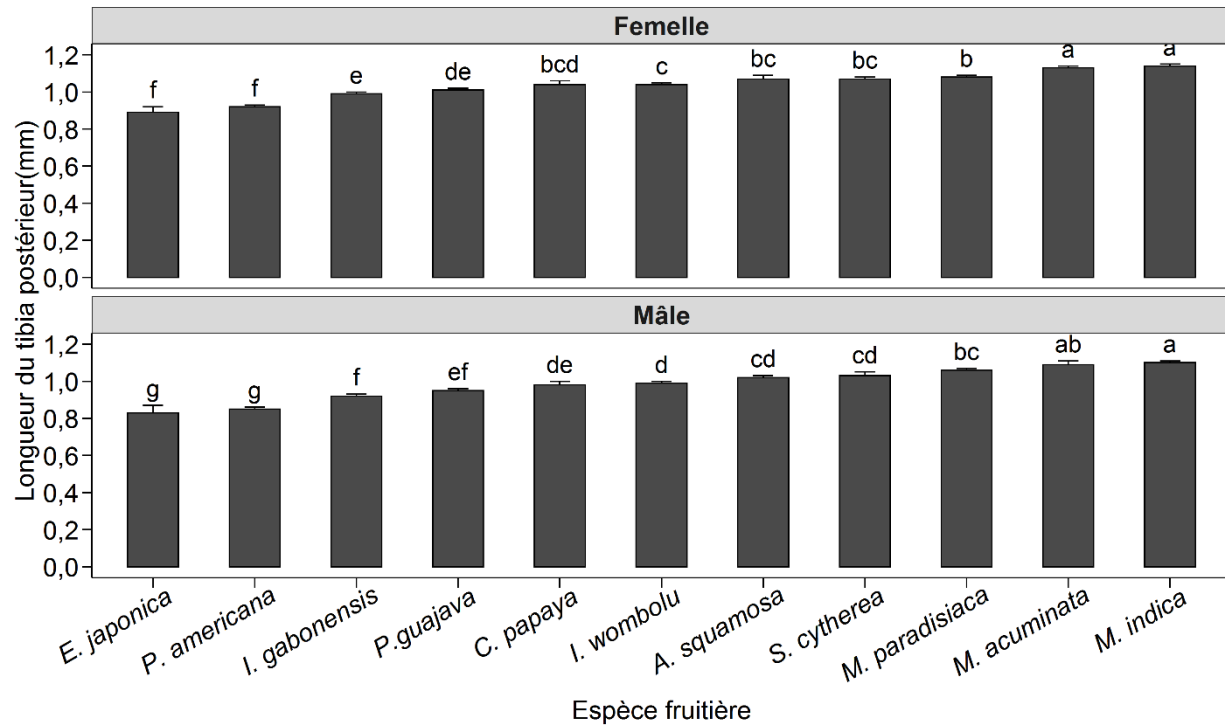


Figure 29. Influence du substrat végétal sur la longueur du tibia postérieur des adultes mâles et femelles de *Fopius arisanus*. Les lettres identiques sur chaque graphe traduisent une différence non significative.

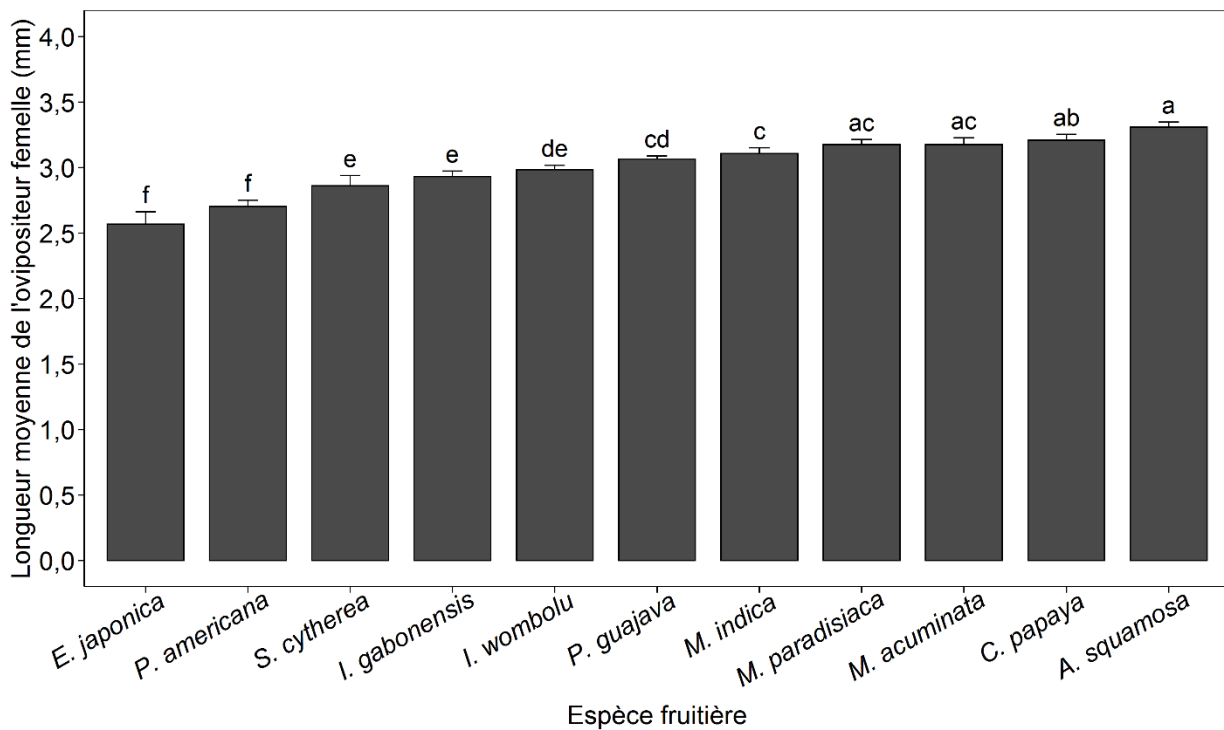


Figure 30. Influence du substrat végétal sur la longueur de l'ovipositeur des femelles de *Fopius arisanus*. Les lettres identiques sur le graphe traduisent une différence non significative.

Chez les femelles, la taille du corps a été positivement et significativement corrélée à la longueur du tibia postérieur ($r = 0,806$, $P < 0,001$) et à celle de l'ovipositeur ($r = 0,659$, $P < 0,001$). Il en a été de même entre la taille du corps et la longueur du tibia postérieur des mâles ($r = 0,788$, $P < 0,001$).

Fopius arisanus s'est développé dans tous les substrats végétaux testés ; cependant, la durée du développement des deux sexes a varié significativement entre les différentes espèces fruitières (femelles : $F = 19,0$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; mâles : $F = 27,0$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; tableau XIV). Les mâles et les femelles du parasitoïde ont eu une durée de développement plus courte dans les fruits de *C. papaya*, alors que dans ceux de *E. japonica*, le développement a été plus long (tableau XIV).

Tableau XIV. Durée moyenne du développement (jours) des adultes mâles et femelles de *Fopius arisanus* et de son hôte *Bactrocera dorsalis* élevés sur différents substrats végétaux

Espèce fruitière	<i>Fopius arisanus</i>		<i>Bactrocera dorsalis</i>	
	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle
<i>E. japonica</i>	27,37 ± 0,67a	26,42 ± 0,48a	26,22 ± 0,63a	25,92 ± 0,59a
<i>S. cytherea</i>	26,31 ± 0,83b	25,05 ± 0,57b	23,86 ± 0,53c	23,84 ± 0,50c
<i>P. guajava</i>	26,21 ± 0,37c	24,73 ± 0,35c	23,94 ± 0,31c	23,78 ± 0,33c
<i>I. wombolu</i>	25,45 ± 0,26d	23,78 ± 0,34e	25,17 ± 0,62b	25,48 ± 0,69b
<i>M. indica</i>	25,41 ± 0,50d	24,61 ± 0,54d	22,39 ± 0,44e	22,45 ± 0,45e
<i>I. gabonensis</i>	24,70 ± 0,36e	22,97 ± 0,35f	22,78 ± 0,37d	23,00 ± 0,35d
<i>M. acuminata</i>	23,95 ± 0,29f	22,04 ± 0,23h	20,53 ± 0,24g	20,54 ± 0,24g
<i>M. paradisiaca</i>	23,54 ± 0,30g	21,97 ± 0,25i	19,90 ± 0,32h	20,03 ± 0,32h
<i>P. americana</i>	23,30 ± 0,33h	22,41 ± 0,40g	21,81 ± 0,43f	22,07 ± 0,48f
<i>A. squamosa</i>	21,82 ± 0,39i	20,10 ± 0,37j	19,54 ± 0,30i	19,40 ± 0,30i
<i>C. papaya</i>	21,42 ± 0,36j	20,01 ± 0,21k	18,63 ± 0,21j	18,68 ± 0,20j

Les moyennes suivies par la même lettre dans la même colonne ne sont pas significativement différentes (0,05).

III.3.6. Effet du substrat végétal sur les paramètres biologiques de *Bactrocera dorsalis*

Les mêmes paramètres morphologiques décrits pour le parasitoïde *F. arisanus* ont été mesurés chez des spécimens de *B. dorsalis* issus des fruits non-exposés au parasitoïde en situation de non-choix. Les résultats indiquent que le substrat végétal a influencé significativement la taille du corps et la longueur du tibia postérieur des femelles (corps : $F = 435,7$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; tibia : $F = 131,85$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; figures 31 et 32) et des mâles (corps : $F = 131,9$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; tibia : $F = 131,85$, $ddl = 10$, $P < 0,001$; figures 31 et 32). Les fruits de *M. indica* et ceux

de *C. papaya* ont respectivement produit des femelles et des mâles de grande taille (figure 31). Par contre, les femelles et les mâles ayant émergé des fruits de *M. indica* et d'*A. squamosa* ont rendu une longueur du tibia postérieur supérieure à celle des spécimens issus des autres fruits (figure 32).

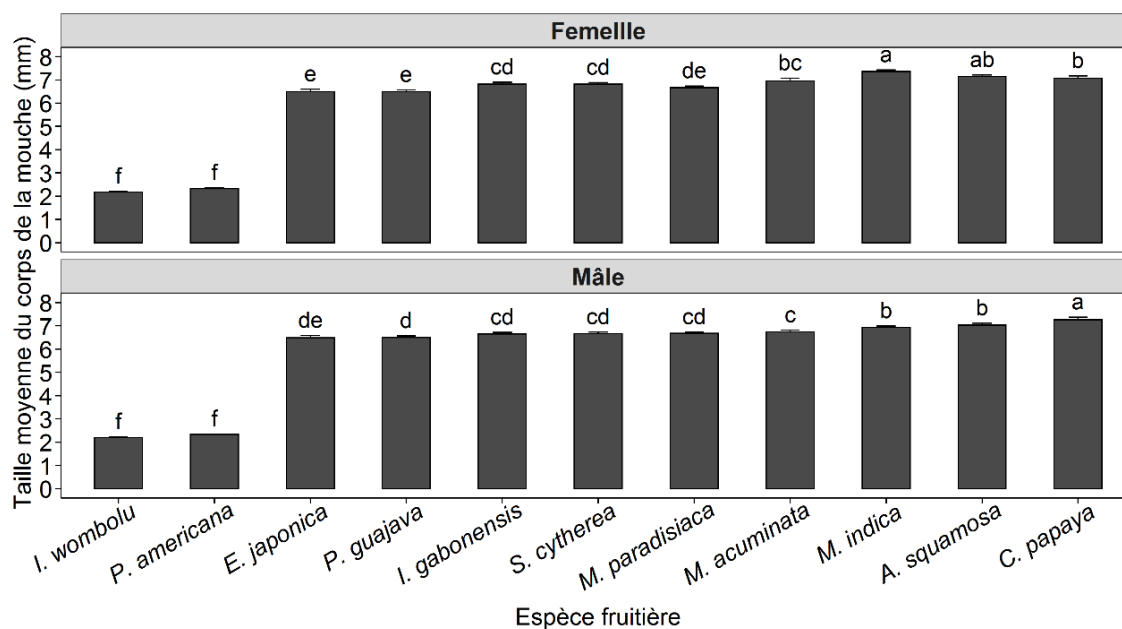


Figure 31. Effet du substrat végétal sur la taille du corps des adultes mâles et femelles de *Bactrocera dorsalis*. Les lettres identiques sur chaque graphe traduisent une différence non significative.

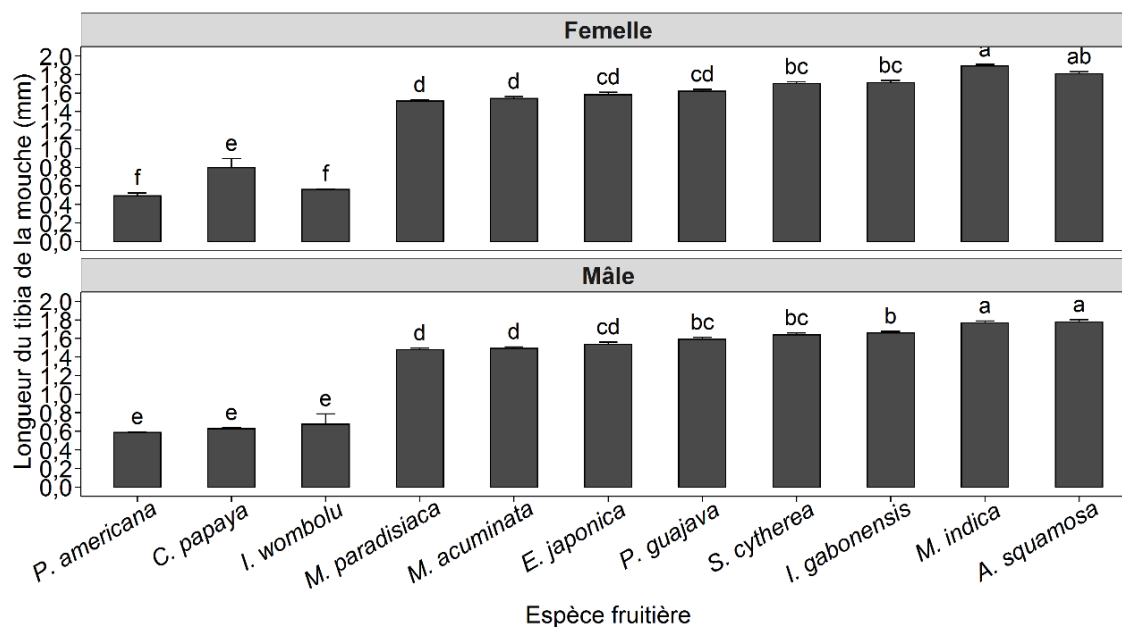


Figure 32. Effet du substrat végétal sur la longueur du tibia postérieur des adultes mâles et femelles de *Bactrocera dorsalis*. Les lettres identiques sur chaque graphe traduisent une différence non significative.

Comme pour *F. arisanus*, la taille du corps des femelles et des mâles de *B. dorsalis* a été positivement et significativement corrélée à la longueur du tibia postérieur (femelles : $r = 0,671$, $P < 0,001$; mâles : $r = 0,566$, $P < 0,001$). Ces mesures du corps ont permis de distinguer deux sous-groupes distincts d'individus de *B. dorsalis*. Les individus issus des fruits de *P. americana* et d'*I. wombolu* dont la taille varie entre 2,19 et 2,28 mm, constituent le sous-groupe des nains ; ceux issus des autres fruits avec une taille qui varie de 6,49 à 7,18 mm représentent le phénotype des géants.

La durée du développement de *B. dorsalis* a varié de $18,63 \pm 0,61$ jours à $26,22 \pm 0,63$ jours pour les femelles et de $18,68 \pm 0,20$ à $25,92 \pm 0,59$ jours pour les mâles (tableau XIV). La durée de la période pré-imaginale a significativement été dépendante des différentes espèces de fruits tant pour les individus femelles ($F = 39,7$, $ddl = 10$, $P < 0,001$) que pour les individus mâles ($F = 39,0$, $ddl = 10$, $P < 0,001$). Cette durée chez les mâles et les femelles issus des fruits d'*E. japonica* a été plus longue que ceux émergés des autres espèces de fruits (tableau XIV).

III.4. Modélisation de l'effet de la température sur les traits de vie de *Fopius arisanus*

III.4.1. Durée du développement

Le développement pré-imaginal de *F. arisanus* s'est réalisé de façon complète dans l'intervalle de températures de 15 à 30 °C mais pas à 35 °C. Les modèles logit et complémentaire log-log (CLL) ont donné les meilleures prédictions de la durée du développement des stades œuf-larve ($R^2 = 0,95$, $AIC = 418,51$; annexe 1) et pupe ($R^2 = 0,99$, $AIC = 422,92$; annexe 1). Ainsi, la durée du développement estimée du stade œuf-larve décroît de 28,64 à 8,74 jours avec l'augmentation de la température de 15 à 30 °C (tableau XV). Dans la même gamme de températures, la durée du développement du stade pupe décroît de 33,55 à 10,80 jours. Quant au développement pré-imaginal de l'œuf à l'imago, décrite par le modèle probit, elle est plus longue à 15 °C (64,82 jours) et plus courte à 30 °C (18,97 jours) comme le montre le tableau XV.

Tableau XV. Durée du développement de *Fopius arisanus* élevé sur *Bactrocera dorsalis* à températures constantes, estimée à partir des modèles non-linéaires logit, probit et complémentaire log-log

Température (°C)	Durée du développement (jours)		
	Œuf-larve	Pupe	Œuf-adulte
15	28,64 ± 0,26a	33,55 ± 0,40a	64,82 ± 0,38a
20	14,21 ± 0,12b	18,87 ± 0,24b	34,24 ± 0,20b
25	9,43 ± 0,09c	11,25 ± 0,15c	21,58 ± 0,13c
30	8,74 ± 0,070c	10,80 ± 0,15c	18,97 ± 0,12c
35 ¹	-	-	-

¹Aucun développement observé. Les moyennes suivies par la même lettre dans la même colonne ne sont pas significativement différentes (0,05).

III.4.2. Taux de développement des stades immatures de *Fopius arisanus*

La température en-dessous de laquelle le développement s'annule a été déterminée pour chaque stade à l'aide de l'équation de régression (figure 33). Les seuils de températures de 7,62, 7,73 et 8,50 °C, le nombre de degrés-jours de 181,82, 222,22 et de 384,62 ont été obtenus respectivement pour le stade œuf-larve, le stade pupes et pour le développement pré-imaginal de l'œuf à l'imago (annexe 2). Le modèle biophysique de Logan *et al.* (1976) a permis de décrire l'effet des températures extrêmes sur le développement (annexe 2). Selon ce modèle, les plafonds étaient de 33,75 °C pour le stade œuf-larve et de 32,16 °C pour le stade pupes (figure 33, annexe 2), enfin pour le développement pré-imaginal de l'œuf à l'imago de 33,70 °C.

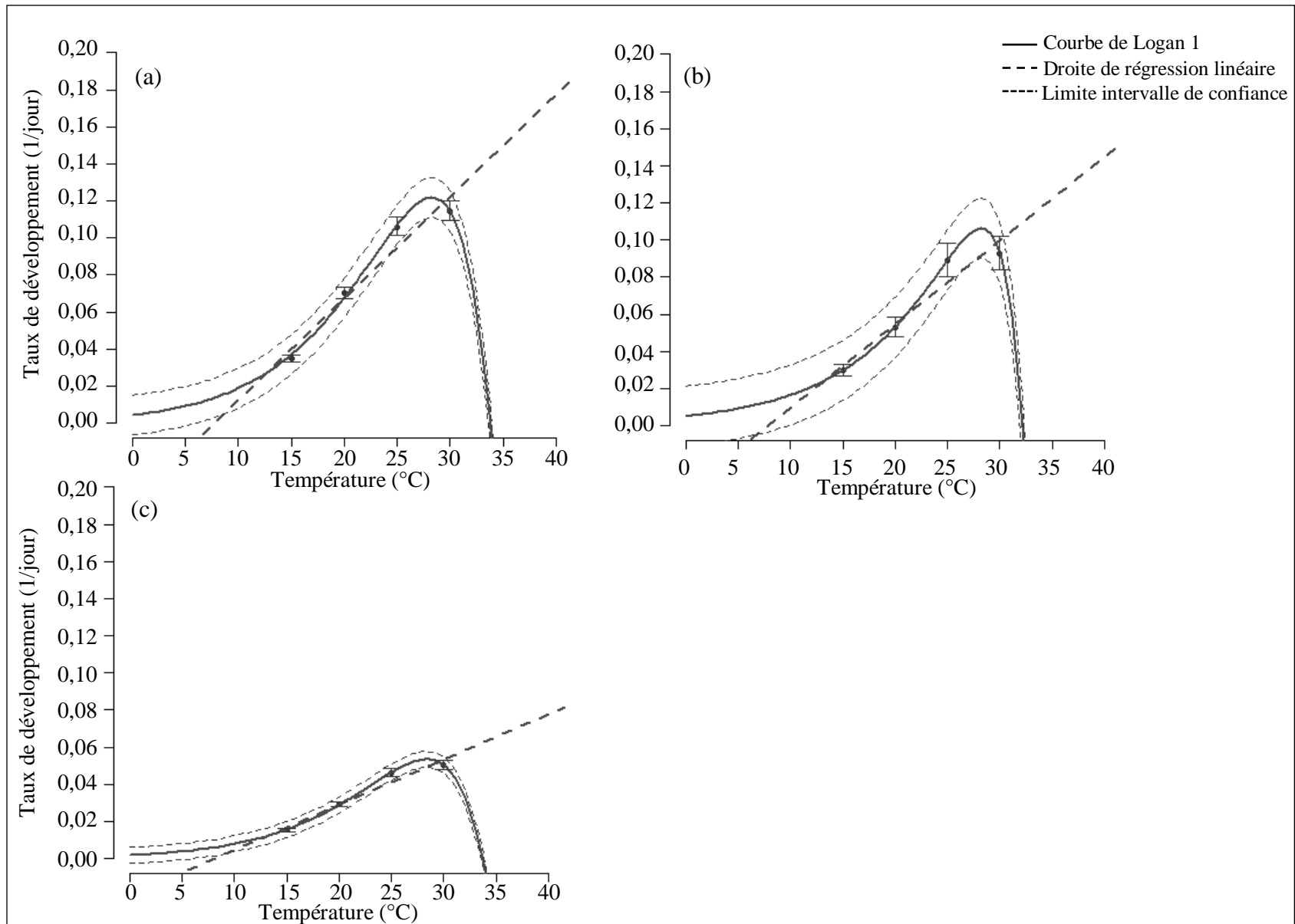


Figure 33. Effet de la température sur le taux de développement des stades immatures de *Fopius arisanus* élevé sur *Bactrocera dorsalis* : stade œuf-larve (a), stade pupa (b), développement œuf-adulte (c).

III.4.3. Mortalité des stades immatures

La température affecte significativement la survie de *F. arisanus* au cours du développement de ses stades immatures ; l'ajustement de nos données au modèle polynomial de second degré illustre mieux cet effet (figure 34 et annexe 3). Le taux de mortalité estimé par ce modèle varie de 34,44 à 100 % au stade œuf-larve et de 2 à 100 % au stade puppe (figure 34). Au stade œuf-larve, la mortalité est faible à la température 20 °C (34,44 %) tandis qu'à la température 35 °C, aucun individu ne survit. Une réponse thermique similaire a été observée au stade puppe, bien que l'effet de la température ait été moins prononcé dans la plage 20-25 °C.

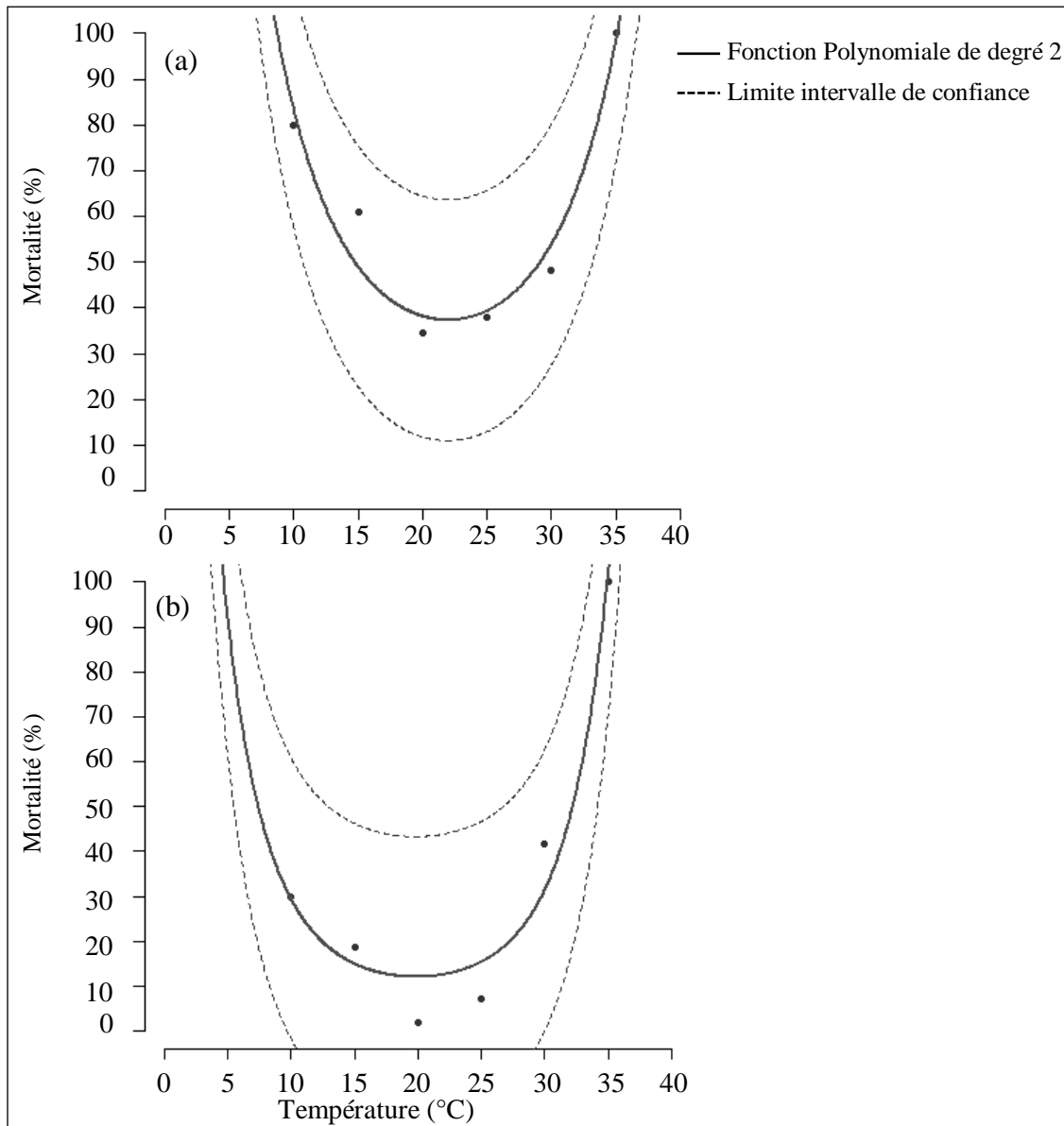


Figure 34. Effet de la température sur la survie des stades immatures de *Fopius arisanus* élevé sur *Bactrocera dorsalis* : stade œuf-larve (a) ; stade puppe (b).

III.4.4. Longévité et sénescence des adultes

L'influence de la température sur la durée de vie des mâles et des femelles du parasitoïde a été mieux décrite par le modèle complémentaire log-log ($R^2 = 0,96$, $AIC = 675,92 - 867,62$). Ce modèle prédit des durées de vie maximales de 20,03, 20,64, 18,22 et 1,62 jours pour les femelles et de 28,39, 17,07, 21,65 et 1,37 pour les mâles respectivement à 15, 20, 25 et 30 °C.

Le logiciel ILCYM utilise la sénescence en lieu et place de la mortalité des adultes et le modèle exponentiel simple s'est le mieux ajusté à nos données pour illustrer l'effet de la température sur ce paramètre (annexe 4). Comme la longévité, elle a été très rapide à 30 °C (figure 35).

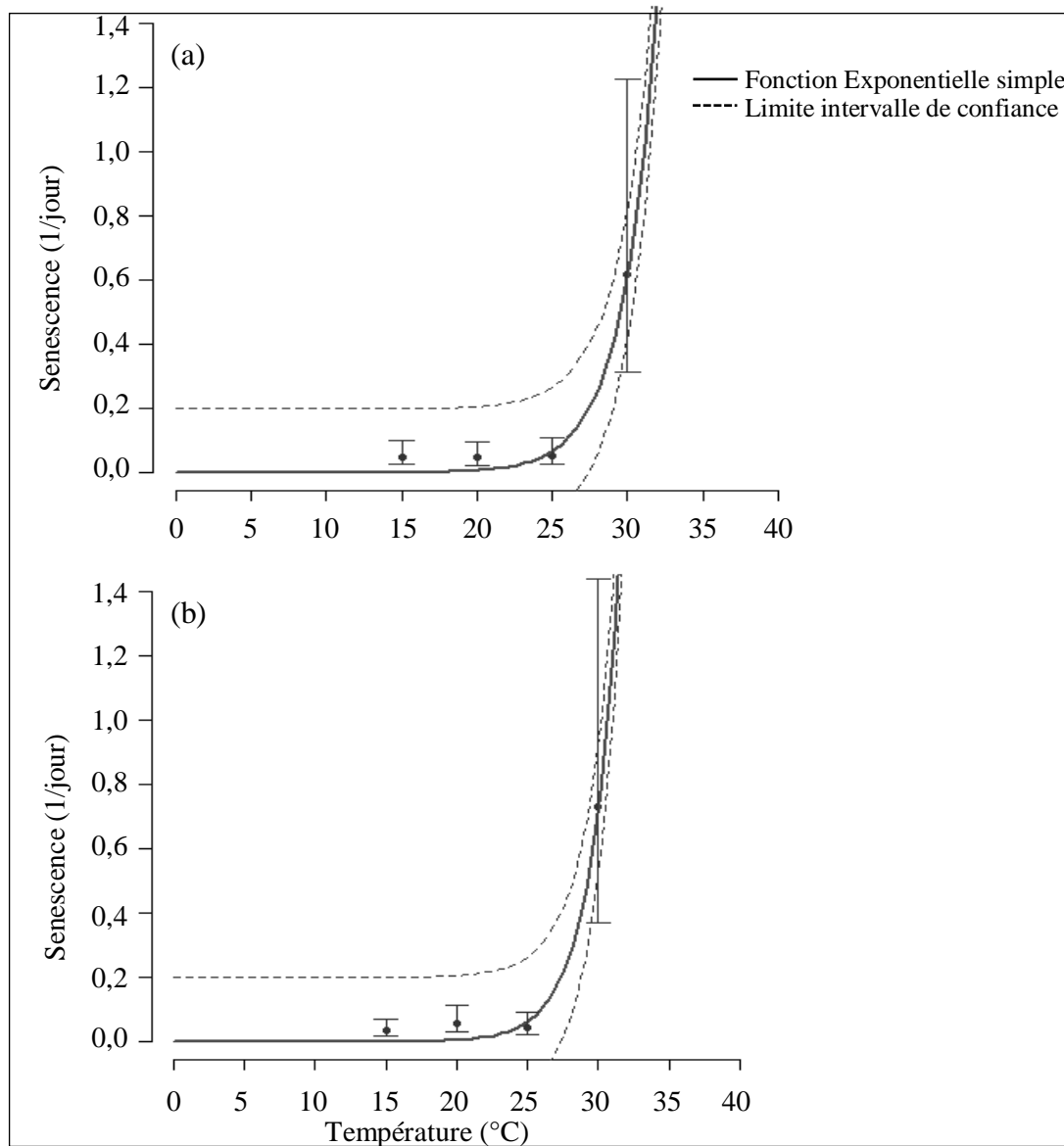


Figure 35. Effet de la température sur la sénescence des adultes de *Fopius arisanus* : femelles (a) et mâles (b).

III.4.5. Fécondité des femelles de *Fopius arisanus*

La fonction polynomiale de second degré a permis de décrire la réponse de l'oviposition du parasitoïde à la température (annexe IV). La courbe de l'évolution de la fécondité révèle que le nombre moyen d'œufs pondus par femelle augmente avec la température de 15 à 22 °C (figure 36). L'intervalle de températures 20 à 25 °C a été prédit comme favorable à la reproduction de *F. arisanus* par ce modèle, avec une fécondité maximale de 205 œufs/femelle à 22 °C (figure 36).

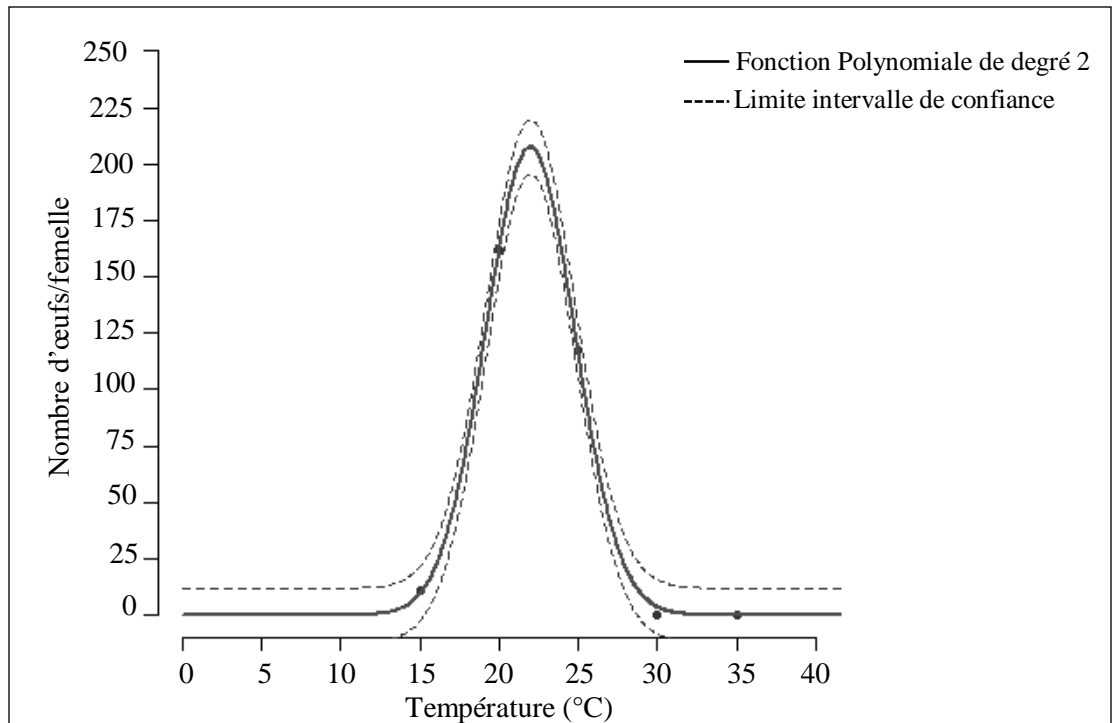


Figure 36. Effet de la température sur la reproduction des femelles de *Fopius arisanus*.

III.4.6. Simulation des paramètres de la table de vie

La simulation stochastique à températures constantes montre une fécondité brute élevée à 22 °C (72,31 œufs/femelles) et faible à 28 °C (7,62 œufs/femelle), cf. tableau XVI. Aucune ponte n'a été enregistrée dans les plages de températures 15 à 19 °C et 31 à 35 °C. Comme pour la fécondité, la reproduction nette la plus élevée a été obtenue à 22 °C (9,96 œufs/femelle/génération) et la plus faible à 28 °C, soit environ 1 œuf/femelle/génération. Bien plus, le taux intrinsèque d'accroissement naturel (r_m) est élevé (0,051) à 24 °C et négatif (-0,021) à 28 °C, tandis que le facteur d'accroissement λ a varié de 0,979 (28 °C) à 1,052 (24 °C). Cependant, le temps moyen d'une génération (T) décroît avec l'accroissement de la température, soit 246,95 jours (20 °C) à 22,45 jours (28 °C) alors que la population du parasitoïde double une fois en 177,15 jours à 20 °C et en 13,79 jours à 24 °C.

Tableau XVI. Paramètres démographiques de *Fopius arisanus* issus de la simulation stochastique à températures constantes

Température (°C)	Paramètres démographiques					
	FB	Ro	r _m	λ	T (jours)	Td (jours)
20	26,85 ± 3,24cd	2,76 ± 0,31e	0,004 ± 0,000f	1,004 ± 0,000f	246,95 ± 6,30a	177,15 ± 16,35a
21	55,68 ± 5,71ab	7,72 ± 0,92bc	0,015 ± 0,001ef	1,015 ± 0,001ef	137,63 ± 2,42b	48,30 ± 3,59b
22	72,31 ± 11,51a	9,96 ± 0,77a	0,029 ± 0,001cd	1,030 ± 0,001cd	78,31 ± 1,47c	23,82 ± 0,81cd
23	60,05 ± 16,96a	6,70 ± 1,12cd	0,035 ± 0,003bd	1,035 ± 0,003bd	52,96 ± 1,23d	20,38 ± 1,58cd
24	61,75 ± 5,60a	8,70 ± 0,57ab	0,051 ± 0,002a	1,052 ± 0,002a	42,73 ± 1,24e	13,79 ± 0,57d
25	54,86 ± 6,39ab	5,03 ± 0,54d	0,044 ± 0,003ab	1,045 ± 0,004ab	36,17 ± 0,66f	16,02 ± 1,14cd
26	32,79 ± 6,49bc	3,06 ± 0,49e	0,037 ± 0,006bc	1,038 ± 0,006bc	28,82 ± 0,48g	21,69 ± 4,80cd
27	23,38 ± 4,07cd	1,87 ± 0,17ef	0,024 ± 0,003de	1,024 ± 0,004de	25,73 ± 0,79gh	31,52 ± 5,11c
28	7,62 ± 1,67d	0,68 ± 0,12f	-0,021 ± 0,010g	0,979 ± 0,009g	22,45 ± 0,67h	-
F	6,61	23,86	25,99	26,72	1090,60	86,08
ddl	8	8	8	8	8	7
P	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001

FB : fécondité brute ; Ro : taux de reproduction nette ; r_m : taux intrinsèque d'accroissement naturel ; λ : facteur d'accroissement de la population ; T : durée moyenne d'une génération ; Td : temps de doublement d'une génération.

III.4.7. Validation du modèle mathématique

Les données de laboratoire qui ont servi à la validation du modèle mathématique ont été collectées dans la serre sous ombrière où la température a varié entre 15,51 et 36,62 °C, avec une moyenne de 24,33 °C. Les valeurs des paramètres démographiques estimées à partir du modèle développé au laboratoire sont assez cohérentes avec celles obtenues en milieu semi-naturel (tableau XVII). Cependant quelques différences subsistent, notamment pour le temps moyen d'une génération et pour la reproduction nette (tableau XVII).

Tableau XVII. Paramètres démographiques simulés et observés de *Fopius arisanus* issus de la validation du modèle mathématique

Paramètres démographiques	Valeurs simulées	Valeurs observées	P
r_m	0,047 ± 0,022	0,056	0,088
R_0	4,36 ± 2,87	19,00	0,001
T	29,28 ± 1,7	52,82	0,001
λ	1,049 ± 0,02	1,06	0,090
Td	15,88 ± 8,27	12,44	0,065
Développement œuf-larve*	11,10 ± 0,15	9,86	0,05
Développement puppe*	13,23 ± 0,24	14,67	0,05
Développement stade immature*	24,33	24,53	

*Développement en jour

III.5. Potentiel d'établissement et efficacité de *Fopius arisanus* sous un scénario de changement climatique

III.5.1. Zones potentielles d'introduction de *Fopius arisanus* en Afrique

L'indice d'établissement (IE) de *F. arisanus* égal à 1 reflète bien la distribution actuelle du parasitoïde sous le scénario du climat de l'année 2000 dans la zone Indo-pacifique, qui est sa zone d'origine (Figure 37 ; cercles en bleu). Au regard de cet indice, les zones tropicales et subtropicales d'Afrique ont présenté des conditions climatiques favorables à l'introduction et à l'établissement de ce parasitoïde.

Dans la plupart des zones de production des fruits tropicaux d'Afrique, l'IE de *F. arisanus* est supérieur à 0,6. Ainsi, l'Afrique centrale, les côtes Est et Ouest et Madagascar offrirait les meilleures conditions d'introduction de ce parasitoïde (Figure 38a).

En raison de l'augmentation de la température prévue d'ici 2050, une expansion des limites de distribution de *F. arisanus* pourrait être observée vers les zones de production fruitière en

Afrique australe (figure 38b). La variation de l'IE qui est la différence entre IE-2000 et IE-2050, illustre bien l'impact de l'augmentation de la température sur la distribution de *F. arisanus*. Elle indique que l'IE de *F. arisanus* pourrait s'accroître dans la plupart des zones de hautes altitudes d'une valeur de 0,05 à 0,35 à l'horizon 2050 (figure 38c). Par contre, dans la zone équatoriale et le long des côtes ouest et Est du continent, cette augmentation de la température réduirait les chances de survie et d'établissement du parasitoïde (figure 38c).

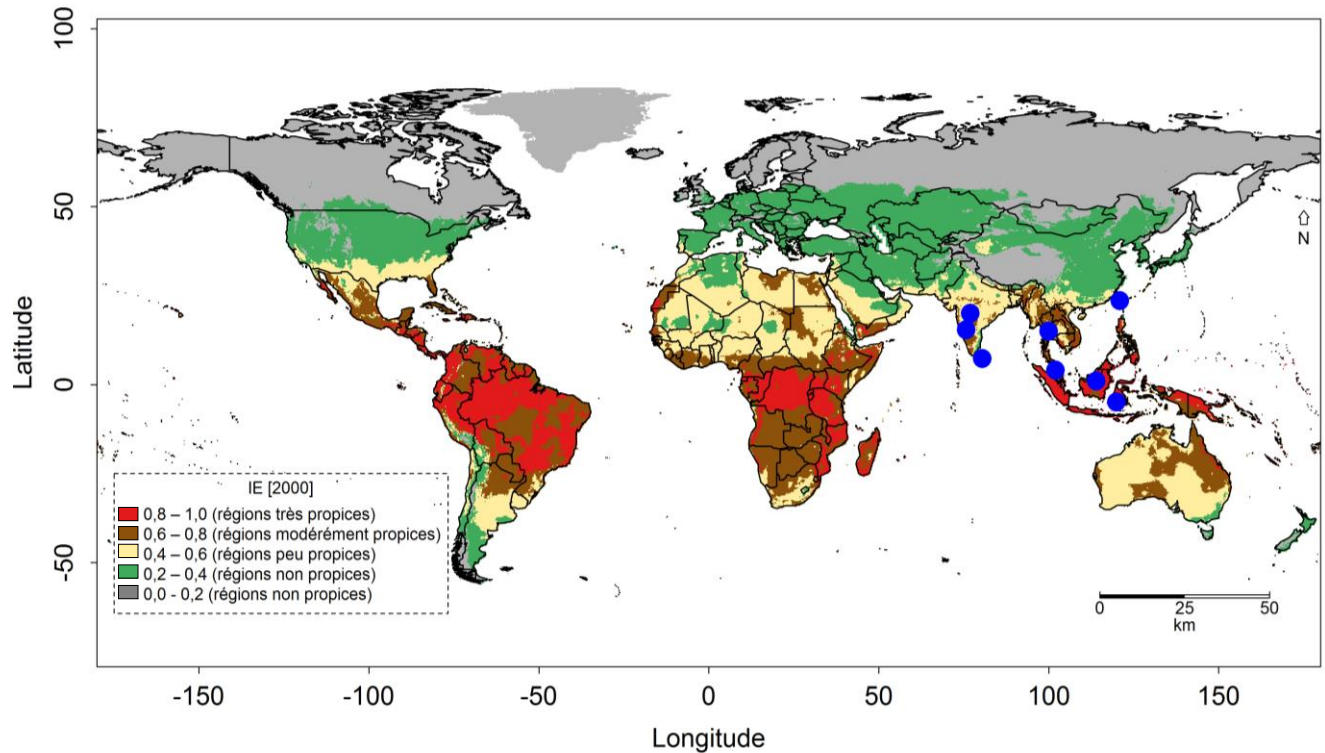


Figure 37. Distribution mondiale de *Fopius arisanus*, supposée en 2000, selon le modèle biologique développé. Les cercles en bleu indiquent les zones de distribution originale de *Fopius arisanus*.

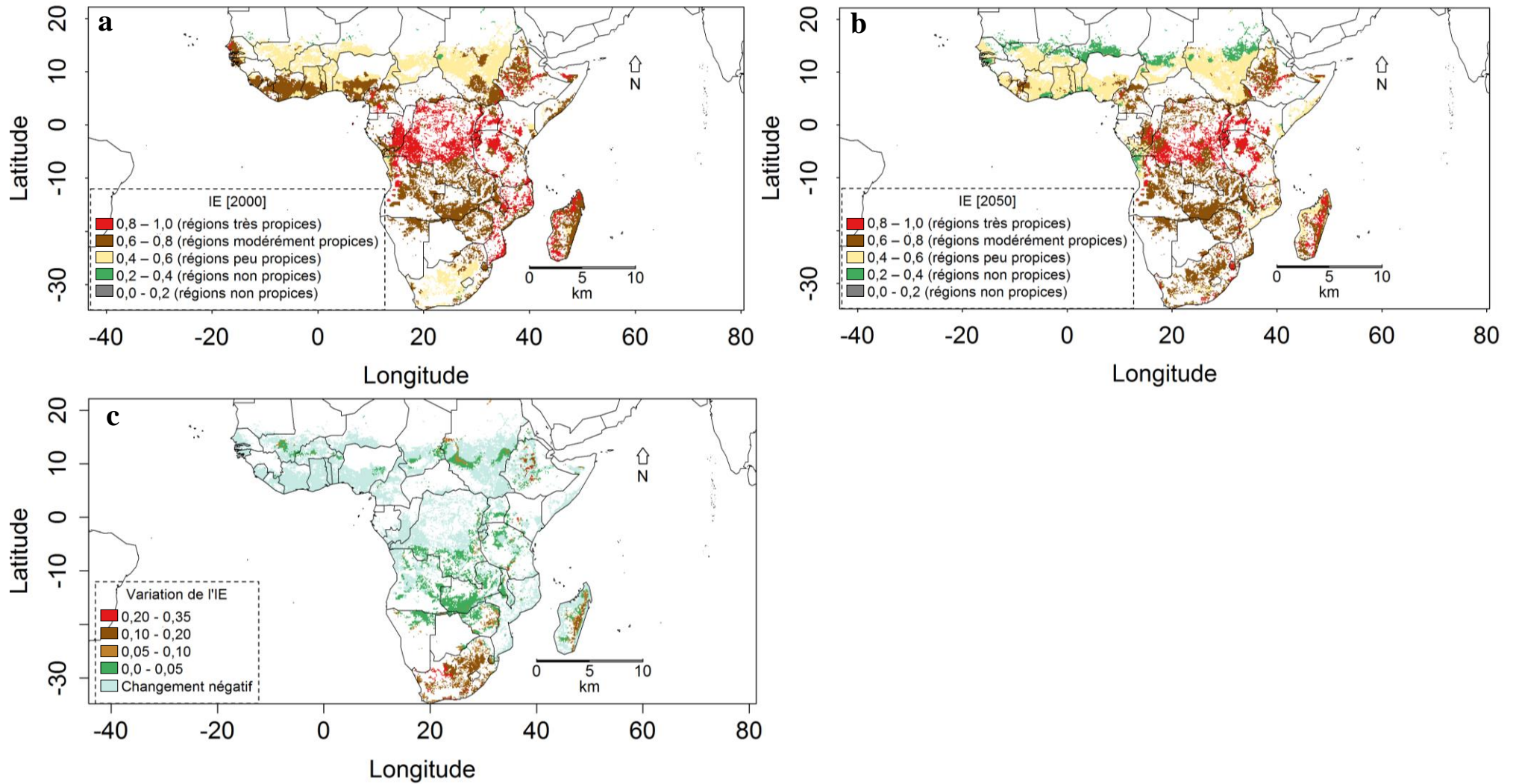


Figure 38. Distribution de *Fopius arisanus* à travers les zones de production des fruits tropicaux d’Afrique, selon le modèle biologique développé : supposée en 2000 (a), prévue en 2050 (b) et variation de l’indice d’établissement entre 2000 et 2050 (c).

III.5.2. Nombre de générations réalisables par *Fopius arisanus* en Afrique

Le nombre moyen de générations qui peuvent théoriquement se réaliser dans les différents scénarios simulés dans cette étude est visualisé dans la figure 39. Chaque augmentation de l'indice de génération (IG) d'une valeur de 1 indique l'achèvement d'une génération supplémentaire par an et augmente ainsi l'abondance et le potentiel d'établissement de *F. arisanus*.

Selon les prédictions du modèle, en l'an de référence 2000, *F. arisanus* aurait pu produire jusqu'à 13 générations dans la plupart des régions de production des fruits tropicaux (figure 39a). Toutefois, dans certaines régions au moins 7 générations par an auraient pu être observées, en l'occurrence les régions ou parties de régions situées au-delà du 10° de latitude nord et dans la partie australe de l'Afrique (figure 39a).

Dans le contexte d'une augmentation de la température à l'horizon 2050, le nombre de générations ne changera presque pas (figure 39b) mais la variation de l'IG indique que dans la majeure partie des régions tropicales où *B. dorsalis* est présent, une augmentation de 1 à 5 générations par an est attendue (figure 39c). Dans certaines régions, 9 générations par an pourraient être enregistrées ; c'est le cas des zones de hautes altitudes de l'Afrique centrale, de l'Afrique de l'Est et de l'Afrique australe (Figure 39c). Par contre, une diminution significative du nombre de générations serait observée sur la côte Ouest africaine.

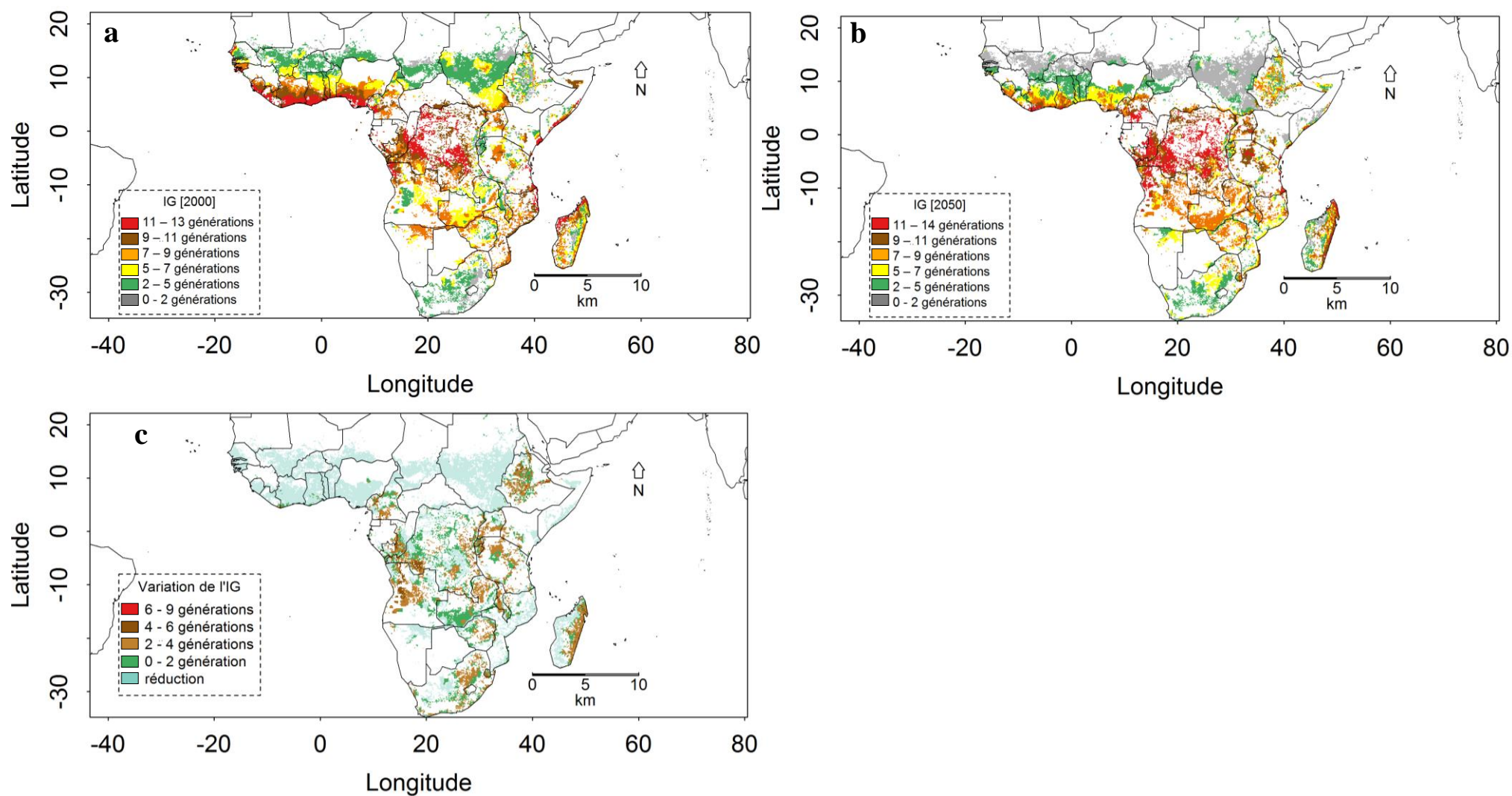


Figure 39. Nombre de générations de *Fopius arisanus* à travers les zones de production des fruits tropicaux d'Afrique, selon le modèle biologique développé : supposé réalisé en 2000 (a), prévu en 2050 (b) et variation de l'indice de génération entre 2000 et 2050 (c).

III.5.3. Croissance potentielle de *Fopius arisanus* en Afrique

L'indice d'activité (IA) prend en compte les traits de vie de l'insecte ; une valeur de 3 indique que la taille d'une population se multiplie par 1000 par an, tous les autres facteurs limitants étant négligés. Dans le cadre de notre étude, les conditions climatiques de l'an de référence 2000 auraient été propices à la croissance, à la survie et à la reproduction de *F. arisanus* ($IA > 11$) en Afrique centrale, en Afrique de l'Ouest et en Afrique de l'Est (Figure 40a). L'IG étant fortement corrélé à l'IA, une diminution de l'IA ($IA < 7$) aurait été notée dans les régions ou parties de régions situées au-delà du 10° de latitude nord et dans la partie Sud de l'Afrique.

Dans les conditions d'une augmentation future de la température à l'horizon 2050, l'abondance et l'activité de parasitisme de *B. dorsalis* par *F. arisanus* augmenteraient significativement en Afrique centrale (figure 40b). Une augmentation maximale d'un facteur de plus de 2 est ainsi prévue dans la plupart des zones de production des fruits situées en haute altitude (figure 40c).

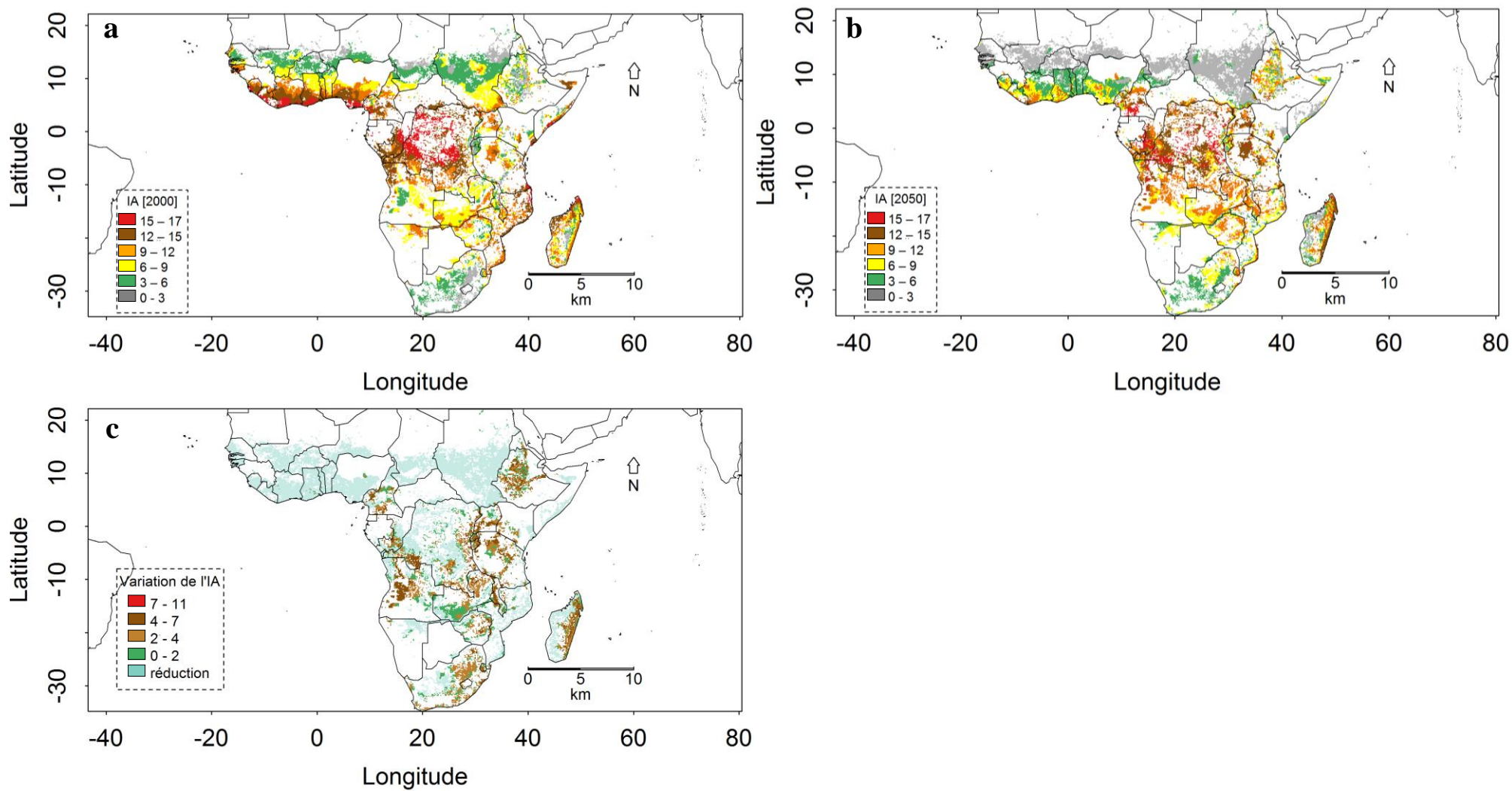


Figure 40. Croissance de la population de *Fopius arisanus* à travers les zones de production des fruits tropicaux d’Afrique, selon le modèle biologique développé : supposée en 2000 (a), prévue en 2050 (b) et variation de l’indice d’activité entre 2000 et 2050 (c).

III.5.4. Zones potentielles d'introduction de *Fopius arisanus* au Cameroun

Le Cameroun est l'un des pays où *F. arisanus* est en cours d'évaluation. Au regard de l'indice d'établissement simulé, en année de référence, les hautes terres de l'Ouest, les zones de forêts humides et les hautes savanes guinéennes auraient offert en 2000 les meilleures conditions pour la survie et l'établissement de ce parasitoïde (figure 41a). Dans la plupart de ces zones, le nombre de générations aurait varié de 5 à 12 (figure 42a) et l'indice d'accroissement de 6 à 17 (figure 43a).

Sous l'effet des changements climatiques et un scénario plus chaud en 2050, les zones de hautes altitudes et la zone forestière offriraient les meilleures conditions de température pour la survie de ce parasitoïde (Figure 41b). L'indice d'établissement pourrait s'accroître dans ces zones d'une valeur de 0,05 à 0,10, augmentant ainsi les potentialités d'établissement de *F. arisanus* (Figure 40c). Dans la zone forestière et dans celle des hautes montagnes, une augmentation du nombre de générations est attendue (figure 42a) ; dans certaines zones 6 générations pourraient être produites (figure 42c). De même, il est prévu une augmentation significative du parasitisme des œufs de *B. dorsalis* par *F. arisanus* dans ces zones (figure 43b) ; un facteur de plus de 2 est prédit (figure 43c).

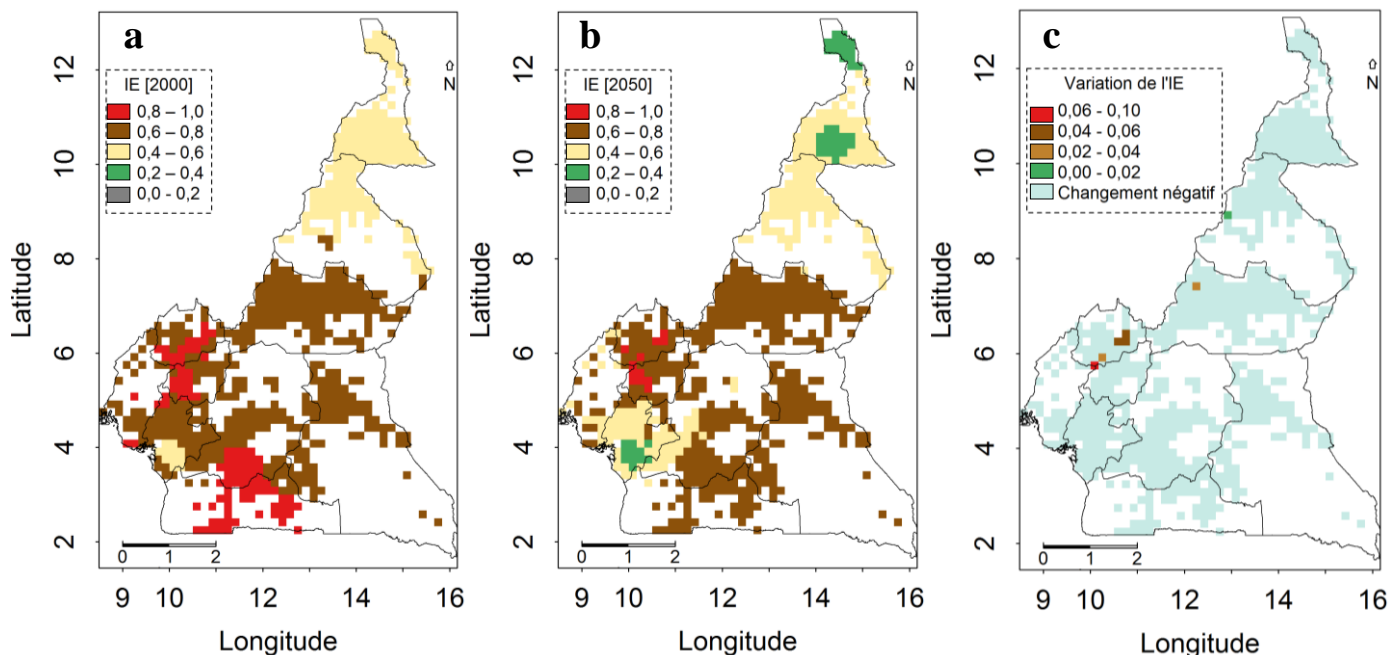


Figure 41. Distribution de *Fopius arisanus* au Cameroun, selon le modèle biologique développé : supposée en 2000 (a), prévue en 2050 (b) et variation de l'indice d'établissement entre 2000 et 2050 (c).

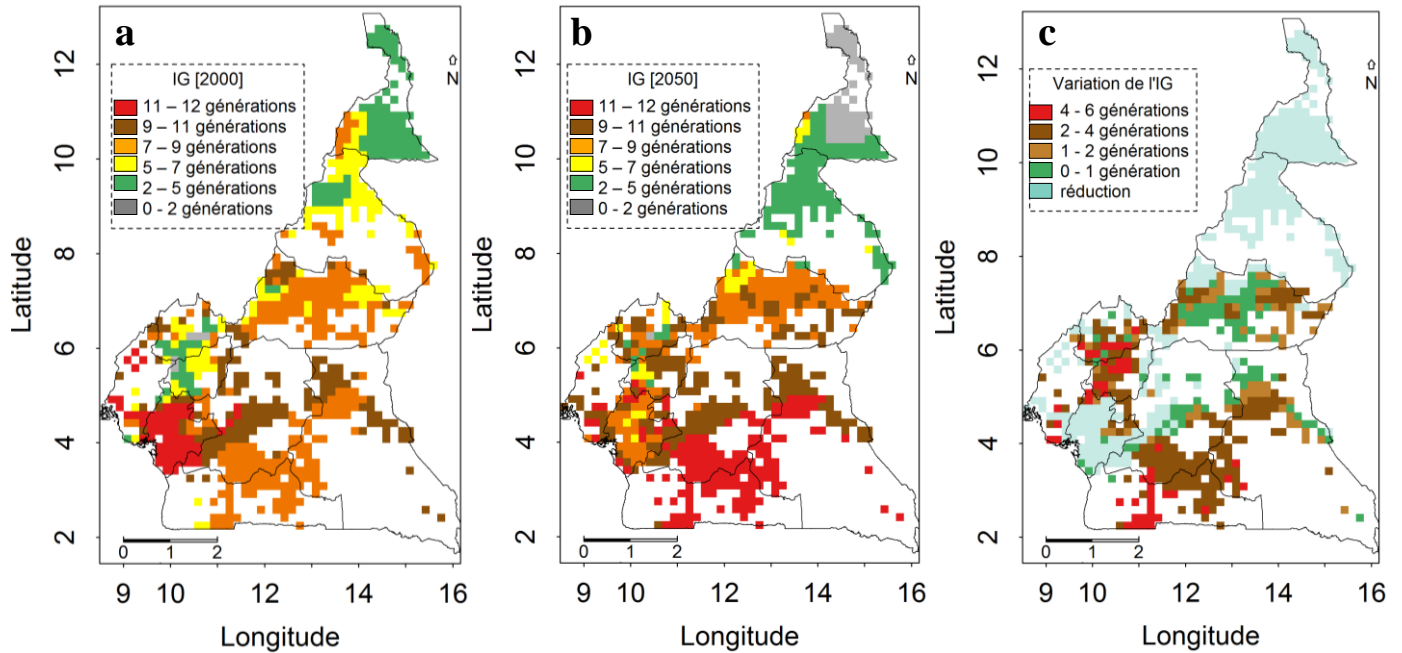


Figure 42. Nombre de générations de *Fopius arisanus* au Cameroun, selon le modèle biologique développé : supposé en 2000 (a), prévu en 2050 (b) et variation de l'indice de génération entre 2000 et 2050 (c).

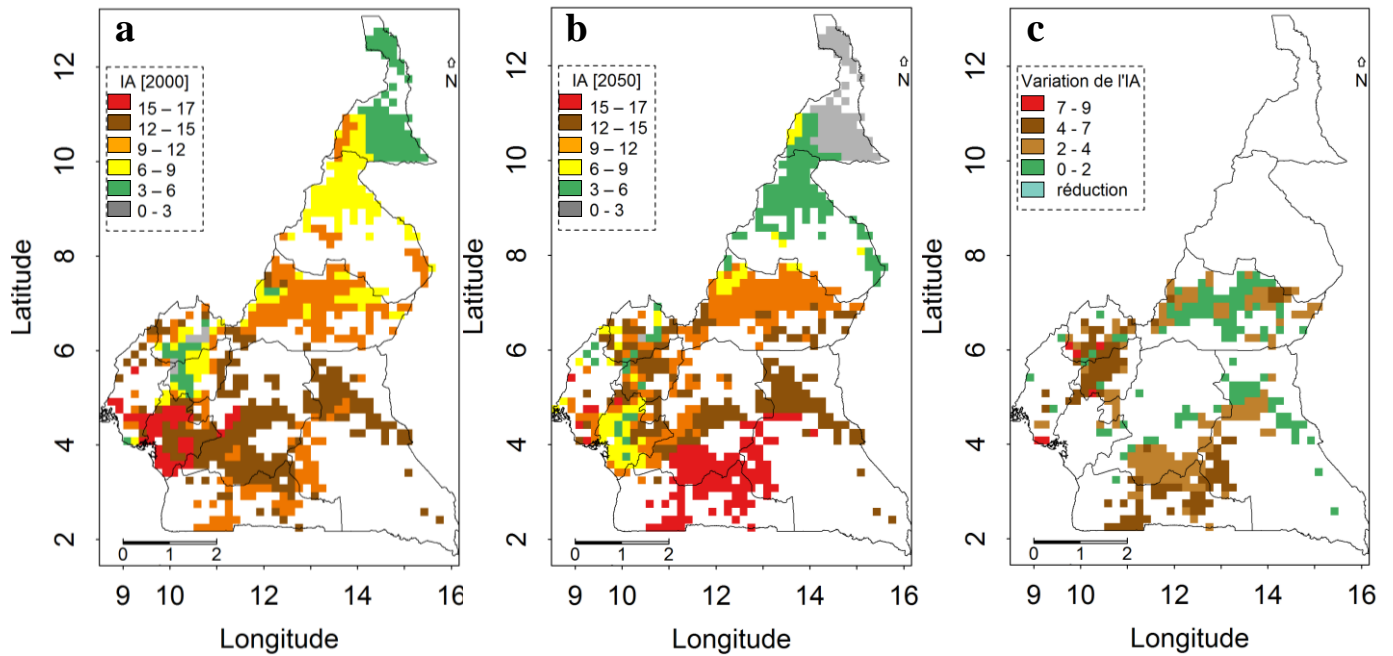


Figure 43. Croissance de la population de *Fopius arisanus* au Cameroun, selon le modèle biologique développé : supposée en 2000 (a), prévue en 2050 (b) et variation de l'indice d'activité entre 2000 et 2050 (c).

CHAPITRE IV. DISCUSSION GENERALE

IV.1. Abondance et fluctuations saisonnières des populations de *Bactrocera dorsalis*

IV.1.1. Abondance de *Bactrocera dorsalis* dans les pièges

Au cours de notre étude, l'abondance annuelle des mâles et femelles de *B. dorsalis* dans les pièges a varié considérablement dans les vergers, ce qui pourrait être lié aux fluctuations du climat et à la variation du modèle phénologique des plantes qui affectent différemment les populations du ravageur. Les données collectées dans le verger de Foubot montrent que les sous-populations des mâles et des femelles de *B. dorsalis* ont régressé de 2014 à 2016. Cette situation serait due à l'implémentation des méthodes de lutte telles que la technique d'annihilation des mâles (Hanna *et al.*, 2008b) et la pulvérisation de l'insecticide biologique « Succès appât » (Vayssières *et al.*, 2009b). Ce résultat corrobore les observations de Gnanvossou *et al.* (2017) au Bénin. Cette régression du nombre d'individus capturés peut aussi être liée à une faible production du verger (Vayssières *et al.*, 2009a) d'une part et d'autre part à l'utilisation des pesticides chimiques autour du verger. En effet, plusieurs manguiers mis en valeur dans ce verger étaient en repos végétatif du fait de leur vieillissement suite à l'absence des travaux de régénération. Il en a résulté une diminution significative de la production fruitière et par conséquent une réduction de la disponibilité des ressources pour les larves. Bien plus, le verger de Foubot est entouré d'une zone de forte production maraîchère (parfois mise en valeur sous le verger) où des quantités importantes d'insecticides sont appliquées. Tous ces facteurs combinés peuvent avoir eu un impact significatif sur les populations de *B. dorsalis* au cours de la période d'étude. Par contre dans le verger mixte de Nkolbisson, aucune variation significative de la taille des sous-populations des deux sexes n'a été observée, probablement à cause de la disponibilité quasi-permanente des fruits d'au moins une espèce de plante hôte tout au long de l'année.

IV.1.2. Fluctuations saisonnières des populations de *Bactrocera dorsalis*

Au cours de cette étude, nous avons enregistré un pic de capture des mâles de *B. dorsalis* aux mois de mai et de juin dans les deux vergers. Après ce pic, le nombre d'individus a diminué rapidement. Une pullulation similaire de *B. dorsalis* a déjà été rapportée dans plusieurs zones tropicales, notamment en Tanzanie (Mwatawala *et al.*, 2006a) et au Bénin (Vayssières *et al.*, 2015). D'après Bateman (1972), les fluctuations saisonnières de la plupart des mouches de fruits sont caractérisées par des niveaux élevés et faibles de populations respectivement en périodes humide et sèche. Dans les conditions de cette étude, la période de forte pullulation correspond à la saison pluvieuse (mai et juin) dans les deux zones. Ce résultat corrobore celui de Vayssières *et al.* (2009b) qui ont montré que *B. dorsalis* est une espèce plus fréquente en saison de pluies, période pendant

laquelle les conditions environnementales sont propices pour le développement et le maintien de ses populations (VanDerWal *et al.*, 2009; Desneux *et al.*, 2010). En plus d'être liées aux saisons pluvieuses, les périodes de pic des populations coïncident avec la pleine saison de maturation des mangues et des goyaves dans les sites de piégeage. D'après certains travaux, la disponibilité des fruits des plantes hôtes préférentielles, telles que les mangues et les goyaves, dans les vergers et les fruits des plantes hôtes alternatives autour des vergers joue un rôle important dans les pullulations des téphritidés (Raghu *et al.*, 2004; Mwatawala *et al.*, 2009; Goergen *et al.*, 2011; Vayssières *et al.*, 2015). En effet, la disponibilité des plantes hôtes appropriées en fructification augmente celle des ressources alimentaires nécessaires au développement larvaire. Par ailleurs, les fruits des hôtes alternatifs constituent des réservoirs de *B. dorsalis* entre les périodes de floraison ou en période d'absence des fruits des hôtes majeurs. La quasi-absence d'ennemis naturels et la forte polyphagie de cette espèce à fort potentiel invasif (Vayssières *et al.*, 2009a), peuvent avoir contribué aux pullulations de *B. dorsalis*.

IV.1.3. Influence des facteurs abiotiques

La température a influencé le nombre de mâles et de femelles de *B. dorsalis* capturé, particulièrement dans le verger de Foumbot. Ce facteur joue un rôle déterminant dans l'abondance des téphritidés à travers son effet sur le taux de développement, la mortalité, la reproduction et l'intensité d'activité (Bateman, 1972; Ouedraogo, 2011). Les captures de ce ravageur ont diminué avec l'augmentation de la température maximum dans la zone III. Il est d'ailleurs connu que *B. dorsalis* se développe dans les conditions de forte humidité (Mwatawala *et al.*, 2006b; Vayssières *et al.*, 2008, 2009b). Par conséquent, la diminution de l'humidité de l'air consécutive à l'augmentation de la température pourrait expliquer le faible niveau des captures de *B. dorsalis* en saison sèche. En effet, les taux d'accroissement et de diminution des populations des mouches de fruits dépendent de la température qui, par de multiples actions, agit aussi bien sur les individus que sur leur mode de vie (Bateman, 1972). Les faibles valeurs du coefficient de corrélation obtenues dans les cas d'influence significative de la température sur les captures de *B. dorsalis* montrent l'implication d'autres facteurs dans cette dynamique.

Au regard des valeurs du coefficient de corrélation obtenues, l'humidité dans les vergers (hygrométrie et pluviométrie) impacte significativement sur le nombre de mâles et de femelles de *B. dorsalis* capturés. Lors des périodes de forte humidité, entre avril et octobre, les captures de ce ravageur ont été plus abondantes. Des travaux antérieurs indiquent que *B. dorsalis* apparaît en faible nombre dès le début de la saison humide et évolue pour pulluler lors du pic des pluies

(Mwatawala *et al.*, 2006b). Ces conditions rendent le sol humide et favorisent l'éclosion des pupes. En plus, les premières pluies importantes et l'augmentation de l'humidité relative de l'air favorisent également l'émergence soudaine de *B. dorsalis*, surtout lorsqu'elle coïncide avec la période de fructification des principales plantes hôtes (Badii *et al.*, 2015a). Par contre, une baisse de l'humidité relative et des précipitations en saison sèche entraîne une diminution drastique des populations de ce ravageur. Selon Ouédraogo *et al.* (2011), une baisse de l'humidité agit sur l'abondance des populations de Tephritidae en réduisant la fécondité des femelles en période sèche et en augmentant la mortalité des pupes et des adultes nouvellement émergés dans ces conditions. Toutefois, des populations viables sont maintenues grâce à la présence des hôtes alternatifs tels que *S. latifolius*, *M. arboreus*, *A. squamosa*, *A. muricata*, etc.

Les résultats de la régression multiple montrent que seule la pluviométrie explique vraiment l'abondance des mouches capturées au cours de la période de notre étude. Ce résultat concorde avec ceux de Mwatawala *et al.* (2006b) et de Vayssières *et al.* (2009a), qui ont montré que *B. dorsalis* se développe mieux dans des conditions de forte humidité.

IV.2. Spectre d'hôtes et préférences trophiques de *Bactrocera dorsalis*

IV.2.1. Disponibilité saisonnière des espèces fruitières

La plupart des espèces végétales hôtes de *B. dorsalis* identifiées dans la présente étude ont déjà été signalées dans plusieurs pays africains (Mwatawala *et al.*, 2006b; Rwomushana *et al.*, 2008b; Goergen *et al.*, 2011). Parmi ces plantes, *M. indica*, *P. guajava*, *P. americana*, *D. edulis*, *I. gabonensis*, *I. wombolu*, *C. papaya*, *M. acuminata* et *M. paradisiaca* constituent une importante source de revenus pour les populations rurales et urbaines au Cameroun. Ces plantes hôtes ont une production annuelle ou biannuelle qui varie en fonction des espèces, de l'âge des plantes, de leurs caractéristiques génétiques et du climat. Nos observations indiquent par exemple que les fruits de *C. papaya* sont disponibles toute l'année dans la zone V, alors que *P. guajava* fructifie deux fois l'année dans les deux zones. De manière générale, la disponibilité en fruits coïncide avec la saison humide dans les deux zones agroécologiques, surtout pour *M. indica* et *P. guajava*. Par contre, les fruits d'*I. wombolu* et des Annonacées sont disponibles et abondants en saison sèche.

IV.2.2. Spectre d'hôtes, préférences trophiques et niveau d'infestation de *Bactrocera dorsalis*

Au terme de l'incubation des fruits collectés dans les différentes localités, *B. dorsalis* est l'espèce dominante au regard du nombre de fruits exploités et du nombre moyen de mouches émergées par unité de poids. Ainsi, les fruits de 16 espèces végétales appartenant à 12 familles

botaniques ont été identifiés comme hôtes de *B. dorsalis*. Ce résultat confirme le caractère polyphage de ce ravageur qui est capable de maintenir ses populations à travers une gamme variée de fruits cultivés et sauvages (Mwatawala *et al.*, 2006b, 2009b; Jose *et al.*, 2013). Pour cela, la stratégie « r » attribuée à ce ravageur se traduit par une augmentation rapide de la population et une colonisation massive de nouveaux habitats et plantes hôtes (Mwatawala *et al.*, 2006b). Plusieurs espèces de fruits ont été signalées comme importantes dans le développement de ce ravageur en Afrique (Ekesi *et al.*, 2006; Mwatawala *et al.*, 2006b; Ndiaye *et al.*, 2012; Danjuma *et al.*, 2014). Parmi elles, *M. indica* et *P. guajava*, deux espèces fruitières d'importance économique au Cameroun, sont parmi les plus attaquées dans les deux zones, avec des niveaux d'infestation variables. Les fruits de ces deux espèces végétales ont été collectés en nombre suffisamment élevé au cours de cette étude et ont constitué des hôtes préférentiels pour *B. dorsalis*. Cette observation est conforme aux résultats déjà obtenus pour le Cameroun dans les régions du Centre et du Sud (Tindo *et al.*, 2005; Ndzana Abanda *et al.*, 2008), dans la région de l'Adamaoua (Ngamo Tinkeu *et al.*, 2010) et dans plusieurs autres pays africains (Mohamed *et al.*, 2006; Rwomushana *et al.*, 2008b; N'Dépo *et al.*, 2009; Goergen *et al.*, 2011). Cependant, les variations de la densité d'infestation notées peuvent être expliquées par la diversité des caractéristiques intrinsèques des plantes hôtes et par leurs périodes de fructification variées. En effet, des attaques plus importantes ont été constatées dans le verger de Nkolbisson aussi bien sur les fruits de *M. indica* que sur les fruits de *P. guajava*. Dans ce verger, un seul cultivar (camerounaise) de *M. indica* est présent ; il est aussi largement répandu dans l'ensemble de la zone V. Les fruits de ce cultivar semblent très susceptibles à *B. dorsalis* comparativement à d'autres variétés de mangues des localités de Bamessingue et de Foubot. Selon Ouedraogo (2011), l'incidence des dégâts des Tephritidae varie selon les saisons, les pays, les zones agroécologiques et les espèces de plantes hôtes.

Les fruits de plusieurs autres espèces de plantes cultivées ont été infestés par *B. dorsalis*. Il s'agit de : *A. muricata*, *A. squamosa*, *D. edulis*, *S. cytherea*, *C. reticulata*, *C. papaya*, *P. americana*, *M. acuminata*, *M. paradisiaca* et *E. japonica*. Dans tous ces fruits, le niveau d'infestation a rarement dépassé 25 mouches par kilogramme de fruits, excepté pour ceux de *E. japonica* (204,24 mouches/kg) de la localité de Santa où le degré d'infestation a été évalué sur la base de trois échantillons collectés pendant la période de forte production. De par son caractère multivoltine (Ekesi *et al.*, 2006), il est clair que cette gamme de plantes hôtes assure une reproduction annuelle importante de *B. dorsalis* et justifie sa présence dans les pièges tout au long de l'année. Il est connu que les fruits de *C. papaya*, *P. americana* et *S. cytherea* ne sont pas des hôtes favorables pour *B. dorsalis* (Rwomushana *et al.*, 2008b; Mwatawala *et al.*, 2009; Goergen *et al.*, 2011) ; il n'est pas

surprenant qu'ils aient rendu de faibles niveaux d'infestation au cours de cette étude. En Tanzanie, les fruits de *A. muricata* représentent l'hôte majeur de *B. dorsalis* (Mwatawala *et al.*, 2006b), alors que dans la présente étude ce fruit et ceux d'une autre Annonacée (*A. squamosa*) sont des hôtes secondaires exploités en grande partie par les Cératites. *Bactrocera dorsalis* a également infesté les fruits de *Musa paradisiaca* et de *M. acuminata*, connus comme hôtes importants de *Bactrocera musae* et de *Bactrocera papaya* (Clarke *et al.*, 2005; Rwomushana *et al.*, 2008b). Ce résultat corrobore les travaux de Rwomushana *et al.* (2008b) et de Cugala *et al.* (2014) qui ont révélé l'infestation des Musaceae par *B. dorsalis*. L'espèce *D. edulis* est un fruitier important de par sa valeur alimentaire, son rôle économique et sa place socio-culturelle. Cependant, nous n'avons trouvé aucune étude approfondie antérieure sur les insectes ravageurs de ses fruits. Notre étude a donc permis, de signaler pour la première fois, la présence de *B. dorsalis* sur les fruits de cette espèce végétale, ravageur pouvant compromettre leur production bien que le taux d'infestation reste encore faible.

Bactrocera dorsalis a été également élevé sur plusieurs fruits sauvages lui servant de refuges. À cet effet, le niveau d'infestation des fruits de *I. wombolu* et de *I. gabonensis* a été le plus élevé. Ce résultat corrobore ceux obtenus par Goergen *et al.* (2011) et Gnanvossou *et al.* (2016) sur les fruits de *I. gabonensis*. Ces taux d'infestation élevés des Irvingiacées (54,65 à 204,15 mouches/kg) leur confèrent le statut d'hôtes primaires de *B. dorsalis*. Il est important de relever que *B. dorsalis* a été signalé pour la première fois sur *I. wombolu* au Cameroun. Tous ces fruits sauvages sont disponibles avant ou après la période de fructification des manguiers et des goyaviers et assurent efficacement le maintien des populations sauvages de ce ravageur.

IV.2.3. Spectre d'hôtes et densité d'infestation des autres Tephritidae

Malgré sa forte polyphagie, *C. cosyra* a été identifié sur les fruits de huit plantes hôtes, le plus grand nombre étant inventorié dans la zone V. Le genre *Annona*, connu pour sa susceptibilité à *C. cosyra* (Copeland *et al.*, 2006), a été fortement colonisé par cette espèce. Cette forte infestation survient pendant la saison sèche (novembre-février) lorsque les populations de *B. dorsalis* sont faibles, ce qui corrobore les observations de Vayssières *et al.* (2009b) et Ngamo Tinkeu *et al.* (2010). Dans les deux zones, les fruits de *S. latifolius*, ont également été sujets à des infestations élevées parmi les plantes hôtes sauvages. Bien que connu comme ravageur majeur de la mangue dans tous les pays d'Afrique sub-saharienne (De Meyer *et al.*, 2002; Vayssières *et al.*, 2004, 2009a), la présence de *C. cosyra* sur cette espèce fruitière est rare dans la zone V et absente dans la zone III ; ce qui suggère un déplacement de *C. cosyra* par *B. dorsalis*. Des observations similaires

ont été faites au Kenya (Ekesi *et al.*, 2006; Rwomushana *et al.*, 2008b; Ekesi *et al.*, 2009), en Ouganda (Isabirye *et al.*, 2015) et au Ghana (Badii *et al.*, 2015a). Cependant, cette hypothèse ne peut être confirmée, en raison du manque de données antérieures portant sur l'élevage et l'abondance de ces deux espèces dans ces deux zones. *Bactrocera dorsalis* est toutefois capable de dominer rapidement d'autres espèces indigènes bien qu'aucune exclusion complète n'ait été signalée à ce jour (Duyck *et al.*, 2004; Mwatawala *et al.*, 2006b). Il est connu toutefois que, lorsque les téphritidés polyphages sont introduits dans une zone déjà occupée par d'autres taxons bien établis, la compétition interspécifique entraîne une diminution du nombre et un changement de niche des espèces préétablies (Mwatawala *et al.*, 2006b; Ekesi *et al.*, 2009; De Meyer *et al.*, 2014). Cette réalité peut expliquer le comportement de *C. cosyra* observé au cours de notre étude.

En Afrique, *C. anonae* est un ravageur important d'une dizaine de fruitiers cultivés et sauvages (De Meyer *et al.*, 2002; Vayssières *et al.*, 2004). Au cours de notre étude, il a été identifié sur 12 espèces fruitières, le plus grand nombre ayant été collecté dans la zone V. Parmi ces hôtes, *C. anonae* est apparu en faible nombre sur les fruits des plantes cultivées mais en nombre élevé sur ceux de l'espèce sauvage *M. arboreus*. Ndzana Abanada *et al.* (2008) ont rapporté une émergence de ce ravageur de l'ordre de 64 % sur les fruits de *P. guajava* dans la zone V, presque 10 fois supérieur (6,22 %) à ce qui a été obtenu dans notre étude dans la même zone. Cette régression de la population de *C. anonae* en faveur des plantes hôtes sauvages suggère la présence d'une forte compétition avec *B. dorsalis*.

Dacus bivittatus s'attaque principalement à la famille des Cucurbitacées (Badii *et al.*, 2015a; b; Mokam *et al.*, 2018). Cependant, plusieurs travaux l'ont inventorié sur la papaye à des faibles proportions (Peña *et al.*, 2002; Badii *et al.*, 2015a), même dans la présente étude. Au regard de ce faible nombre d'individus émergeant de ce fruit, il apparaît clairement que la papaye n'est pas un hôte régulier de cette espèce de mouche de fruit.

IV.3. Effet du substrat végétal sur le parasitisme et les paramètres biologiques de *Fopius arisanus*

IV.3.1. Effet du substrat végétal sur la probabilité des œufs de *Bactrocera dorsalis* d'être parasités par *Fopius arisanus*

En situation de choix, le pourcentage d'essais de ponte des femelles de *F. arisanus* a varié en fonction des espèces fruitières infestées des œufs de *B. dorsalis*. Ainsi, ces essais ont été plus nombreux sur les fruits de *P. guajava* dans les lots I et IV, les fruits de *I. wombolu* dans le lot II et ceux de *I. gabonensis* dans le lot III. Probablement les composés olfactifs et volatils émis par ces

fruits de *P. guajava*, *I. wombolu*, et *I. gabonensis* suite aux blessures de ponte de la mouche, la taille, la forme, la couleur et la texture de ces fruits et les substances chimiques y déposées par *B. dorsalis* aient orienté les femelles de *F. arisanus* vers ces hôtes. En effet, les stimuli visuels, olfactifs et volatils des espèces végétales sont utilisés par les parasitoïdes lors de la recherche de nourriture, des sites d'accouplement et de ponte (Caron *et al.*, 2008; Stuhl *et al.*, 2011; Pérez *et al.*, 2012; Mohamed *et al.*, 2016). D'autres études ont montré une telle augmentation de l'attractivité chez d'autres Opiinae ; ainsi, il a par exemple été démontré que *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera : Braconidae) localise les pamplemousses attaqués par *Anastrepha ludens* (Diptera : Tephritidae) grâce à l'information olfactive fournie par les composés volatiles (Leyva *et al.*, 1991; Eben *et al.*, 2000) ; Messing *et al.* (1996) sont parvenus à des conclusions similaires avec *Psytalia Fletcheri* (Sylvestri) (Hymenoptera : Braconidae) sur les citrouilles infestées par *B. curcubitae*. Des études supplémentaires sont donc nécessaires pour (1) identifier les composés chimiques dans les fruits de *P. guajava*, *I. wombolu* et de *I. gabonensis* responsables de l'attractivité de *F. arisanus* et (2) les exploiter pour recruter le parasitoïde en champ en vue d'un contrôle efficient du ravageur. Le parasitisme des œufs de *B. dorsalis* par *F. arisanus* dans certaines espèces de fruits ne correspond pas au nombre d'essais de ponte observés, ce qui signifie que l'oviposition du parasitoïde dans un fruit infesté n'implique pas toujours un parasitisme réussi de l'hôte (Bautista & Harris, 1996). Par exemple, le nombre moyen d'essais de ponte dans les fruits de *P. americana* a été plus élevé dans le lot II, alors que le taux de parasitisme des œufs de *B. dorsalis* a été faible ; probablement les mouvements de pompage constituent tout simplement un sondage exploratoire de l'hôte (Harris & Bautista, 1996). Bien plus, en champ, *F. arisanus* parasitait de préférence les œufs de *B. dorsalis* contenus dans les fruits de *E. japonica*, mais le nombre d'adultes qui en émergeaient ainsi que la fréquence de collecte ont été faibles comparés au taux de parasitisme. Comme mentionné par Bautista *et al.* (2004), la préférence des parasitoïdes pour certains fruits infestés d'œufs de mouches peut ne pas être entièrement comprise, mais cela pourrait être un facteur important à considérer lors des lâchers de parasitoïdes en milieu naturel.

IV.3.2. Effet du substrat végétal sur le parasitisme de *Bactrocera dorsalis* par *Fopius arisanus* en laboratoire

Malgré la différence de taille et de valeur nutritionnelle des espèces de fruits infestés par *B. dorsalis*, *F. arisanus* a émergé avec succès dans tous ceux qui ont été testés en situation de choix et de non-choix. De nombreuses sources documentaires indiquent aussi qu'en conditions artificielles, les femelles des espèces de mouches polyphages pondent leurs œufs dans quasiment

tous les fruits qui leur sont présentés et, dans la plupart des cas, les larves se développent en adultes viables. *Fopius arisanus* a été considéré comme un parasitoïde généraliste, pouvant parasiter les mouches de fruits infestant environ 78 espèces d'hôtes appartenant à 36 familles, y compris les familles de fruits testés dans la présente étude (Rousse, 2007; Gnanvossou *et al.*, 2016). Ces données sont malheureusement qualitatives et ne nous renseignent pas suffisamment sur les différences des taux de parasitisme des Tephritidae par ce parasitoïde entre les différents substrats végétaux.

En situation de choix, *I. wombolu* dans les lots I et II, *I. gabonensis* dans le lot III et *P. guajava* dans le lot IV ont produit plus d'adultes parasitoïdes par unité de poids de fruits, tandis qu'en situation de non-choix, la hiérarchie dans la production de ces adultes est *I. gabonensis* > *A. squamosa* > *M. acuminata* > *M. paradisiaca* > *P. guajava*. De plus, les œufs de *B. dorsalis* contenus dans les fruits des deux espèces de manguiers sauvages et de *P. guajava* ont respectivement été plus parasités par *F. arisanus* que ceux contenus dans les autres espèces de fruits. Le pourcentage élevé d'essais de ponte de *F. arisanus* dans ces fruits en situation de choix, les caractéristiques physiques des fruits (épicarpe mince et mésocarpe charnu) peuvent avoir facilité la détection et la localisation des œufs de *B. dorsalis* d'une part, l'oviposition et le développement des larves de *F. arisanus* d'autre part. En conditions de laboratoire, Mohamed *et al.* (2010) et Bautista & Harris (1996) ont rapporté respectivement des taux de parasitisme de 74,3 et 72 % pour les fruits de *M. indica* et de *P. guajava* infestés par *B. dorsalis* en situation de non-choix. Ces résultats diffèrent de ceux enregistrés sur les mêmes fruits dans notre étude, probablement à cause des méthodologies différentes. Par contre, les études de terrain menées à Hawaï avec les fruits de *P. guajava* et au Bénin avec ceux de *I. gabonensis* révèlent des niveaux de parasitisme des œufs de *B. dorsalis* de 54,7 et 46,5 % respectivement (Eitam & Vargas, 2007; Gnanvossou *et al.*, 2016) ; ces valeurs sont proches de celles obtenues dans la présente étude.

Le nombre d'adultes par unité de poids de fruits, le taux d'émergence des adultes et le niveau de parasitisme obtenus avec les fruits de *C. papaya* et de *S. cytherea* ont été plus faibles dans les deux essais. Dans le cas du parasitisme, nos valeurs sont inférieures à 53 % signalés par Bautista & Harris (1996) mais plus proches de 22,4 % signalés par Eitam & Vargas (2007) avec les fruits de *C. papaya* infestés par les œufs de *B. dorsalis*. Le faible taux d'infestation de *B. dorsalis* dans ces deux espèces de fruits à travers l'Afrique tropicale (Goergen *et al.*, 2011; Cugala *et al.*, 2017) peut avoir affecté le taux de parasitisme par *F. arisanus* dans notre étude. Avec les fruits de *C. papaya*, possiblement que les larves de mouches parasitées aient besoin de nutriments qui ne sont pas disponibles de façon optimale lorsque le fruit est utilisé sans apport nutritionnel, car les

adultes de *F. arisanus* et *B. dorsalis* utilisés dans cette étude ont été maintenus au laboratoire sur ce fruit pendant plusieurs années, mais supplémenté avec un aliment artificiel (Ekesi et Mohamed 2011).

Les paramètres tels que l'âge des femelles (temps d'exposition) et l'expérience de ponte (habitation au fruit) évalués pendant quatre jours n'ont pas affecté significativement le taux de parasitisme en situation de non-choix. Ces résultats ne corroborent pas ceux de Gonçalves *et al.* (2017) qui ont montré que le parasitisme des femelles augmente avec l'âge lorsque celles-ci sont suivies pendant trois semaines, au lieu de quatre jours comme c'est le cas dans notre étude.

IV.3.3. Effet du substrat végétal sur le parasitisme de *Bactrocera dorsalis* par *Fopius arisanus* en champ

Dans le verger expérimental de l'IITA à Nkolbisson, les parasitoïdes adultes ont émergé des larves de *B. dorsalis* contenues dans les fruits de *P. guajava*, *E. japonica*, *M. indica* et *M. paradisiaca* avec un taux de parasitisme réel moyen qui a varié entre 0 et 21,17 %. Ce taux apparaît globalement faible comparé à celui enregistré dans des études similaires. À titre d'illustration, une valeur de 58,6 % a été obtenue avec les fruits de *P. guajava* infestés par *B. dorsalis* à Hawaï, une zone d'introduction réussie du parasitoïde (Vargas *et al.*, 2012). Quatre ans post-lâcher au Bénin, un taux de parasitisme de 46,50 % a été enregistré avec les fruits de *I. gabonensis* (Gnanvossou *et al.*, 2016). Nos résultats montrent également que le taux de parasitisme des œufs de *B. dorsalis* par *F. arisanus* est élevé dans les fruits de *E. japonica* (21,17 %) malgré la faible fréquence d'obtention des adultes sur ce fruit. Le nombre élevé de parasitoïdes lâchés pendant les périodes de fructification de *E. japonica*, associé au nombre réduit de plants présents dans le verger, peuvent expliquer le taux élevé de parasitisme enregistré. Ces périodes de fructification chevauchent entre les saisons de production des manguiers et celles des goyaviers. En raison du faible nombre de plants de *E. japonica* présents dans le verger et la faible taille des fruits d'une part (qui a réduit le nombre de larves hôtes par fruit), de la maturation plus rapide de ses fruits (deux semaines) qui a limité la taille des échantillons à incuber d'autre part, le taux de parasitisme de *F. arisanus* a probablement été surestimé. Bien que les fruits de *M. indica* aient produit des parasitoïdes de bonne qualité en laboratoire, le niveau de parasitisme a été faible en champ et moyen au laboratoire. Ce résultat confirme celui de Gnanvossou *et al.* (2016) qui ont rapporté un taux de parasitisme de *B. dorsalis* par *F. arisanus* de 2,33 % avec les fruits de *M. indica*. La variété de mangue utilisée dans notre essai semble ne pas favoriser le développement des larves parasitées de *B. dorsalis*, bien qu'un grand nombre de mouches non parasitées ait émergé. Alternativement, il est possible que le

niveau de parasitisme des œufs de *B. dorsalis* obtenu dans les fruits de *M. indica* et *P. guajava* ait été sous-estimé en raison du grand nombre d'échantillons prélevés avec ces deux espèces fruitières. La masse de ces échantillons était 14 fois (mangue) et 34 fois (goyave) supérieure à celle de *E. japonica*.

Au terme de notre étude, le parasitoïde n'a pas persisté dans le verger. L'introduction récente à laquelle s'ajoute l'absence d'acclimatation du parasitoïde dans et autour du verger malgré les lâchers répétés pourraient justifier cette situation (Mze Hassani, 2017). L'absence d'expérience préalable avec les espèces de fruits trouvées dans le verger (Rousse, 2007) peut également avoir influencé la recherche et la localisation de l'hôte car le parasitoïde a été élevé sur les fruits de *C. papaya* supplémentée avec un régime artificiel.

Les diverses réponses du parasitoïde observées en champ et au laboratoire peuvent également être liées à son comportement. En effet, nous avons utilisé des femelles parasitoïdes naïves or ces dernières possèdent un éventail de réponses possibles (Rousse *et al.*, 2007b). Le comportement de localisation de l'habitat et du micro-environnement (fruit) chez *F. arisanus* est plastique ; par conséquent sa capacité à parasiter les œufs de *B. dorsalis* dans un fruit donné peut être modifiée d'une génération à une autre (Dukas & Duan, 2000; Rousse, 2007), d'autant plus que la distribution spatiale des espèces fruitières ainsi que leur disponibilité dans le temps sont imprédictibles. En fonction de la disponibilité d'une espèce de fruit lors de l'exposition, du lâcher ou de l'émergence, chaque femelle choisit un minimum de ressources pour assurer le développement de sa progéniture.

IV.3.4. Effet du substrat végétal sur les paramètres biologiques de *Fopius arisanus* et de son hôte *Bactrocera dorsalis*

Le substrat végétal sur lequel se nourrissent les larves de mouches parasitées affecte la durée de développement, le taux de survie, la longévité et la progéniture des parasitoïdes en raison de leur alimentation continue après parasitisme (Ayelo *et al.*, 2017; Eben *et al.*, 2000; Ero *et al.*, 2011, 2010). Les fruits de *M. indica* exposés à *B. dorsalis* ont produit des mouches vigoureuses de grande taille. La valeur nutritionnelle de ce fruit et la texture de sa chair seraient propices au développement larvaire de cette mouche. Cette espèce végétale se range parmi les plus infestées par *B. dorsalis* en Afrique (Rwomushana *et al.*, 2008b; N'Dépo *et al.*, 2009; Goergen *et al.*, 2011). Par conséquent, *F. arisanus* a pris avantage en y produisant une progéniture de meilleure qualité ; cette qualité est favorisée par les ressources que lui ont procurées les larves de *B. dorsalis*. La qualité du parasitoïde est représentée ici par la taille du corps, les longueurs du tibia postérieur et

de l'ovipositeur, qui semblent jouer un rôle important dans la capacité du parasitoïde adulte à se déplacer activement, à se reproduire et à réagir à la complexité chimique de l'environnement (Visser, 1994; Wäschke *et al.*, 2013). Des études sur d'autres parasitoïdes ont suggéré que les femelles de grande taille et vigoureuses parasitent davantage les œufs de leurs hôtes (Pitcairn & Gutierrez, 1992; Jervis & Copland, 1996; Oslow & Andow, 1998; Bennett & Hoffmann, 1998; Sagarra *et al.*, 2001) ; toutefois cette hypothèse n'a pas encore fait l'objet d'un test chez *F. arisianus*. Dans le même ordre d'idées, Pitcairn & Gutierrez (1992) ont observé que les femelles vigoureuses de grande taille de *Tetrastichus sincertus* (Ratzeburg) (Hymenoptera : Eulophidae) produisaient plus d'œufs que les petites femelles en raison de la grande taille des couvées chez les grandes femelles. Dans la présente étude, les fruits de *P. guajava* et de *Irvingia* spp. avaient des taux de parasitisme les plus élevés, mais les paramètres morphologiques des adultes parasitoïdes étaient intermédiaires. Cette incohérence peut être attribuée à l'insuffisance des ressources allouées aux larves parasitées car des fruits de petites tailles ont été utilisés comparés aux fruits des espèces telles que *M. indica*. Toutefois, des études supplémentaires sont nécessaires pour élucider ce phénomène.

La sex-ratio du parasitoïde a été équilibrée entre les espèces de fruits testées en situation de non-choix. Des études antérieures menées dans les mêmes conditions ont montré que la proportion des parasitoïdes femelles élevées sur *B. dorsalis* était de 0,55 avec les fruits de *M. indica* (Appiah *et al.*, 2013) et de 0,63 avec les fruits de *C. papaya* (Bautista *et al.*, 1998). Ces valeurs sont différentes de 0,45 et 0,51 enregistrées avec les fruits de *M. indica* et de *C. papaya* dans cette étude, probablement en raison des différentes approches méthodologiques utilisées entre ces études. En situation de choix, la sex-ratio a par contre été biaisée en faveur des femelles avec les fruits des espèces végétales telles que *E. japonica* du lot III et *S. cytherea* du lot IV. Une faible proportion d'œufs à parasiter dans les fruits de ces espèces végétales, comme l'indique le faible nombre de pupes par kg de fruits, peut être à l'origine de ce résultat. Bien que ces résultats soient hétérogènes, une sex-ratio équilibrée ou en faveur des femelles du parasitoïde présage d'une stabilité démographique et d'une grande efficacité dans le contrôle des populations du nuisible, car seules les femelles contribuent directement à la mortalité du ravageur (Ode & Heinz, 2002; Chow & Heinz, 2005).

La durée du développement pré-imaginal, qui contribue également à la qualité du parasitoïde, a varié entre les substrats végétaux. Des résultats similaires ont été rapportés pour une grande majorité de parasitoïdes solitaires (Werren *et al.*, 1992; Leather *et al.*, 2005; Sétamou *et al.*, 2005; Caron *et al.*, 2008). Les mâles et les femelles de *F. arisianus* ont achevé leur développement

respectivement en 20,01 et 21,42 jours lorsque les œufs de *B. dorsalis* étaient logés dans les fruits de *C. papaya* ; ces valeurs sont proches de 22,9 et 21,1 jours rapportés avec le même fruit par Bautista *et al.* (1998). La durée du développement pré-imaginal des deux sexes de *F. arisanus* était plus longue dans les fruits de *E. japonica* qui, par ailleurs, ont produit des parasitoïdes de petites tailles. Harvey & Strand (2002) ont montré que le développement des larves de mouches de fruits parasitées est ralenti dans les fruits des espèces végétales peu riches en éléments nutritifs nécessaires pour leur développement ; se semble être le cas ici avec ceux de *E. japonica*. En revanche, *F. arisanus* a eu un temps de développement court dans les fruits de *C. papaya* et de *A. squamosa* ; où la taille de son corps y était plus grande. Cependant, les espèces de fruits où le développement était optimal se situaient entre ces extrêmes. Ce résultat suggère que les paramètres morphologiques et le temps de développement du parasitoïde dépendent du substrat végétal sur lequel se nourrissent les larves parasitées de la mouche hôte ; ils peuvent aussi avoir un impact sur la dynamique de population du parasitoïde. Il est clairement établi que le développement réussi de *F. arisanus* élevé sur *B. dorsalis* chez les espèces de fruits testées en laboratoire peut permettre un bon établissement du parasitoïde dans les régions tropicales humides d'Afrique centrale.

IV.3.5. Implication de l'étude dans l'établissement du parasitoïde

Les résultats obtenus montrent que *F. arisanus* peut détecter, localiser et parasiter *B. dorsalis* dans une gamme variée de fruits largement distribués dans la zone tropicale humide d'Afrique centrale. Sur cette base, ce parasitoïde devrait s'acclimater et s'établir de manière permanente en raison de la présence de ces nombreuses espèces de plantes hôtes de *B. dorsalis* aux phénologies variées. Les fruits de *Irvingia* spp., sur lesquels le parasitisme des œufs de *B. dorsalis* a été élevé, sont répandus dans cette sous-région et constitueraient un important réservoir de populations parasitoïdes, ce d'autant plus que les deux espèces ont été domestiquées et sont largement vulgarisées (Tchoundjeu *et al.*, 2006) et que les résultats de la présente étude montrent qu'elles sont uniquement colonisées par *B. dorsalis*. Elles offrent un autre avantage en ce sens que seule la graine est récoltée pour la consommation humaine et la commercialisation, tandis que la pulpe est laissée au pied de l'arbre ou dans les dépotoirs des villages et des villes. Cette technique de récolte donne l'opportunité aux larves de *B. dorsalis* et de *F. arisanus* de boucler leur développement. Les espèces végétales telles que *P. guajava*, *Mangifera indica*, *Musa acuminata* et *Musa paradisiaca* sont cultivées à des fins commerciales ; leurs fruits constituent des hôtes et des micro-habitats pour les populations de *B. dorsalis* et de *F. arisanus*. Ces fruits étant destinés à la consommation directe, ceci empêche une augmentation considérable des populations du

parasitoïde dans les agroécosystèmes, excepté là où ces fruitiers poussent naturellement. Pour des fins d'élevage en masse du parasitoïde au laboratoire, la banane douce qui est quasi-disponible toute l'année, a rendu le troisième meilleur taux de parasitisme en situation de non-choix ; elle pourrait ainsi servir de substrat pour le développement des larves parasitées de *B. dorsalis*. Par contre, le taux de parasitisme ayant été faible pour les fruits de *C. papaya*, *S. cytherea* et *P. americana*, ceux-ci n'assureraient pas un établissement du parasitoïde dans la nature, mais serviraient de réservoirs entre les saisons de production des espèces favorables.

IV.4. Modélisation de l'effet de la température sur les traits de vie de *Fopius arisanus*

IV.4.1. Modèles sélectionnés

La température a une influence directe sur le développement, la reproduction, la mortalité et la distribution géographique des insectes (Amiri *et al.*, 2010; Durak & Borowiak-Sobkowiak, 2013; Régnière *et al.*, 2012). Cette influence a été évaluée sur les paramètres démographiques de *F. arisanus* élevé sur *B. dorsalis* lors de cette étude ; les résultats obtenus sont en accord avec cette affirmation. Un modèle mathématique a été construit à partir de la plateforme de modélisation ILCYM. Cet outil d'aide à la décision a déjà servi à l'évaluation de l'influence de la température sur plusieurs autres insectes (Kroschel *et al.*, 2013; Khadioli *et al.*, 2014; Fand *et al.*, 2014b; Kroschel *et al.*, 2014; Azrag *et al.*, 2017; Mujica *et al.*, 2017; Soh *et al.*, 2018).

Les fonctions linéaires générées ont permis de décrire l'effet de la température sur le développement des stades immatures de *B. dorsalis* parasités par *F. arisanus*, dans la gamme de températures comprise entre 20 et 25 °C. Aux températures extrêmes, le modèle non-linéaire Logan 1 a mieux prédit les plafonds de températures de développement des différents stades immatures du parasitoïde. Ce modèle (ou ses modifications) a largement été utilisé avec succès pour décrire le développement de plusieurs espèces d'insectes en fonction de la température (Grout & Stoltz, 2007; Son *et al.*, 2010; Arbab & McNeill, 2011; Andreadis *et al.*, 2013; Azrag *et al.*, 2017; Quinn, 2017) ; par exemple, concernant *Ceratitis cosyra* (Grout & Stoltz, 2007). Quant à l'influence de la température sur la mortalité et la fécondité, le modèle polynomial de second degré en a donné la meilleure description. Dans la littérature, la fonction polynomiale apparaît comme l'un des meilleurs modèles d'évaluation de l'effet de la température sur la reproduction de plusieurs insectes, cas de *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera : Gelechiidae) d'après Sporleder *et al.* (2004), du foreur de tiges de maïs *Chilo partellus* Swinthoe (Lepidoptera : Crambidae) selon Khadioli *et al.* (2014), d'*Antestiopsis thunbergii* (Gmelin) (Hemiptera : Pentatomidae) d'après Azrag *et al.* (2017) et de *Brevicoryne brassicae* L. (Hemiptera : Aphididae) selon Soh *et al.* (2018).

IV.4.2. Développement pré-imaginal, longévité et fécondité

Au regard des exigences du logiciel ILCYM et du fait que le développement larvaire de *F. arisanus* a lieu dans la larve de son hôte, deux stades immatures ont été définis : le stade œuf-larve de l'hôte parasité et le stade pupes. D'après les modèles sélectionnés, la durée du développement des deux stades immatures décroît significativement avec l'augmentation de la température ; le développement de l'œuf à larve parasité se déroule en 28,64 jours à 15 °C, en 14,21 jours à 20 °C, en 9,43 jours à 25 °C et en 8,74 jours à 30 °C. Au stade pupes, le développement se fait en 33,55 jours à 15 °C, en 18,87 jours à 20 °C, en 11,25 jours à 25 °C et en 10,85 jours à 30 °C. En tenant en compte tout le développement pré-imaginal du parasitoïde, le modèle prédit des durées de 64,82, de 34,24, de 21,58 et de 18,97 jours respectivement à 15 °C, 20 °C, 25 °C et 30 °C. Appiah *et al.* (2013) ont rapporté des durées de 69,95 jours à 15 °C, 35,95 jours à 20 °C, 24,30 jours à 25 °C, 19,30 jours à 30 °C lorsque *F. arisanus* était élevé sur *B. invadens*. Les différences mineures observées entre ces résultats sont attribuables aux méthodes d'élevage utilisées dans ces études. Dans le cas présent, les œufs parasités de *B. dorsalis* ont été élevés individuellement dans un aliment à base de carotte fraîche, alors que les précédents auteurs ont considéré des cohortes d'œufs exposés au parasitisme dans la pulpe de mangue.

Lors du développement des stades immatures, la mortalité du stade œuf-larve a été supérieure à 30 % entre 15 et 30 °C. Ce résultat se rapproche des observations de Bautista *et al.* (2004) qui ont noté qu'à 22,4 °C, la mortalité des œufs de *B. dorsalis* exposés à *F. arisanus* était de 38 % et est en partie due à l'insertion de l'ovipositeur dans l'œuf de l'hôte et donc à la rupture du chorion et aux blessures causées à l'embryon de *B. dorsalis*, même sans dépôt d'œufs par le parasitoïde (Moretti & Calvitti, 2003; Bautista *et al.*, 2004). La manipulation de ces œufs/larves lors des tests aurait aussi contribué à l'augmentation de leur mortalité. Cette limitation de notre méthode d'élevage exige qu'elle soit améliorée dans nos prochaines études. La mortalité des pupes a été élevée à 15 et 30 °C et faible à 20 et 25 °C. Ce résultat suggère que l'intervalle de températures 20-25 °C est favorable au développement optimum des pupes du parasitoïde.

Le modèle CLL a révélé que les parasitoïdes femelles et mâles, exposés aux températures de 15 et de 20 °C tendent à vivre plus longtemps. Ce résultat s'accorde avec ceux d'Appiah *et al.* (2013) pour ce qui concerne ces températures ; toutefois, ces longévités sont significativement différentes. En effet, ces auteurs ont rapporté des longévités des femelles et des mâles respectives de 131 et 110 jours à 15 °C et de 127,7 et 106 jours à 20 °C. Par contre, la longévité des femelles à 25 °C se rapproche de celles indiquées par Groth *et al.* (2016) à 25 ± 2 °C soit 25,2 jours, par

Harris *et al.* (2007) à 25 °C soit 18 jours et par Vargas *et al.* (2002) à 26 ± 2 °C soit 17,30 jours, lorsque le parasitoïde était élevé respectivement sur *B. dorsalis* et sur *C. capitata*. Cette dernière comparaison semble valider le modèle développé dans cette étude.

La fécondité brute des femelles de *F. arisanus* a été plus élevée à 20 °C. L'intervalle de températures favorables à la reproduction de cet insecte, prédit par la fonction polynomiale, se situe entre 20 et 25 °C, une reproduction maximale étant obtenue à 22 °C soit 207,86 œufs/femelle. Des études antérieures ont montré que la fécondité moyenne du parasitoïde élevé sur *B. dorsalis* était de $119,40 \pm 24,71$ œufs/femelle à 26 ± 2 °C (Vargas *et al.*, 2002), $134,08 \pm 20,50$ œufs/femelle à 22-24 °C (Bautista *et al.*, 1998), tandis que sur *Ceratitis capitata*, $133,0 \pm 20,5$ et $157,80 \pm 0,80$ œufs/femelle ont été pondus respectivement à 24 ± 2 °C et $26,8 \pm 0,4$ °C (Zenil *et al.*, 2004; Argov *et al.*, 2011). Ces valeurs diffèrent de 161,60 et de 117,70 œufs/femelle enregistrés à 20 et 25 °C dans cette étude. L'écart observé résulterait des différentes approches d'évaluation de la ponte du parasitoïde entre les études. Les précédents auteurs ont évalué la ponte à partir d'une fraction d'œufs de l'hôte d'une cohorte exposée au parasitisme grâce à la dissection des œufs, tandis que dans notre étude, toute la cohorte d'œufs exposée au parasitisme a été soumise à la déchoriation. Au laboratoire, aucune oviposition n'a été observée chez les femelles développées à la température de 30 °C. D'après Hance *et al.* (2007), les températures extrêmes peuvent réduire la fécondité des insectes parasitoïdes. Cependant, une ponte des œufs, bien que faible (3,68 œufs/femelle), a été prédite par le modèle polynomial de second degré pour cette température. Une observation similaire a été notée sur les femelles de ce parasitoïde émergées à la température ambiante du laboratoire et exposées à 30 °C ; toutefois, la viabilité de leurs œufs n'a pas été confirmée (Nanga Nanga, 2013).

IV.4.3. Exigences thermiques de *Fopius arisanus*

Dans la présente étude, *F. arisanus* a achevé son développement pré-imaginal à toutes les températures, excepté à 35 °C ; de plus, les températures extrêmes (15 et 35 °C) ont eu un effet néfaste sur son développement. Ce résultat s'accorde avec ceux obtenus sur d'autres parasitoïdes tels que *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron) (Hymenoptera : Braconidae) (Hurtrel *et al.*, 2001), *D. longicaudata* (Meirelles *et al.*, 2013), *Doryctobracon brasiliensis* (Szépligeti) (Hymenoptera : Braconidae) (Poncio *et al.*, 2016). Cependant, sur le terrain, *F. arisanus* peut survivre dans ces conditions extrêmes, car elles ne surviennent pas pendant de longues périodes au cours de la journée (Hurtrel *et al.*, 2001; Groth *et al.*, 2017). De plus, le développement larvaire a lieu dans le fruit qui offre une protection à l'insecte contre les températures extrêmes et des conditions idéales

pour la survie tel qu'observé dans les régions chaudes d'Hawaï pour *B. dorsalis* et pour *C. capitata* (Wong *et al.*, 1992; Bokonon-Ganta *et al.*, 2007; Groth *et al.*, 2017). Dans l'intervalle de températures 20-25 °C, le développement a été plutôt optimum ; cette plage de températures convient mieux à l'oviposition chez la plupart des parasitoïdes de mouches de fruits (Hurtrel *et al.*, 2001; Appiah *et al.*, 2013; Poncio *et al.*, 2016) ; elle est très proche des températures moyennes journalières enregistrées dans la zone d'origine de *F. arisanus* et même dans les régions tropicales d'Afrique (Leroux, 2001), mais également de celles auxquelles le parasitoïde a été exposé, pendant plusieurs générations, au laboratoire. Ceci suggère que *F. arisanus* a de forte chance de parasiter fortement ses hôtes en Afrique tropicale où prévalent ces conditions climatiques.

Le seuil de température du développement de l'œuf à l'adulte de *F. arisanus* fixé par l'équation de régression est de 8,50 °C. Il se rapproche de 8,8 °C obtenu au stade œuf chez *B. invadens* (Rwomushana *et al.*, 2008a) et de 10,1 °C mentionné par Appiah *et al.* (2013) avec le même parasitoïde dans les conditions similaires. Quant au plafond, il est de ≈ 34 °C, valeur proche de 34,8 °C rapportée pour *F. arisanus* à l'aide du modèle Brière-2 (Appiah *et al.*, 2013). Les seuils thermiques résultant des différents stades de développement suggèrent que *F. arisanus* pourrait ne pas se développer en dessous de 7,62 °C et au-dessus de 33,75 °C (Tmin et Tmax pour le stade œuf-larve).

IV.4.4. Paramètres démographiques simulés et validation du modèle mathématique

La simulation stochastique a généré les paramètres démographiques dans cette étude. Les paramètres de reproduction (fécondité brute et reproduction nette) ont été élevés à 22 °C et résulteraient de la faible mortalité de *F. arisanus* à cette température. Des études antérieures ont montré que la fertilité, la survie et le nombre de générations affectent le taux d'accroissement naturel (r_m) ; ce r_m est plus adéquat pour décrire la qualité physiologique d'un insecte (Kocourek *et al.*, 1994; Southwood & Henderson, 2000). Dans notre étude, il a augmenté avec la température jusqu'à 24 °C. La chute des valeurs simulées de r_m entre 24 et 27 °C suggère que 24 °C est le seuil de température dont une faible variation peut induire un changement significatif de r_m . Des études effectuées sur *F. arisanus* élevé sur *B. dorsalis* ont révélé des valeurs de r_m significativement différentes, soit 0,12 à 26 ± 2 °C (Vargas *et al.*, 2002) et 0,10 à 22-24 °C (Bautista *et al.*, 1998). L'utilisation de différentes approches de détermination de r_m entre ces études rend difficile la comparaison de leurs résultats avec les nôtres. Des valeurs négatives de r_m ont été obtenues entre 28 et 30 °C, probablement à cause de la forte mortalité des stades immatures du parasitoïde et à la faible/l'absence de ponte à 28 et 30 °C. Ce résultat suggère qu'une population de *F. arisanus* ne

peut s'accroître au-delà de 27 °C et en deçà de 20 °C ; aucune valeur simulée n'a d'ailleurs été obtenue entre 15 et 19 °C. En outre, pour une gamme de températures comprises entre 20 et 27 °C, le temps moyen d'une génération a varié entre 246,95 et 25,73 jours, ce qui correspond à 1,5 et 14,2 générations par an. L'estimation du nombre de générations indique que le parasitoïde peut se développer dans différentes régions d'Afrique tropicale où son hôte *B. dorsalis* est fortement représenté. Un potentiel de reproduction accru associé à des temps de génération et de doublement plus courts (en raison de l'augmentation de la température dans la fourchette 20-27 °C) implique un accroissement du nombre de générations et une forte augmentation de la taille de la population de *F. arisanus*. Ceci pourrait constituer un avantage dans le contrôle des populations de *B. dorsalis* dans les régions tropicales d'Afrique à travers la lutte biologique avec *F. arisanus*. Des études antérieures menées à 25 °C sur l'hôte *B. dorsalis* ont montré que la reproduction nette, le taux intrinsèque d'accroissement naturel de la population (r_m), le temps moyen d'une génération et le temps de doublement sont respectivement de 73,6 œufs/femelle, 0,075, 90,4 jours et 11,8 jours (Yang *et al.*, 1994). En clair et sur la base de nos résultats, *F. arisanus* a un temps de génération plus court et un taux intrinsèque d'accroissement naturel (r_m) plus faible que ceux de son hôte. Ceci suggère que ce parasitoïde ne pourrait pas à lui seul permettre une réduction significative des populations de *B. dorsalis*. Les stratégies de lutte qui intègrent la technique d'annihilation des mâles, les appâts empoisonnés, la lutte biologique avec d'autres agents, l'hygiène des vergers et les méthodes culturales telles que la récolte précoce ou l'ensachage des fruits devraient être considérées (Ekesi & Billah, 2006; Van Mele *et al.*, 2007; Hanna *et al.*, 2008a; Ekesi *et al.*, 2010; Appiah *et al.*, 2014; Muriithi *et al.*, 2016).

La validation du modèle biologique de *F. arisanus* a été réalisée pour s'assurer que le modèle mathématique construit à partir des données de laboratoire est applicable en situation réelle. La durée du développement et certains paramètres de population ont correctement été prédits par le modèle. Par contre, le taux de reproduction nette et le temps moyen d'une génération ont été sous-estimés probablement à cause du nombre réduit de données utilisées aux températures extrêmes (Régnière *et al.*, 2012; Mujica *et al.*, 2017), du fait de la forte mortalité des œufs/larves. Par conséquent, un grand nombre de données est nécessaire aux températures extrêmes pour augmenter la précision des paramètres estimés.

IV. 5. Potentiel d'établissement et efficacité de *Fopius arisanus* sous un scénario de changement climatique

IV.5.1. Distribution prédictive de *Fopius arisanus* sous les conditions de températures actuelles et futures

Plusieurs logiciels tels que BIOCLIM, CLIMEX et Maxent ont servi à cartographier les distributions actuelle et future des espèces et à prédire l'impact des changements climatiques sur ces distributions (Beaumont *et al.*, 2005; Sutherst *et al.*, 2007; Lane *et al.*, 2018). Pour la plupart de ces logiciels, les données d'occurrence sont rapportées à une variable bioclimatique choisie. Dans la présente étude, la distribution de *F. arisanus* sur le continent africain a été prédite à l'aide du logiciel ILCYM, la température étant la variable bioclimatique considérée. Ce logiciel utilise une approche déductive de modélisation qui incorpore les données détaillées de l'histoire de vie de ce parasitoïde découlant des études de laboratoire. La prédiction est basée sur trois indices :

➤ **Indice d'établissement (IE)**

L'indice d'établissement (IE) permet de déterminer les zones propices à la survie et à l'établissement de l'insecte. Son calcul tient compte de la survie des stades immatures et varie de 0 à 1. Dans cette étude, sous les conditions actuelles de températures, IE varie de 0,29 à 0,96 dans les zones de production des fruits de l'Afrique. Il est ainsi prévu un établissement possible de *F. arisanus* dans les zones où $IE \geq 0,6$. La plupart des régions de production des fruits situées en Afrique équatoriale, dans les côtes Ouest et Est du continent et à Madagascar répondent à ce critère, ceci suggère que les stades immatures de *F. arisanus* peuvent y survivre tout au long des saisons de production des fruits et que ces zones constituent des habitats favorables à l'établissement permanent de ce parasitoïde, d'autant plus que le ravageur *B. dorsalis* représente une contrainte majeure de production des fruits dans ces zones. En revanche, dans la zone sahélienne, $IE < 0,6$; il s'agit du Nord du Cameroun, du Tchad, du Nord et du Sud du Sénégal, du Soudan, du Mali, du Bénin, du Burkina Faso où plusieurs espèces de fruits sont mises en valeur. Ce résultat corrobore partiellement la prédiction de Lane *et al.* (2018) concernant le même parasitoïde en utilisant le logiciel Maxent. Les températures journalières extrêmes du Sahel limiteraient la survie des stades immatures de *F. arisanus* et, par conséquent, ses chances d'établissement bien que les larves parasitées de *B. dorsalis* se développent à l'intérieur du fruit. Ce résultat confirme que l'optimum de température pour la survie des stades immatures de *F. arisanus* se situe entre 20 et 27 °C.

En raison de l'augmentation de la température prédite en 2050 (IPCC, 2007), les zones de production des fruits situées en altitude, telles les zones montagneuses du Cameroun et du Kenya, offriront des conditions de température plus favorables à la survie des stades immatures de *F.*

arisanus. L'augmentation des valeurs seuils de températures dans ces zones de hautes altitudes favorisera le développement des stades immatures. Ces résultats doivent toutefois être pris avec beaucoup de précautions car les températures des conditions actuelle et future ne sont pas mesurées de la même manière que celles enregistrées au laboratoire dans notre étude.

➤ **Indice de générations (IG)**

L'indice de génération estime le nombre de générations développées au cours d'une année ; il a été calculé sur la base du temps moyen d'une génération (T) et ne tient pas compte de la survie des stades immatures. En l'an de référence 2000, le modèle suppose que 7 à 13 générations par an auraient été produites dans la plupart des zones de production des fruits situées en Afrique centrale, dans les côtes Ouest et Est et à Madagascar. Dans ces zones, $IE \geq 0,60$. D'après les études sur la table de vie en laboratoire aux températures 22-24 °C et 26 ± 2 °C, il a été rapporté que *F. arisanus* élevé sur *B. dorsalis* a complété jusqu'à 14 générations chevauchantes par an (Bautista *et al.*, 1998; Vargas *et al.*, 2002). De même, 6 à 10 générations ont été obtenues lorsqu'il était élevé sur *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann) et sur *C. capitata* à 25 ± 2 °C (Groth *et al.*, 2016 et 2017). Malgré l'absence des données de terrain, nos résultats corroborent ceux des précédents auteurs.

Dans un scénario plus chaud en 2050, une augmentation de 1 à 5 générations supplémentaires par an est attendue dans la plupart des zones de production des fruits. Cette augmentation pourrait avoir des conséquences sur la dynamique de population de *F. arisanus* puisqu'elle induirait une augmentation exponentielle de ses effectifs se traduisant par un parasitisme élevé de *B. dorsalis*. En effet, à température élevée, le temps d'une génération diminue, ce qui signifie théoriquement qu'un grand nombre de générations pourra être observé. Dans la réalité, ceci n'est pas possible car aux températures élevées, la mortalité de *F. arisanus* va augmenter et la reproduction va décroître affectant le taux d'accroissement naturel (Sporleder *et al.*, 2013). Ceci pourrait expliquer actuellement la réduction significative du nombre de générations observées en Afrique de l'Ouest.

➤ **Indice d'activité (IA)**

L'indice d'activité décrit le potentiel d'accroissement d'une population d'un insecte donné ; c'est aussi un indicateur de son niveau de dispersion (Sporleder *et al.*, 2004, 2008; Fand *et al.*, 2014a). Calculé sur la base du taux d'accroissement fini (λ), il tient ici compte de tout le cycle de développement du parasitoïde. L'indice d'activité supposé en l'an de référence 2000 est très similaire à l'indice de génération ; ce qui peut s'expliquer à l'aide des paramètres simulés de la table de vie de *F. arisanus*. En effet, les valeurs du taux d'accroissement naturel et du temps moyen d'une génération évoluent de façon opposée à l'augmentation de la température de 20 à 24 °C.

Cette gamme de températures se rapproche de celle observée dans les zones où l'indice d'activité est maximal. Dans la présente étude, IA varie de 0 à 16,6 ; suivant sa formule de détermination, chaque augmentation d'une valeur de n indique une multiplication par 10^n de la taille de la population de l'insecte. Par exemple, une valeur de 4 correspond à un accroissement de la population du parasitoïde par un facteur de 10^4 lorsque la température est le seul paramètre considéré dans la variation de la population.

IV.5.2. Zones favorables aux lâchers de *Fopius arisanus*

Dans les conditions actuelles de températures, les lâchers de *F. arisanus* pourraient être efficaces dans le bassin du Congo qui regorge une gamme variée de fruits cultivés et sauvages infestés par le ravageur *B. dorsalis*. Au Cameroun, le Sud forestier, les zones littorales et montagneuses sont propices à la survie du parasitoïde.

En Afrique de l'Ouest, il existe une bande favorable à la survie de *F. arisanus* qui s'étend le long de la frontière sud de la Sierra Leone jusqu'au Sud du Nigeria mais pas au Bénin où l'agriculture fruitière est très répandue, bien que ce parasitoïde ait été retrouvé quatre ans après lâcher dans la zone agroécologique de forêts et savanes mosaïques. Contrairement aux prédictions de Lane *et al.*, (2018), la zone côtière du Sénégal offre des conditions convenables au lâcher de *F. arisanus*, particulièrement à Niayes, au plateau de Thiès et en Casamance où *B. dorsalis* attaque sévèrement plusieurs plantes hôtes cultivées et sauvages (Ndiaye *et al.*, 2015).

IV.5.3. Limitation de la modélisation

La température est la variable pour laquelle les prédictions sont les plus fiables et dont l'impact sur les insectes a été le plus étudié. Il est cependant important de reconnaître que des modifications dans le régime des autres facteurs climatiques tels que la pluviométrie, l'humidité relative de l'air, l'ensoleillement, le vent et la composition chimique de l'atmosphère, peuvent influencer les capacités d'acclimatation et d'adaptation de *F. arisanus*. De plus, le modèle développé dans ce travail ne prend pas en compte les conditions de température à l'intérieur des fruits où les larves parasitées de *B. dorsalis* se développent. La projection de ce modèle en fonction du scénario du changement climatique peut aussi conduire à des résultats inexacts, puisque la niche de cette espèce peut être fortement influencée par des facteurs biotiques tels que la disponibilité des fruits des plantes et/ou du ravageur (hôte).

CONCLUSION, RECOMMANDATIONS ET PERSPECTIVES

CONCLUSION

Cette étude avait pour objectif d'améliorer les connaissances sur la bio-écologie de la mouche invasive *B. dorsalis* et sur les perspectives d'utilisation de son ennemi naturel *F. arisanus* en Afrique tropicale. À son terme, plusieurs conclusions peuvent être dégagées.

Le système de piégeage mis en place entre 2013 et 2014 a révélé la présence de neuf espèces de Tephritidae dans l'ensemble des deux vergers explorés. Parmi ces espèces, *B. dorsalis* est largement dominant, avec une variation annuelle significative du nombre de mâles et de femelles capturés surtout dans le verger de Foubot.

Ce ravageur, *B. dorsalis*, est présent tout au long de l'année avec des densités plus élevées pendant la saison pluvieuse en juin et en mai respectivement dans la zone III et la zone V.

Les facteurs abiotiques et biotiques, notamment la température, l'hygrométrie de l'air, la pluviométrie d'une part et d'autre part le stade phénologique des manguiers et des goyaviers influencent beaucoup la dynamique des populations de *B. dorsalis*.

Bactrocera. dorsalis a émergé des fruits de 16 espèces végétales appartenant à 12 familles botaniques dans l'ensemble des deux zones agroécologiques, ce qui fait de ce téphritidé un déprédateur polyphage. Trois autres espèces de mouches, *C. cosyra*, *C. anonae* et *D. bivittatus*, ont été associées aux dégâts des fruits, avec une dominance de *B. dorsalis*. Un déplacement compétitif des espèces du genre *Ceratitis* semble avoir eu lieu dans la région guinéo-congolaise du Cameroun. La mangue domestique, la goyave et les deux espèces de mangues sauvages ont rendu des densités d'infestation les plus élevées et représentent, de ce fait, les plantes hôtes préférentielles de *B. dorsalis*.

Le parasitoïde *F. arisanus* a montré sa capacité à détecter et à parasiter les œufs de *B. dorsalis* contenus dans plusieurs espèces de fruits du spectre des plantes hôtes de *B. dorsalis* recensées sur le terrain. Le taux de parasitisme a varié significativement entre ces substrats végétaux, les valeurs les plus élevées étant obtenues avec les fruits de *P. guajava*, *I. gabonensis* et *I. wombolu*, aussi bien en situation de choix qu'en situation de non-choix. Ce parasitisme a été fortement corrélé au nombre d'essais de ponte ; en champ, il a été élevé avec les fruits de *E. japonica*. Ces espèces de fruits ont également affecté les traits de vie du parasitoïde et de son hôte. Ainsi, les parasitoïdes et les mouches adultes de grande taille ont émergé des fruits de *M. indica*, alors que le développement optimum de *F. arisanus* a été réalisé sur les fruits de *C. papaya* et *A. squamosa*. En considérant la phénologie de ces plantes et le statut d'insecte polyphage et

multivoltine de *B. dorsalis*, *F. arisanus*, de par sa forte capacité de dispersion, peut facilement persister et s'établir dans les écosystèmes où ces espèces de fruits sont largement répandues.

La température optimale pour le développement, la survie et la fécondité de *F. arisanus* se situe dans l'intervalle 20-25°C. Le modèle mathématique intégrant la température a permis de prédire les zones propices aux lâchers de *F. arisanus* en Afrique. Globalement, les zones de production des fruits tropicaux situées en Afrique équatoriale, en Afrique de l'Ouest et de l'Est répondent bien aux exigences thermiques favorables à l'introduction de ce parasitoïde. Au Cameroun, les hautes terres de l'Ouest, la plaine littorale et le plateau sud-camerounais offrent les meilleures conditions de température pour son établissement. L'augmentation de la température prévue en 2050, pourrait limiter l'établissement de *F. arisanus* dans la plupart des zones de production des fruits tropicaux d'Afrique sub-saharienne.

L'introduction de *F. arisanus* dans une zone doit tenir compte de la présence des espèces de *Bactrocera*, de la qualité et de la disponibilité des fruits des plantes hôtes cultivées ou sauvages, et des conditions climatiques adéquates. Ce travail montre que les écosystèmes tropicaux et équatoriaux d'Afrique où il existe une diversité de plantes hôtes et d'espèces de *Bactrocera* peuvent assurer l'établissement des populations conséquentes de *F. arisanus*.

RECOMMANDATIONS

Au regard des résultats obtenus dans la présente étude, il convient de :

- organiser les interventions pendant les périodes de pic des populations de *B. dorsalis* observées en mai et juin dans les deux zones d'études ;
- sensibiliser les producteurs et le politique sur la nécessité de mener des interventions concertées contre les mouches de fruits ;
- faciliter l'introduction et l'homologation du matériel (pièges, attractifs) destiné à lutte contre les mouches de fruits ;
- limiter des nouvelles invasions éventuelles d'insectes ravageurs à l'échelle continentale en renforçant le système de surveillance phytosanitaire aux portes d'entrée des produits frais ;
- combiner l'utilisation du parasitoïde avec d'autres méthodes de lutte compatibles ;
- encourager la mise en place des vergers diversifiés afin de maintenir les populations du parasitoïde dans les agroécosystèmes ;

PERSPECTIVES

Notre étude a apporté de nouvelles données qui permettent de constituer une base d'informations scientifiques sur les mouches de fruits au Cameroun. Cependant, pour plus de succès dans le développement futur d'actions de lutte contre ces ravageurs à l'échelle nationale, cette étude devra, compte tenu de la complexité des relations existant entre les ravageurs et leurs biotopes, être renforcée par l'extension de la zone d'investigation. Ceci permettrait d'une part un plus grand recensement des autres plantes hôtes de ces ravageurs, et d'autre part, une intégration des variations agroécologiques dans l'analyse.

Les stimuli visuels et olfactifs jouent un rôle important dans la localisation des hôtes et du micro-environnement des parasitoïdes. D'autres études sont nécessaires pour déterminer les composés chimiques émis par les fruits et qui induisent un parasitisme élevé, afin de développer un attractif pour les parasitoïdes et d'assurer un contrôle efficace du ravageur. Il serait également opportun de poursuivre l'évaluation du parasitisme des œufs de *B. dorsalis* par *F. arisanus* sur d'autres fruits que ceux utilisés dans cette étude. Par ailleurs, l'influence que les paramètres morphologiques des adultes femelles de *F. arisanus* joueraient sur la fécondité nécessite une étude approfondie.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adandonon A., Vayssières J.-F., Sinzogan A., & Van Mele P., 2009.** Density of pheromone sources of the weaver ant *Oecophylla longinoda* affects oviposition behaviour and damage by mango fruit flies (Diptera: Tephritidae). *International Journal of Pest Management*, 55 (4): 285-292.
- Akaike, H. 1973.** Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In, Proceedings, second international symposium on information theory. **Petrov B. N. and F. Csaki** (éds.). Akademiai Kiado, Budapest, Hungary, pp. 267-281.
- Altuzar A., Montoya P., & Rojas J.C., 2004.** Response of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) to fruit volatiles in a wind tunnel. *Florida Entomologist*, 87 (4): 616-618.
- Aluja M. & Liedo P., 2013.** Fruit flies: biology and management. New York: Springer-Verlag, 492p.
- Aluja M., Ovruski S.M., Sivinski J., Córdova-García G., Schliserman P., Nuñez-Campero S.R., & Ordano M., 2013.** Inter-specific competition and competition-free space in the tephritid parasitoids *Utetes anastrephae* and *Doryctobracon areolatus* (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae): competition between two fruit fly parasitoids. *Ecological Entomology*, 38 (5): 485-496.
- Ameri A., Talebi A.A., Rakhshani E., Beyarslan A., & Kamali K., 2014.** Study of the genus *Opius* Wesmael (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae) in Southern Iran, with eleven new records. *Zootaxa*, 3884 (1): 1-26.
- Amiri A., Talebi A.A., Zamani A.A., & Kamali K., 2010.** Effect of temperature on demographic parameters of the hawthorn red midget moth, *Phyllonorycter corylifoliella*, on apple. *Journal of Insect Science*, 10 (1): 1-12.
- Andreadis S.S., Kagkellaris N.K., Eliopoulos P.A., & Savopoulou-Soultani M., 2013.** Temperature-dependent development of *Sesamia nonagrioides*. *Journal of Pest Science*, 86 (3): 409-417.
- Appiah E.F., Ekesi S., Afreh-Nuamah K., Obeng-Ofori D., & Mohamed S.A., 2014.** African weaver ant-produced semiochemicals impact on foraging behaviour and parasitism by the opiine parasitoid, *Fopius arisanus* on *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae). *Biological Control*, 79: 49-57.
- Appiah E.F., Ekesi S., Salifu D., Afreh-Nuamah K., Obeng-Ofori D., Khamis F., & Mohamed S.A., 2013.** Effect of temperature on immature development and longevity of two introduced Opiine parasitoids on *Bactrocera invadens*. *Journal of Applied Entomology*, 137 (8): 571-579.
- Arbab A. & McNeill M.R., 2011.** Determining suitability of thermal development models to estimate temperature parameters for embryonic development of *Sitona lepidus* Gyll. (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Pest Science*, 84 (3): 303-311.
- Argov Y., Blanchet A., & Gazit Y., 2011.** Biological control of the Mediterranean fruit fly in Israel: biological parameters of imported parasitoid wasps. *Biological Control*, 59 (2): 209-214.
- Ayelo P.M., Sinzogan A.A., Bokonon-Ganta A.H., & Karlsson M.F., 2017.** Host species and vegetable fruit suitability and preference by the parasitoid wasp *Fopius arisanus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 163 (1): 70-81.

- Azrag A.G.A., Murungi L.K., Tonnang H.E.Z., Mwenda D., & Babin R., 2017.** Temperature-dependent models of development and survival of an insect pest of African tropical highlands, the coffee antestia bug *Antestiopsis thunbergii* (Hemiptera: Pentatomidae). *Journal of Thermal Biology*, 70: 27-36.
- Azrag A.G.A., Pirk C.W.W., Yusuf A.A., Pinar F., Niassy S., Mosomtai G., & Babin R., 2018.** Prediction of insect pest distribution as influenced by elevation: combining field observations and temperature-dependent development models for the coffee stink bug, *Antestiopsis thunbergii* (Gmelin). *PLOS ONE*, 13 (6): e0199569. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199569>
- Badii K.B., Billah M.K., Afreh-Nuamah K., & Obeng-Ofori D., 2015a.** Species composition and host range of fruit-infesting flies (Diptera: Tephritidae) in Northern Ghana. *International Journal of Tropical Insect Science*, 35 (03): 137-151.
- Badii K.B., Billah M.K., Afreh-Nuamah K., Obeng-Ofori D., & Nyarko G., 2015b.** Review of the pest status, economic impact and management of fruit-infesting flies (Diptera: Tephritidae) in Africa. *African Journal of Agricultural Research*, 10 (12): 1488-1498.
- Bateman M.A., 1972.** The ecology of fruit flies. *Annual review of entomology*, 17 (1): 493-518.
- Bautista R.C. & Harris E.J., 1996.** Effect of fruit substrates on parasitization of tephritid fruit flies (Diptera) by the parasitoid *Biosteres arisanus* (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology*, 25 (2): 470-475.
- Bautista R.C., Harris E.J., & Lawrence P.O., 1998.** Biology and rearing of the fruit fly parasitoid *Biosteres arisanus*: clues to insectary propagation. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 89 (1): 79-86.
- Bautista R.C., Harris E.J., & Vargas R.I., 2001.** The fruit fly parasitoid *Fopius arisanus*: reproductive attributes of pre-released females and the use of added sugar as a potential food supplement in the field. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 101 (3): 247-255.
- Bautista R.C., Harris E.J., Vargas R.I., & Jang E.B., 2004.** Parasitization of melon fly (Diptera: Tephritidae) by *Fopius arisanus* and *Psytalia fletcheri* (Hymenoptera: Braconidae) and the effect of fruit substrates on host preference by parasitoids. *Biological Control*, 30 (2): 156-164.
- Beaumont L.J., Hughes L., & Poulsen M., 2005.** Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling*, 186 (2): 251-270.
- Bele M.Y., Tiani A.M., Somorin O.A., & Sonwa D.J., 2013.** Exploring vulnerability and adaptation to climate change of communities in the forest zone of Cameroon. *Climatic Change*, 119 (3-4): 875-889.
- Bennett D.M. & Hoffmann A.A., 1998.** Effects of size and fluctuating asymmetry on field fitness of the parasitoid *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Journal of Animal Ecology*, 67: 580-591.
- Bokonon-Ganta A.H., Ramadan M.M., & Messing R.H., 2007.** Reproductive biology of *Fopius ceratitivorus* (Hymenoptera: Braconidae), an egg-larval parasitoid of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Biological Control*, 41 (3): 361-367.

- Boggs C.L., 2009.** Understanding insect life histories and senescence through a resource allocation lens. *Functional Ecology*, 23 (1): 27-37.
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., & Shostak A.W., 1997.** Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of Parasitology*, 83 (4): 575.
- Byeon Y.W., Tuda M., Takagi M., Kim J.H., & Choi M.Y., 2011.** Life history parameters and temperature requirements for development of an aphid parasitoid, *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Environmental Entomology*, 40 (2): 431-440.
- CABI, 2018.** *Bactrocera dorsalis*. In, Invasive Species Compendium, CAB International. Wallingford, UK. www.cabi.org/cpc.
- Calvitti M., Antonelli M., Moretti R., & Bautista R.C., 2002.** Oviposition response and development of the egg-pupal parasitoid *Fopius arisanus* on *Bactrocera oleae*, a tephritid fruit fly pest of olive in the Mediterranean basin. *Entomologia experimentalis et applicata*, 102 (1): 65-73.
- Campbell A., Frazer B.D., Gilbert N., Gutierrez A.P., & Mackauer M., 1974.** Temperature requirements of some aphids and their parasites. *The Journal of Applied Ecology*, 11 (2): 431-438.
- Carey J.R., 2001.** Insect biodemography. *Annual Review of Entomology*, 46 (1): 79-110.
- Carmichael A.E., Wharton R.A., & Clarke A.R., 2005.** Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of tropical fruit flies (Diptera: Tephritidae) of the Australian and South Pacific region. *Bulletin of Entomological Research*, 95: 545-569.
- Caron V., Myers J.H., & Gillespie D.R., 2008.** Fitness-related traits in a parasitoid fly are mediated by effects of plants on its host. *Journal of Applied Entomology*, 132 (8): 663-667.
- Chen C.-C., Dong Y.-J., Li C.-T. & Liu K.-Y., 2006.** Movement of the Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae), in a guava orchard with special reference to its population changes. *Formosan Entomologist*, (2): 143-159.
- Chinajariyawong A., Clarke A.R., Jirasurat M., Kritsaneepiboon S., Lahey H.A., Vijayasegaran S., & Walter G.H., 2000.** Survey of Opiine parasitoids of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Thailand and Malaysia. *Raffles Bulletin of Zoology*, 48 (1): 71-102.
- Chow A. & Heinz K.M., 2005.** Using hosts of mixed sizes to reduce male-biased sex ratio in the parasitoid wasp, *Diglyphus isaea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 117 (3): 193-199.
- Clarke A.R., Armstrong K.F., Carmichael A.E., Milne J.R., Raghu S., Roderick G.K., & Yeates D.K., 2005.** Invasive phytophagous pests arising through a recent tropical evolutionary radiation: the *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies. *Annual Review of Entomology*, 50 (1): 293-319.
- Copeland R.S., Wharton R.A., Luke Q., De Meyer M., Lux S., Zenz N., Machera P., & Okumu M., 2006.** Geographic distribution, host fruit, and parasitoids of African fruit fly pests *Ceratitis anonae*, *Ceratitis cosyra*, *Ceratitis fasciventris*, and *Ceratitis rosa* (Diptera: Tephritidae) in Kenya. *Annals of the Entomological Society of America*, 99 (2): 261-278.
- Cugala D., Ekesi S., Ambasse D., Adamu R.S., & Mohamed S.A., 2014.** Assessment of ripening stages of Cavendish dwarf bananas as host or non-host to *Bactrocera invadens*. *Journal of Applied Entomology*, 138 (6): 449-457.

- Cugala D., Jordane J.J., & Ekesi S., 2017.** Non-host status of papaya cultivars to the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae), in relation to the degree of fruit ripeness. *International Journal of Tropical Insect Science*, 37 (01): 19-29.
- Danjuma S., Boonrotpong S., Thaochan N., Permkam S., & Satasook C., 2014.** Seasonality of the Asian papaya fruit fly *Bactrocera papayae* Drew and Hancock (Diptera: Tephritidae) on guava *Psidium guajava* in peninsular Thailand. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 2(5): 276-284.
- De Meyer M., Copeland R.S., Lux S.A., Mansell M., Quilici S., Wharton R.A., White I.M., & Zenz N.J., 2002.** Annotated checklist of host plants for Afrotropical fruit flies (Diptera: Tephritidae) of the genus *Ceratitis*. 27. Koninklijk Museum voor Midden-Afrika, 91 p.
- De Meyer M., Mohamed S., & White M., 2014.** Invasive fruit fly pests in Africa: A diagnostic tool and information reference for the four Asian species of fruit fly (Diptera, Tephritidae) that have become accidentally established as pests in Africa, including the Indian Ocean islands. <http://www.africamuseum.be/fruitfly/AfroAsia.htm> (consulté le 14 février 2016).
- De Meyer M., Robertson M.P., Mansell M.W., Ekesi S., Tsuruta K., Mwaiko W., Vayssières J.-F., & Peterson A.T., 2010.** Ecological niche and potential geographic distribution of the invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera, Tephritidae). *Bulletin of Entomological Research*, 100 (01): 35-48.
- De Villiers M., Hattingh V., Kriticos D.J., Brunel S., Vayssières J.-F., Sinzogan A., Billah M.K., Mohamed S.A., Mwatawala M., Abdelgader H., Salah F.E.E., & De Meyer M., 2016.** The potential distribution of *Bactrocera dorsalis*: considering phenology and irrigation patterns. *Bulletin of Entomological Research*, 106 (01): 19-33.
- Desneux N., Wajnberg E., Wyckhuys K.A.G., Burgio G., Arpaia S., Narváez-Vasquez C.A., González-Cabrera J., Catalán Ruescas D., Tabone E., Frandon J., Pizzol J., Poncet C., Cabello T., & Urbaneja A., 2010.** Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*: Ecology, geographic expansion and prospects for biological control. *Journal of Pest Science*, 83 (3): 197-215.
- Dongmo M., 2013.** Etude de quelques traits de vie de *Bactrocera invadens* Drew, Tsuruta & White, 2005 (Diptera: Tephritidae) sous différentes conditions de températures. Master en Biologie des Organismes Animaux, Université de Yaoundé I, 40 p.
- Drew R.A.I. & Romig M.C., 1999.** The Biology and behavior of flies in the tribe Dacini (Dacinae). In, Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior. **Aluja M. & Norrbom A.L.** (éds). Boca Raton, CRC Press, pp. 535-546.
- Drew R.A.I., Tsuruta K., & White I.M., 2005.** A new species of pest fruit fly (Diptera: Tephritidae: Dacinae) from Sri Lanka and Africa. *African Entomology*, 13 (1): 149-154.
- Dukas R. & Duan J.J., 2000.** Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology*, 11 (5): 536-543.
- Durak R. & Borowiak-Sobkowiak B., 2013.** Influence of temperature on the biological parameters of the anholocyclic species *Cinara tujafilina* (Homoptera: Aphidoidea). *Open Life Sciences*, 8 (6): 570-577.

- Duyck P.-F., David P., & Quilici S., 2004.** A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology*, 29 (5): 511-520.
- Eben A., Benrey B., Sivinski J., & Aluja M., 2000.** Host species and host plant effects on preference and performance of *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology*, 29 (1): 87-94.
- Eitam A. & Vargas R.I., 2007.** Host habitat preference of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of tephritid fruit flies. *Annals of the Entomological Society of America*, 100 (4): 603-608.
- Ekesi S. & Billah M.K., 2006.** A field guide to the management of economically important tephritid fruit flies in Africa. Nairobi, Kenya: ICIPE Science Press, 206 p.
- Ekesi S., Billah M.K., Nderitu P.W., Lux S.A., & Rwomushana I., 2009.** Evidence for competitive displacement of *Ceratitidis cosyra* by the invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) on mango and mechanisms contributing to the displacement. *Journal of Economic Entomology*, 102 (3): 981-991.
- Ekesi S., De Meyer M., Mohamed S.A., Virgilio M., & Borgemeister C., 2016.** Taxonomy, ecology, and management of native and exotic fruit fly species in Africa. *Annual Review of Entomology*, 61 (1): 219-238. Africa. *Bulletin of entomological research*, 96 (04): 379-386.
- Ekesi S. & Mohamed S.A., 2011.** Mass rearing and quality control parameters for Tephritid fruit flies of economic importance in Africa. In, Wide spectra of quality control. **Akyar I.** (éd.). Croati, InTech, pp. 387-410.
- Ekesi S., Mohamed S., & Hanna R., 2010.** Rid fruits and vegetables in Africa of notorious fruit flies. *CGIAR SP-IPM Tech. Innov. Brief*, 4: 1-2.
- Ekesi S., Nderitu P.W., & Rwomushana I., 2006.** Field infestation, life history and demographic parameters of the fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) in Africa. *Bulletin of entomological research*, 96 (04): 379-386.
- Elono A.P.S., Alene D.C., Heumou C.R., Ngassam P., & Djieto-Lordon C., 2016.** Diversity, abundance and incidence of fruit pest insects on three *Solanum* varieties (Solanaceae) in two agro-ecological zones of Southern Cameroon. *African Journal of Agricultural Research*, 11 (39): 3788-3798.
- Ero M.M., Hamacek E.L., Peek T., & Clarke A.R., 2010.** Preference among four *Bactrocera* species (Diptera: Tephritidae) by *Diachasmimorpha kraussii* (Fullaway) (Hymenoptera: Braconidae): host preference by *D. kraussii*. *Australian Journal of Entomology*, 49 (4): 324-331.
- Ero M.M., Neale C.J., Hamacek E., Peek T., & Clarke A.R., 2011.** Preference and performance of *Diachasmimorpha kraussii* (Fullaway) (Hymenoptera: Braconidae) on five commercial fruit species: *D. kraussii* host fruit use. *Journal of Applied Entomology*, 135 (3): 214-224.
- EUNSPH., 2018.** Interceptions of harmful organisms in imported plants and other objects: Data from Europhyt-European Union Notification System on Plant Health (EUNSPH). https://ec.europa.eu/food/plant/plant_health_biosecurity/europhyt_en (consulté le 15 décembre 2018).

- Fand B.B., Tonnang H.E.Z., Kumar M., Bal S.K., Singh N.P., Rao D.V.K.N., Kamble A.L., Nangare D.D., & Minhas P.S., 2014a.** Predicting the impact of climate change on regional and seasonal abundance of the mealybug *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Hemiptera: Pseudococcidae) using temperature-driven phenology model linked to GIS. *Ecological Modelling*, 288: 62-78.
- Fand B.B., Tonnang H.E.Z., Kumar M., Kamble A.L., & Bal S.K., 2014b.** A temperature-based phenology model for predicting development, survival and population growth potential of the mealybug, *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Hemiptera: Pseudococcidae). *Crop Protection*, 55: 98-108.
- Fay H.A., Drew R.A.I., & Lloyd A.C., 1997.** Management of fruit flies in the Pacific. In, ACIAR Proceedings. **Allwood R.A.I. A.J. & Drew R.A.I.** (eds.). Canberra, ACIAR, pp. 259-261.
- Fletcher B.S., 1987.** The biology of dacine fruit flies. *Annual review of entomology*, 32 (1): 115-144.
- Fullaway D.T., 1951.** Review of the Indo-australasian parasites of the fruit flies (Tephritidae). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 14: 243-250
- Gnanvossou D., Hanna R., Bokonon-Ganta A., Ekesi S., & Mohamed S.A., 2016.** Release, establishment and spread of the natural enemy *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) for control of the invasive Oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in Benin, West Africa. In, Fruit fly research and development in Africa - Towards a sustainable management strategy to improve horticulture. **Ekesi S., Mohamed S.A. & De Meyer M.** (éds.). Switzerland, Springer International Publishing, pp. 575-600.
- Gnanvossou D., Hanna R., Goergen G., Salifu D., Tanga C.M., Mohamed S.A., & Ekesi S., 2017.** Diversity and seasonal abundance of tephritid fruit flies in three agro-ecosystems in Benin, West Africa. *Journal of Applied Entomology*, 141 (10): 798-809.
- Goergen G., Vayssières J.-F., Gnanvossou D., & Tindo M., 2011.** *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae), a new invasive fruit fly pest for the Afrotropical region: Host plant range and distribution in West and Central Africa. *Environmental Entomology*, 40 (4): 844-854.
- Gonçalves R.D.S., Manoukis N.C., & Nava D.E., 2017.** Effect of *Fopius arisanus* oviposition experience on parasitization of *Bactrocera dorsalis*. *BioControl*, 62 (5): 595-602.
- Groth M.Z., Loeck A.E., Nörnberg S.D., Bernardi D., & Nava D.E., 2016.** Biology of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in two species of fruit flies. *Journal of Insect Science*, 16 (1): 1-7.
- Groth M.Z., Loeck A.E., Nornberg S.D., Bernardi D., & Nava D.E., 2017.** Biology and thermal requirements of *Fopius arisanus* (Sonan, 1932) (Hymenoptera: Braconidae) reared on *Ceratitis capitata* eggs (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Neotropical Entomology*, 46 (5): 554-560.
- Grout T.G. & Stoltz K.C., 2007.** Developmental rates at constant temperatures of three economically important *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) from Southern Africa. *Environmental Entomology*, 36 (6): 1310-1317.
- Hance T., van Baaren J., Vernon P., & Boivin G., 2007.** Impact of extreme temperatures on parasitoids in a climate change perspective. *Annual Review of Entomology*, 52 (1): 107-126.

- Hanna R., Gnanvossou D., Bokonon-Ganta A., & Saizonou S., 2008a.** Releases of *Fopius arisanus* for effective and sustainable fruit fly control in Africa. *Fighting fruit and vegetable flies regionally in Western Africa*, 6: 1-4.
- Hanna R., Gnanvossou D., Goergen G., Bokonon-Ganta A.H., Mohamed S.A., Ekesi S., Fiaboe K.K.M., & Agnontchémè A.I., 2020.** Efficiency of food-based attractants for monitoring tephritid fruit flies diversity and abundance in mango systems across three West African agro-ecological zones. *Journal of Economic Entomology*, 113 (2): 860-871. doi: 10.1093/jee/toz338.
- Hanna R., Gnanvossou D., & Grout T., 2008b.** Male annihilation for the control of *Bactrocera invadens* and *Ceratitis cosyra* in mango orchards. *Fighting fruit and vegetable flies regionally in Western Africa*, 7: 1-4.
- Haramoto F.H., 1953.** The biology of *Opius oophilus* Fullaway (Braconidae: Hymenoptera). Master Thesis, University of Hawaii, 66p.
- Harris E.J. & Bautista R.C., 1996.** Effects of fruit fly host, fruit species, and host egg to female parasitoid ratio on the laboratory rearing of *Biosteres arisanus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 79 (2): 187-194.
- Harris E.J., Bautista R.C., Vargas R.I., & Jang E.B., 2007.** Rearing *Fopius arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae) in Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 39: 121-126.
- Harvey J.A. & Strand M.R., 2002.** The developmental strategies of endoparasitoid wasps vary with host feeding ecology. *Ecology*, 83 (9): 2439-2451.
- Haye T., Olfert O., Weiss R.M., Gariépy T.D., Broadbent B., & Kuhlmann U., 2013.** Bioclimatic analyses of distributions of a parasitoid *Peristenus digoneutis* and its host species *Lygus* spp. in Europe and North America. *Agricultural and Forest Entomology*, 15 (1): 43-55.
- Hee A., Wee S.-L., Nishida R., Ono H., Hendrichs J., Haymer D.S., & Tan K.-H., 2015.** Historical perspective on the synonymization of the four major pest species belonging to the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera, Tephritidae). *ZooKeys*, 540: 323-338.
- Heumou C.R., Djiéto-Lordon C., Aléné C.D., & Elono Azang S.P., 2015.** Diversity and agronomic status of tomato and pepper fruit pests in two agro-ecological zones of Southern Cameroon: Western highland and the Southern plateau of Cameroon. *African Journal of Agricultural Research*, 10 (11): 1224-1232.
- Hurtrel B., Quilici S., Nénon J.-P., & LeLannic J., 2001.** Preimaginal developmental biology of *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron), a parasitoid of the Mediterranean fruit fly. *International Journal of Tropical Insect Science*, 21 (01): 81-88.
- IAEA, 2003.** Trapping guideline for area-wide fruit fly programmes. Joint FAO/IAEA Programme. Vienna-Austria, International Atomic Energy Agency, 47 p.
- IPCC, 2007.** Climate change: impacts, adaptation and vulnerability. Summary for policymakers. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Summary approved at the 8th Session of Working Group II of the IPCC, Brussels, April 2007, 976p.

- Isabirye B.E., Akol A.M., Mayamba A., Nankinga C.K., & Rwomushana I., 2015.** Species composition and community structure of fruit flies (Diptera: Tephritidae) across major mango-growing regions in Uganda. *International Journal of Tropical Insect Science*, 35 (02): 69-79.
- Jervis M.A. & Copland M.J.W., 1996.** The life cycle. In, Insect natural enemies: practical approaches to their study and evaluation. **Jervis M.A. & Kidd N.** (éds.). London, Chapman and Hall, pp. 63-160.
- Jose L., Cugala D., & Santos L., 2013.** Assessment of invasive fruit fly fruit infestation and damage in Cabo Delgado province, northern Mozambique. *African Crop Science Journal*, 21 (1): 21-28.
- Khadioli N., Tonnang Z.E.H., Muchugu E., Ong'amo G., Achia T., Kipchirchir I., Kroschel J., & Le Ru B., 2014.** Effect of temperature on the phenology of *Chilo partellus* (Swinhoe) (Lepidoptera, Crambidae); simulation and visualization of the potential future distribution of *C. partellus* in Africa under warmer temperatures through the development of life-table parameters. *Bulletin of Entomological Research*, 104 (06): 809-822.
- Kocourek F., Havelka J., Beránková J., & Jarošik V., 1994.** Effect of temperature on development rate and intrinsic rate of increase of *Aphis gossypii* on greenhouse cucumber. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 71: 59-64.
- Kroschel J., Sporleder J., Tonnang H.E.Z., Juarez H., Carhuapoma J.C., & Simon R., 2013.** Predicting climate change-caused changes in global temperature on potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) distribution and abundance using phenology modeling and GIS mapping. *Agricultural and Forest Meteorology*, 170: 228-241.
- Kroschel J., Mujica N., Carhuapoma P., Juarez H., Okonya J., Le Ru B., & Hanna R., 2014.** Adaptation to pest risks under future Climates in Africa. *CGIAR Research Program on Roots, Tubers and Bananas (RTB)*, Lima, Peru, 36 p.
- Kuate J., Bella-Manga, Damesse F., Kouodiekong L., Ndindeng S.A., David O., & Parrot L., 2006.** Enquête sur les cultures fruitières dans les exploitations familiales agricoles en zone humide du Cameroun. *Fruits*, 61 (6): 373-387.
- Lane J.M., Kumar S., Yee W., & Stark J.D., 2018.** *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) and its host fly *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 154: 65-78.
- Leather S.R., Wade F.A., & Godfray H.C.J., 2005.** Plant quality, progeny sequence, and the sex ratio of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoidis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115 (2): 311-321.
- Leroux M., 2001.** The meteorology and climate of tropical Africa. 1^{re} éd. Berlin, Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 548 p.
- Leyva J.L., Browning H.W., & Gilstrap F.E., 1991.** Effect of host fruit species, size, and color on parasitization of *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) by *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology*, 20 (5): 1469-1474.
- Logan J.A., Wollkind D.J., Adkins S.W., & Tanigoshi L.K., 1976.** An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Ecological Entomology*, 5: 1133-1140.

- Lopez M., Sivinski J., Rendon P., Holler T., Bloem K., Copeland R., Trostle M., & Aluja M., 2003.** Colonization of *Fopius ceratitivorius*, a newly discovered African egg-pupal parasitoid (Hymenoptera: Braconidae) of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Florida entomologist*, 86 (1): 53-60.
- Magarey R.D., Fowler G.A., Borchert D.M., Sutton T.B., Colunga-Garcia M., & Simpson J.A., 2007.** NAPPFAST: an internet system for the weather-based mapping of plant pathogens. *Plant Disease*, 91 (4): 336-345.
- Manrakhan A., 2006.** Fruit fly monitoring-purpose, tools and methodology. In, A field guide to the management of economically important tephritid fruit flies in Africa. **Ekesi S. & Billah M.K.** (éds.). Nairobi, *icipe* Science Press, pp. 1-17.
- Manrakhan A., 2016.** Detection and monitoring of fruit flies in Africa. In, Fruit fly research and development in Africa - Towards a sustainable management strategy to improve horticulture. **Ekesi S., Mohamed S. & De Meyer M.** (éds.). Switzerland, Springer International Publishing, pp. 253-273.
- Martínez-Ferrer M.T., Navarro C., Campos J.M., Marzal C., Fibla J.M., Bagues L., & Garcia-Marí F., 2010.** Seasonal and annual trends in field populations of Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*, in Mediterranean citrus groves: comparison of two geographic areas in eastern Spain. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 8 (3): 757-765.
- Meirelles R.N., Redaelli L.R., & Ourique C.B., 2013.** Comparative biology of *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) reared on *Anastrepha fraterculus* and *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist*, 96 (2): 412-418.
- Messenger P.S. & Flitters N.E., 1958.** Effect of constant temperature environments on the egg stage of three species of Hawaiian fruit flies. *Annals of the Entomological Society of America*, 51 (2): 109-119.
- Messing R.H., Klungness L.M., Jang E.B., & Nishijima K.A., 1996.** Response of the melon fly parasitoid *Pysttalia fletcheri* (Hymenoptera: Braconidae) to host-habitat stimuli. *Journal of insect behavior*, 9 (6): 933-945.
- Mills N.J. & Wajnberg E., 2008.** Optimal foraging behavior and efficient biological control methods. In, Behavioral ecology of insect parasitoids. **Wajnberg E., Bernstein C. & van Alphen J.** (éds.). Oxford UK, Blackwell Publishing, pp. 1-30.
- Mohamed S.A., Ekesi S., & Hanna R., 2008.** Evaluation of the impact of *Diachasmimorpha longicaudata* on *Bactrocera invadens* and five African fruit fly species. *Journal of Applied Entomology*, 132 (9-10): 789-797.
- Mohamed S.A., Ekesi S., & Hanna R., 2010.** Old and new host-parasitoid associations: parasitism of the invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) and five African fruit fly species by *Fopius arisanus*, an Asian opiine parasitoid. *Biocontrol Science and Technology*, 20 (2): 183-196.
- Mohamed S.A., Ramadan M.M., & Ekesi S., 2016.** In and out of Africa: Parasitoids used for biological control of fruit flies. In, Fruit fly research and development in Africa - towards a sustainable management strategy to improve horticulture. **Ekesi S., Mohamed S.A. & De Meyer M.** (eds.).Switzerland, Springer International Publishing, pp. 325-368.

- Mohamed S.A., Wharton R.A., Mérey G. von, & Schulthess F., 2006.** Acceptance and suitability of different host stages of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) and seven other tephritid fruit fly species to *Tetrastichus giffardii* Silvestri (Hymenoptera: Eulophidae). *Biological Control*, 39 (3): 262-271.
- Mokam D.G., Aln D.C., Lumaret J.-P., Delvare G., & Djieto-Lordon C., 2014.** First record of *Dacus (Lophodacus) hamatus* (Diptera: Tephritidae) in Cameroon, with emphasis on a new host plant *Lagenaria siceraria* (Cucurbitaceae). *African Journal of Agricultural Research*, 9 (7): 636-642.
- Mokam D.G., Djiéto-Lordon C., Bilong Bilong C.-F., & Lumaret J.-P., 2018.** Host susceptibility and pest status of fruit flies (Diptera: Tephritidae) attacking cucurbits in two agroecological zones of Cameroon, Central Africa. *African Entomology*, 26 (2): 317.
- Montoya P., Suárez A., López F., & Cancino J., 2009.** *Fopius arisanus* oviposition in four *Anastrepha* fruit fly species of economic importance in Mexico. *BioControl*, 54 (3): 437-444.
- Moral P., 1964.** Essai sur les régions pluviométriques de l'Afrique de l'Ouest. *Annales de Géographie*, 73 (400): 660-686.
- Moretti R. & Calvitti M., 2003.** Mortality by parasitization in the association between the egg-pupal parasitoid *Fopius arisanus* and *Ceratitis capitata*. *BioControl*, 48 (3): 275-291.
- Mujica N., Sporleder M., Carhuapoma P., & Kroschel J., 2017.** A Temperature-dependent phenology model for *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). *Journal of Economic Entomology*, 110 (3): 1333-1344.
- Muriithi B.W., Affognon H.D., Diiro G.M., Kingori S.W., Tanga C.M., Nderitu P.W., Mohamed S.A., & Ekesi S., 2016.** Impact assessment of Integrated Pest Management (IPM) strategy for suppression of mango-infesting fruit flies in Kenya. *Crop Protection*, 81: 20-29.
- Mwatawala M.W., De Meyer M., Makundi R.H., & Maerere A.P., 2006a.** Biodiversity of fruit flies (Diptera, Tephritidae) in orchards in different agro-ecological zones of the Morogoro region, Tanzania. *Fruits*, 61 (5): 321-332.
- Mwatawala M.W., De Meyer M.W., Makundi R.H., & Maerere A.P., 2006b.** Seasonality and host utilization of the invasive fruit fly, *Bactrocera invadens* (Dipt., Tephritidae) in Central Tanzania. *Journal of Applied Entomology*, 130 (9-10): 530-537.
- Mwatawala M.W., De Meyer M., Makundi R.H., & Maerere A.P., 2009a.** Design of an ecologically-based IPM program for fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Tanzania. *Fruits*, 64 (2): 83-90.
- Mwatawala M.W., De Meyer M.W., Makundi R.H., & Maerere A.P., 2009b.** Host range and distribution of fruit-infesting pestiferous fruit flies (Diptera, Tephritidae) in selected areas of Central Tanzania. *Bulletin of Entomological Research*, 99 (06): 629.
- Mwatawala M.W., White I.M., Maerere A.P., Senkondo F.J., & De Meyer M., 2004.** A new invasive *Bactrocera* species (Diptera: Tephritidae) in Tanzania: short communication. *African entomology*, 12 (1): 154-156.

- Mze Hassani I., 2017.** Etude écologique des mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) nuisibles aux cultures ruitières aux Comores. Thèse de Doctorat en Biologie Animale, Université de la Réunion, 120 p.
- Nakao A., Sugihara S., Maejima Y., Tsukada H., & Funakawa S., 2017.** Ferralsols in the Cameroon plateaus, with a focus on the mineralogical control on their cation exchange capacities. *Geoderma*, 285: 206-216.
- Nanga Nanga S., 2013.** Etude de quelques traits de vie de *Fopius arisanus* (Sonan, 1932) (Hymenoptera: Braconidae) élevé sur *Bactrocera invadens* Drew, Tsuruta & White, 2005 (Diptera: Tephritidae) sous différentes conditions de température. Master en Biologie des Organismes Animaux, Université de Yaoundé I, 42 p.
- N'Dépo O.R., Hala N., Allou K., Aboua L.R., Kouassi K.P., Vayssières J.-F., & De Meyer M., 2009.** Abondance des mouches des fruits dans les zones de production fruitières de Côte d'Ivoire : dynamique des populations de *Bactrocera invadens* (Diptera : Tephritidae). *Fruits*, 64 (5): 313-324.
- Ndiaye O., Ndiaye S., Djiba S., Ba C.T., Vaughan L., Rey J.-Y., & Vayssières J.-F., 2015.** Preliminary surveys after release of the fruit fly parasitoid *Fopius arisanus* Sonan (Hymenoptera Braconidae) in mango production systems in Casamance (Senegal). *Fruits*, 70 (2): 91-99.
- Ndiaye O., Vayssières J.-F., Yves Rey J., Ndiaye S., Diedhiou P.M., Ba C.T., & Diatta P., 2012.** Seasonality and range of fruit fly (Diptera: Tephritidae) host plants in orchards in Niayes and the Thiès Plateau (Senegal). *Fruits*, 67 (05): 311-331.
- Ndlela S., Mohamed S., Ndegwa P.N., Ong'Amo G.O., & Ekesi S., 2016.** Male Annihilation Technique using methyl eugenol for field suppression of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae) on mango in Kenya. *African Entomology*, 24 (2): 437-447.
- Ndo E.G.D., 2011.** Evaluation des facteurs de risque épidémiologique de la phaeoramulariose des agrumes dans les zones humides du Cameroun. Thèse de Doctorat en Biologie Intégrative des Plantes, Montpellier SupAgro, 202 p.
- Ndzana Abanda F.-X., Quilici S., Vayssières J.-F., Kouodiekong L., & Woin N., 2008.** Inventaire des espèces de mouches des fruits sur goyave dans la région de Yaoundé au Cameroun. *Fruits*, 63 (1): 19-26.
- Ngamo Tinkeu L., Ladang D., Vayssières J.-F., & Lyannaz J., 2010.** Diversité des espèces de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) dans un verger mixte dans la localité de Malang (Ngaoundéré, Cameroun). *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, 4 (5): 1425-1434.
- Nietschke B.S., Borchert D.M., Magarey R.D., & Ciomperlik M.A., 2008.** Climatological potential for *Scirtothrips dorsalis* (Thysanoptera: Thripidae) establishment in the United States. *Florida Entomologist*, 91 (1): 79-86.
- Noldus L.P., Buser J.H.M., & Vet L.E.M., 1988.** Volatile semiochemicals in host-community location of egg parasitoids. In, Insect parasitoids. **Bouletreau M. & Bonnot G.** (éds.). Lyon, Colloque INRA 48, pp. 19-20.
- Ode P.J. & Heinz K.M., 2002.** Host-size-dependent sex ratio theory and improving mass-reared parasitoid sex ratios. *Biological Control*, 24 (1): 31-41.

- Oslow D.M. & Andow D.A., 1998.** Larval crowding and adult nutrition effects on longevity and fecundity of female *Trichogramma nubilale* Ertle & Davis (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environmental Entomology*, 27 (2): 508-514.
- Ouedraogo S.N., 2011.** Dynamique spatio-temporelle des mouches des fruits (Diptera, Tephritidae) en fonction des facteurs biotiques et abiotiques dans les vergers de manguiers de l'Ouest du Burkina-Faso. Thèse de Doctorat en écophysiologie, Université Paris Est, 156 p.
- Ouédraogo S.N., Vayssières J.-F., Rémy Dabiré A., & Rouland-Lefèvre C., 2011.** Biodiversité des mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) en vergers de manguiers de l'Ouest du Burkina-Faso : Structure et comparaison des communautés de différents sites. *Fruits*, 66 (6): 393-404.
- Padmavathi C., Katti G., Sailaja V., Padmakumari A.P., Jhansilakshmi V., Prabhakar M., & Prasad Y.G., 2013.** Temperature thresholds and thermal requirements for the development of the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis*. *Journal of Insect Science*, 13 (96): 1-14.
- Peña J.E., Sharp J.L., & Wysoki M., 2002.** Tropical fruit pests and pollinators: biology, economic importance, natural enemies, and control. United Kingdom, CABI Publishing. Oxon, 430 p.
- Pérez J., Rojas J.C., Montoya P., Liedo P., & Castillo A., 2013.** *Anastrepha* egg deposition induces volatiles in fruits that attract the parasitoid *Fopius arisanus*. *Bulletin of Entomological Research*, 103 (03): 318-325.
- Pérez J., Rojas J.C., Montoya P., Liedo P., González F.J., & Castillo A., 2012.** Size, shape and hue modulate attraction and landing responses of the braconid parasitoid *Fopius arisanus* to fruit odour-baited visual targets. *BioControl*, 57 (3): 405-414.
- Pitcairn M.J. & Gutierrez A.P., 1992.** Influence of adult size and age on the fecundity and longevity of *Tetrastichus incertus* (Hymenoptera: Eulophidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 85 (1): 53-57.
- Poncio S., Medeiros Nunes A., Silva Gonçalves R., Lisboa H., Manica-Berto R., Silveira Garcia M., & Nava D.E., 2016.** Biology of *Doryctobracon brasiliensis* at different temperatures: development of life table and determining thermal requirements. *Journal of Applied Entomology*, 140 (10): 775-785.
- Purcell M.F., Duan J.J., & Messing R.H., 1997.** Response of three hymenopteran parasitoids introduced for fruit fly control to a gall-forming tephritid, *Procecidochares alani* (Diptera: Tephritidae). *Biological Control*, 9: 193-200.
- Quimio G.M. & Walter G.H., 2000.** Swarming, delayed sexual maturation of males, and mating behavior of *Fopius arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior*, 13 (6): 797-813.
- Quimio G.M. & Walter G.H., 2001.** Host preference and host suitability in an egg-pupal fruit fly parasitoid, *Fopius arisanus* (Sonan) (Hym., Braconidae). *Journal of Applied Entomology*, 125 (3): 135-140.

- Quinn B.K., 2017.** A critical review of the use and performance of different function types for modeling temperature-dependent development of arthropod larvae. *J. Therm. Biol*, 63: 65-77.
- R Development Core Team, 2018.** R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org> (consulté le 18 Septembre 2018).
- Rafoss T., 2003.** Spatial stochastic simulation offers potential as a quantitative method for pest risk analysis. *Risk Analysis*, 23: 651-661.
- Raghu S., Drew R.A.I., & Clarke A.R., 2004.** Influence of host plant structure and microclimate on the abundance and behavior of a tephritid fly. *Journal of Insect Behavior*, 17 (2): 179-190.
- Ramirez-Villegas J. & Jarvis A., 2010.** Downscaling global circulation model outputs: the delta method decision and policy analysis working paper No. 1. *Policy Analysis*, 1: 1-18.
- Régnière J., 1984.** A method of describing and using variability in development rates for the simulation of insect phenology. *The Canadian Entomologist*, 116 (10): 1367-1376.
- Régnière J., Powell J., Bentz B., & Nealis V., 2012.** Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling. *Journal of Insect Physiology*, 58 (5): 634-647.
- Rocha K.L., Mangine T., Harris E.J., & Lawrence P.O., 2004.** Immature stages of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Florida entomologist*, 87 (2): 164-168.
- Rousse P., 2007.** Spécificité parasitaire et sélection de l'hôte chez un parasitoïde ovo-pupal de mouches de fruits Tephritidae. Thèse de Doctorat en Biologie Animale, Université de la Réunion, 298 p.
- Rousse P., Chiroleu F., Domerg C., & Quilici S., 2007a.** Naive *Fopius arisanus* females respond mainly to achromatic cues. *Biological control*, 43 (1): 41-48.
- Rousse P., Chiroleu F., Veslot J., & Quilici S., 2007b.** The host- and microhabitat olfactory location by *Fopius arisanus* suggests a broad potential host range. *Physiological Entomology*, 32 (4): 313-321.
- Rousse P., Gourdon F., & Quilici S., 2006.** Host specificity of egg pupal parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) in La Reunion. *Biological Control*, 37: 284-290.
- Rousse P., Gourdon F., Roubaud M., Chiroleu F., & Quilici S., 2009.** Biotic and abiotic factors affecting the flight activity of *Fopius arisanus*, an egg-pupal parasitoid of fruit fly pests. *Environmental entomology*, 38 (3): 896-903.
- Rousse P., Harris E.J., & Quilici S., 2005.** *Fopius arisanus*, an egg-pupal parasitoid of Tephritidae. Overview. *Biocontrol News and Information*, 26 (2): 59-69.
- Roux E., Clain C., & Souvignet J., 2008.** Longévité et fécondité des femelles de *Fopius arisanus*, parasitoïde de mouches des fruits, et lâchers en verger de manguiers à la Réunion. 8eme conférence internationale sur les ravageurs en agriculture, Montpellier, France: 400-407.
- Roy M., 2002.** Impact potentiel des changements climatiques sur l'entomofaune agricole au Québec. Résumé de conférence, 65e Congrès de l'Ordre des agronomes du Québec, « Changements climatiques: comprendre pour mieux agir ».

<https://www.agrireseau.net/agroenvironnement/documents/Mroy1.pdf> (consulté le 12 Octobre 2019).

- Rwomushana I., Ekesi S., Gordon I., & Ogol C.K., 2008a.** Host plants and host plant preference studies for *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) in Kenya, a new invasive fruit fly species in Africa. *Annals of the Entomological Society of America*, 101 (2): 331-340.
- Rwomushana I., Ekesi S., Ogol C., & Gordon I., 2008b.** Effect of temperature on development and survival of immature stages of *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Applied Entomology*, 132 (9-10): 832-839.
- Sagarra L.A., Vincent C., & Stewart R.K., 2001.** Body size as an indicator of parasitoid quality in male and female *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Bulletin of Entomological Research*, 91 (05): 363-367.
- Saliou A.R.A., Oumarou M., & Sinsin B.A., 2015.** Modélisation des niches écologiques des ligneux fourragers en condition de variabilité bioclimatique dans le Moyen-Bénin (Afrique de l'ouest). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 70 (4): 1-12.
- San Jose M., Leblanc L., Geib S.M., & Rubinoff D., 2013.** An evaluation of the species status of *Bactrocera invadens* and the systematics of the *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) complex. *Annals of the Entomological Society of America*, 106 (6): 684-694.
- Sar S., Balagawi S., Mararuai A., & Putulan D., 2001.** Fruit fly research and development in PNG. Proceedings of the Papua New Guinea Food and Nutrition 2000 Conference, PNG University of Technology. Lae, Papua New Guinea: 571-576.
- Schutze M.K., Aketarawong N., Amornsak W., Armstrong K.F., Augustinos A.A., Barr N., Bo W., Bourtzis K., Boykin L.M., CáCeres C., Cameron S.L., Chapman T.A., Chinvinijkul S., Chomič A., De Meyer M., Drosopoulou E., Englezou A., Ekesi S., Gariou-Papalexioiu A. et al., 2015a.** Synonymization of key pest species within the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae): taxonomic changes based on a review of 20 years of integrative morphological, molecular, cytogenetic, behavioural and chemoecological data. *Systematic Entomology*, 40 (2): 456-471.
- Schutze M.K., Mahmood K., Pavasovic A., Bo W., Newman J., Clarke A.R., Krosch M.N., & Cameron S.L., 2015b.** One and the same: integrative taxonomic evidence that *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) is the same species as the Oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis*. *Systematic Entomology*, 40 (2): 472-486.
- Sétamou M., Jiang N., & Schulthess F., 2005.** Effect of the host plant on the survivorship of parasitized *Chilo partellus* Swinhoe (Lepidoptera: Crambidae) larvae and performance of its larval parasitoid *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control*, 32 (2): 183-190.
- Sidhu J.S., 2012.** Tropical Fruit II: Production, processing and quality of guava, lychee, and papaya. In, Handbook of fruits and fruit processing, Second Edition. **Sinha N.K., Sidhu J.S., Barta J., Wu J.S.B. & Cano M.P.** (éds.). United Kingdom, Wiley, pp. 565-589.
- Sivinski J. & Aluja M., 2012.** The roles of parasitoid foraging for hosts, food and mates in the augmentative control of Tephritidae. *Insects*, 3 (3): 668-691.

- Soh B.S.B., Kekeunou S., Nanga Nanga S., Dongmo M., & Rachid H., 2018.** Effect of temperature on the biological parameters of the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae*. *Ecology and Evolution*, 8 (23): 11819-11832.
- Son Y., Groves R.L., Daane K.M., Morgan D.J.W., Krugner R., & Johnson M.W., 2010.** Estimation of feeding threshold for *Homalodisca vitripennis* (Hemiptera: Cicadellidae) and its application to prediction of overwintering mortality. *Environmental Entomology*, 39 (4): 1264-1275.
- Sougnabé S.P., Woin N., Lyannaz J.-P., Rey J.-Y., Bourou S., Gandebe M., & Gnemakando J., 2009.** Caractérisation des bassins et des systèmes de production fruitière dans les savanes d'Afrique centrale. In, Savanes africaines en développement: innover pour durer. **Seiny Boukar L., Boumard P.** (eds.). Garoua, Actes du colloque PRASAC, p 11.
- Southwood T. & Henderson A., 2000.** Ecological methods. United Kingdom, Oxford, 575 p.
- Sporleder M., Kroschel J., Quispe M.R.G., & Lagnaoui A., 2004.** A temperature-based simulation model for the potato tuberworm, *Phthorimaea operculella* Zeller (Lepidoptera; Gelechiidae). *Environmental Entomology*, 33 (3): 477-486.
- Sporleder M., Simon R., & Juarez H., 2008.** Regional and seasonal forecasting of the potato tuber moth using a temperature-driven phenology model linked with geographic information systems. In, Integrated pest management for the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* Zeller - a potato pest of global proportion. **Kroschel, J & Lacey, L.** (éds.). Weikersheim, Germany, Margraf Publishers, pp. 15-30.
- Sporleder M., Tonnang H.E., Carhuapoma P., Gonzales J.C., Juarez H., & Kroschel J., 2013.** Insect Life Cycle Modelling (ILCYM) Software. A new tool for regional and global insect pest risk assessments under current and future climate change scenarios. *Potential Invasive Pests of Agricultural Crops*, 3: 412.
- Stuhl C., Sivinski J., Teal P., Paranhos B., & Aluja M., 2011.** A compound produced by frugivorous Tephritidae (Diptera) larvae promotes oviposition behavior by the biological control agent *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology*, 40 (3): 727-736.
- Suchel J.-B., 1988.** Les climats du Cameroun. Université de Saint-Etienne, 9, rue Theodore de Banville, 42100.
- Sutherst R.W., Maywald G.F., & Kriticos D., 2007.** CLIMEX version 3 user's guide. Preprint. <https://www.hearne.software/getattachment/0343c9d5-999f-4880-b9b2-1c3eea908f08/ClimexUser-Guide.aspx>. Cited. Australia: CSIRO.
- Tamesse J.L., Messi J., Soufo E.S., Kambou J., Tiago A.B., Ndongo A.O., & Dzokou V.J., 2002.** Complexe des parasitoïdes de *Trioza erytrae* (Del Guercio) (Homoptera : Triozidae), psylle des agrumes au Cameroun. *Fruits*, 57 (1): 19-28.
- Tan K.H., Nishida R., Jang B.E., Nishida R., & Epsky N., 2014.** Pheromones, male lures, and trapping of Tephritid fruit flies. In, Trapping and the detection, control, and regulation of Tephritid fruit flies. **Shelly T., Epsky N., Jang E. B., Reyes-Flores J. & Vargas R.** (éds.). Netherlands, Springer, pp. 15-74.
- Tan K.H., Tokushima I., Ono H., & Nishida R., 2011.** Comparison of phenylpropanoid volatiles in male rectal pheromone gland after methyl eugenol consumption, and molecular

phylogenetic relationship of four global pest fruit fly species: *Bactrocera invadens*, *B. dorsalis*, *B. correcta* and *B. zonata*. *Chemoecology*, 21 (1): 25-33.

- Tchoundjeu Z., Asaah E.K., Anegebeh P., Degrande A., Mbile P., Facheux C., Tsobeng A., Atangana A.R., Ngo-Mpeck M.L., & Simons A.J., 2006.** Putting participatory domestication into practice in West and Central Africa. *Forests, Trees and Livelihoods*, 16 (1): 53-69.
- Temple L., 2001.** Quantification des productions et des échanges de fruits et légumes au Cameroun. *Cahiers Agricultures*, 10 (2): 87-94.
- Temple L., Nzie J.R.M., Marquis S., & Dury S., 2005.** Impact de l'urbanisation sur l'intensification des systèmes de production horticoles au Cameroun. *Agricultures et développement urbain en Afrique de l'ouest et du centre*, Yaoundé, Cameroon, pp. 110-127. (cirad-00950458).
- Tindo M., Hanna R., & Goergen G., 2005.** Preliminary survey of Tephritidae fruit flies (Diptera: Tephritidae) of economic importance in Southern Cameroun: Species diversity and potential for integrated management. In, *The first international symposium on crops integrated pest management in the CEMAC Zone*. **Moulium Pefoura A., Tindo M., Ngoko Z. & Dibog L.** (éds.). Dschang, Cameroon, pp. 39-43.
- Tonnang H.E.Z., Juarez H.S., Carhuapoma P., Gonzales J.C., Medoza D., Sporleder M., Simon R., & Kroschel J., 2013.** A software package for developing temperature-based insect phenology models with applications to regional and global analysis of insect population and mapping. 177 p.
- Tsalefac M., Ngoufo R., Nkwambi W., Tatsangue E.D., & Fobissie B.L., 2003.** Fréquences et quantités des précipitations journalières sur le territoire camerounais. *Publication de l'Association Internationale de Climatologie*, 15: 359-367.
- Van Achterberg C. & Maeto K., 1990.** Two new and aberrant species of Braconidae (Hymenoptera) from Japan. *Zoologische Mededelingen*, 64 (5): 59-70.
- Van Baaren J., Le Lann C., & JM van Alphen J., 2010.** Consequences of climate change for aphid-based multi-trophic systems. In, *Aphid biodiversity under environmental change*. **Kindlmann P., Dixon A.F.G. & Michaud J.P.** (éds.). Dordrecht, Springer Netherlands, pp. 55-68.
- Van Mele P., Vayssières J.-F., Adandonon A., & Sinzogan A., 2009.** Ant cues affect the oviposition behaviour of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Africa. *Physiological Entomology*, 34 (3): 256-261.
- Van Mele P., Vayssières J.-F., Van Tellingen E., & Vrolijk J., 2007.** Effects of an African weaver ant, *Oecophylla longinoda*, in controlling mango fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Benin. *Journal of Economic Entomology*, 100 (3): 695-701.
- VanDerWal J., Shoo L.P., Johnson C.N., & Williams S.E., 2009.** Abundance and the environmental niche: Environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance. *The American Naturalist*, 174 (2): 282-291.
- Vargas R., Leblanc L., Putoa R., & Eitam A., 2007.** Impact of introduction of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) and classical biological control releases of *Fopius arisanus*

- (Hymenoptera: Braconidae) on economically important fruit flies in French Polynesia. *Journal of Economic Entomology*, 100 (3): 670-679.
- Vargas R.I., Leblanc L., Putoa R., & Piñero J.C., 2012.** Population dynamics of three *Bactrocera* spp. fruit flies (Diptera: Tephritidae) and two introduced natural enemies, *Fopius arisanus* (Sonan) and *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae), after an invasion by *Bactrocera dorsalis* (Hendel) in Tahiti. *Biological Control*, 60 (2): 199-206.
- Vargas R.I., Ramadan M., Hussain T., Mochizuki N., Bautista R.C., & Stark J.D., 2002.** Comparative demography of six fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control*, 25 (1): 30-40.
- Vargas R.I., Stark J.D., Banks J., Leblanc L., Manoukis N.C., & Peck S., 2013.** Spatial dynamics of two Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids, *Fopius arisanus* and *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae), in a guava orchard in Hawaii. *Environmental Entomology*, 42 (5): 888-901.
- Vargas R.I., Stark J.D., Prokopy R.J., & Green T.A., 1991.** Response of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) and associated parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) to different-color spheres. *Journal of Economic Entomology*, 84: 1503-1507.
- Vargas R.I., Stark J.D., Uchida G.T., & Purcell M., 1993.** Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) on Kauai Island, Hawaii: Islandwide relative abundance and parasitism rates in wild and orchard guava habitats. *Environmental Entomology*, 22 (1): 246-253.
- Vayssières J.-F., Adandonon A., N'Diaye O., Sinzogan A., Kooymann C., Badji K., Rey J.-Y., & Wharton R.A., 2012.** Native parasitoids associated with fruit flies (Diptera: Tephritidae) in cultivated and wild fruit crops in Casamance, Senegal. *African Entomology*, 20 (2): 308-315.
- Vayssières J.-F., De Meyer M., Ouagoussounon I., Sinzogan A., Adandonon A., Korie S., Wargui R., Anato F., Hougbo H., Didier C., De Bon H., & Goergen G., 2015.** Seasonal abundance of mango fruit flies (Diptera: Tephritidae) and ecological implications for their management in mango and cashew orchards in Benin (Centre & North). *Journal of Economic Entomology*, 108 (5): 2213-2230.
- Vayssières J.-F., Goergen G., Lokossou O., Dossa P., & Akponon C., 2005.** A new *Bactrocera* species in Benin among mango fruit fly (Diptera: Tephritidae) species. *Fruits*, 60 (6): 371-377.
- Vayssières J.-F., Korie S., & Ayegnon D., 2009a.** 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 (6): 477-488.
- Vayssières J.-F., Korie S., Coulibaly O., Temple L., & Boueyi S.P., 2008.** The mango tree in central and northern Benin: cultivar inventory, yield assessment, infested stages and loss due to fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Fruits*, 63 (6): 335-348.
- Vayssières J.-F., Sanogo F., & Noussourou M., 2004.** Inventaire des espèces de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) inféodées au manguier au Mali et essais de lutte raisonnée. *Fruits*, 59 (1): 3-16.

- Vayssières J.-F., Sinzogan A., Korie S., Ouagoussounon I., & Thomas-Odjo A., 2009b.** Effectiveness of spinosad bait sprays (GF-120) in controlling mango-infesting fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Benin. *Journal of economic entomology*, 102 (2): 515-521.
- Vayssières J.-F., Wharton R., Adandonon A., & Sinzogan A., 2011.** Preliminary inventory of parasitoids associated with fruit flies in mangoes, guavas, cashew pepper and wild fruit crops in Benin. *BioControl*, 56 (1): 35-43.
- Venette R.C., Kriticos D.J., Magarey R.D., Koch F.H., Baker R.H.A., Worner S.P., Gómez Raboteaux N.N., McKenney D.W., Dobesberger E.J., Yemshanov D., De Barro P.J., Hutchison W.D., Fowler G., Kalaris T.M., & Pedlar J., 2010.** Pest risk maps for invasive alien species: A roadmap for improvement. *BioScience*, 60 (5): 349-362.
- Vinson S.B. & Hegazi E.M., 1998.** A possible mechanism for the physiological suppression of conspecific eggs and larvae following superparasitism by solitary endoparasitoids. *Journal of Insect Physiology*, 44 (9): 703-712.
- Virgilio M., White I., & De Meyer M., 2014.** A set of multi-entry identification keys to African frugivorous flies (Diptera, Tephritidae). *ZooKeys*, 428: 97-108.
- Visser M.E., 1994.** The Importance of being large: The relationship between size and fitness in females of the parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). *The Journal of Animal Ecology*, 63 (4): 963.
- Wajnberg É. & Ris N., 2007.** Parasitisme et lutte biologique. In, *Écologie et évolution des systèmes parasités*. Thomas F., Guégan J.-F. & Renaud F. (éds.). Bruxelles, De Boeck, pp. 257-299.
- Wang X.G., Bokonon-Ganta A.H., Ramadan M.M., & Messing R.H., 2004.** Egg-larval Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of tephritid fruit fly pests do not attack the flowerhead-feeder *Trupanea dubautiae* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Applied Entomology*, 128 (9-10): 716-722.
- Wang X.G. & Messing R.H., 2002.** Newly imported larval parasitoids pose minimal competitive risk to extant egg-larval parasitoid of tephritid fruit flies in Hawaii. *Bulletin of Entomological Research*, 92 (5): 423-429.
- Wang X.G. & Messing R.H., 2003a.** Foraging behavior and patch time allocation by *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae), an egg-larval parasitoid of tephritid fruit flies. *Journal of insect behavior*, 16 (5): 593-612.
- Wang X.G. & Messing R.H., 2003b.** Intra- and interspecific competition by *Fopius arisanus* and *Diachasmimorpha tryoni* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of tephritid fruit flies. *Biological Control*, 27 (3): 251-259.
- Wang X.-G. & Messing R.H., 2004.** Potential interactions between pupal and egg-or larval-pupal parasitoids of tephritid fruit flies. *Environmental entomology*, 33 (5): 1313-1320.
- Wäschke N., Meiners T., & Rostás M., 2013.** Foraging strategies of parasitoids in complex chemical environments. In, *Chemical ecology of insect parasitoids*. Wajnberg E. & Colazza S. (éds.). Chichester, United Kingdom, John Wiley & Sons, pp. 37-54.
- Werren J.H., Raupp M.J., Sadoff C.S., & Odell T.M., 1992.** Host plants used by gypsy moths affect survival and development of the parasitoid *Cotesia melanoscela*. *Environmental Entomology*, 21 (1): 173-177.

- Wharton R.A., 1987.** Changes in nomenclature and classification of some opiine Braconidae (Hymenoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 89: 61-73.
- Wharton R.A., 1999.** A review of the old-world genus *Fopius*, with description of two new species reared from fruit-infesting Tephritidae. *Journal of Hymenoptera Research*, 8 (1): 48-64.
- White I.M., 2006.** Taxonomy of the Dacinae (Diptera: Tephritidae) of Africa and the Middle East. *African Entomology Memoir*, (2): 1-156.
- Woin N. & Essang T., 2003.** Arboriculture fruitière: Problématique, enjeux et rôles dans le développement économique des savanes d'Afrique Centrale. In, Savanes africaines: des espaces en mutation, des acteurs face à de nouveaux défis. **Jamin J.-Y, L. Seiny B., Floret C.** (éds). Actes du colloque, 27-31 mai 2002, Garoua, Cameroun, pp. 1-5.
- Wong T.T.Y., Ramadan M.M., Herr J.C., & McInnis D.O., 1992.** Suppression of a Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) population with concurrent parasitoid and sterile fly releases in Kula, Maui, Hawaii. *Journal of Economic Entomology*, 85 (5): 1671-1681.
- Yang P., Carey J.R., & Dowell R.V., 1994.** Temperature influences on the development and demography of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in China. *Environmental Entomology*, 23 (4): 971-974.
- Yengoh G.T., Tchuinte A., Armah F.A., & Odoi J.O., 2010.** Impact of prolonged rainy seasons on food crop production in Cameroon. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 15 (8): 825-841.
- Zenil M., Liedo P., Williams T., Valle J., Cancino J., & Montoya P., 2004.** Reproductive biology of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) on *Ceratitis capitata* and *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae). *Biological Control*, 29 (2): 169-178.

ARTICLES PUBLIES

Nanga Nanga, S., R. Hanna, D. Gnanvossou, A. Fotso Kuate, K. K. M. Fiaboe & C. Djieto-Lordon, 2019. Fruit Preference, parasitism, and offspring fitness of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) exposed to *Bactrocera dorsalis*' (Diptera: Tephritidae) infested fruit species. *Environmental Entomology*, 48 (6) : 1286-1293.

ANNEXES

Annexe 1 : Paramètres estimés par les modèles logit (stade œuf-larve), complémentaire log-log (stade pupe) et probit (développement œuf-adulte) lors de l'analyse de l'effet de la température sur la durée du développement des stades immatures de *Fopius arisanus*

Paramètres du modèle	Température (°C)	Stade de développement		
		Œuf-larve	Pupe	Œuf-adulte
Ordonnée à l'origine (a)	15	-61,05 ± 1,83	-29,65 ± 0,63	-124,18 ± 3,04
	20	-48,30 ± 1,46	-24,86 ± 0,53	-105,22 ± 2,58
	25	-40,84 ± 1,23	-20,54 ± 0,44	-91,42 ± 2,25
	30	-39,45 ± 1,20	-20,21 ± 0,43	-89,05 ± 2,19
	35 ¹	-	-	-
Pente (b)		18,20 ± 0,54	8,34 ± 0,18	29,76 ± 0,73
R ²		0,95	0,99	0,98
AIC		418,51	422,92	304,25

¹Aucun développement observé ; AIC : critère d'information d'Akaike.

Annexe 2 : Paramètres estimés par la régression linéaire et le modèle non-linéaire Logan 1 lors de l'analyse de l'effet de la température sur le taux de développement (1/jour) des stades immatures de *Fopius arisanus*

Modèle	Paramètres du modèle	Stade de développement		
		Œuf-larve	Pupe	Œuf-adulte
Linéaire	a	-0,0419	-0,0348	-0,0221
	b	0,0055	0,0045	0,0026
	K (DJ)	181,82	222,22	384,62
	Tmin (°C)	7,62	7,73	8,50
Logan 1	Tmax (°C)	33,75 ± 0,00	32,16 ± 0,20	33,70 ± 0,01
	γ	0,010 ± 0,001	0,005 ± 0,002	0,003 ± 0,000
	ρ	0,174 ± 1,280	0,117 ± 0,016	0,168 ± 0,730
	v	5,246 ± 0,019	2,126 ± 0,171	4,846 ± 0,021
	R ²	0,99	0,95	0,99
	AIC	-18,88	-15,54	-30,55

Tmin : température minimale (seuil); Tmax : température maximale (plafond); AIC : critère d'information d'Akaike

Annexe 3 : Paramètres estimés par la fonction polynomiale de second degré lors de l'analyse de l'effet de la température sur la mortalité des stades immatures de *Fopius arisanus*

Paramètres du modèle	Stade de développement	
	Œuf-larve	Pupe
b1	3,271 ± 0,000	0,610 ± 0,004
b2	-0,371 ± 0,005	-0,301 ± 0,052
b3	0,008 ± 0,000	0,008 ± 0,002
<i>F</i>	136,58	21,51
<i>P</i>	0,007	0,044
R ²	0,94	0,96
AIC	-16,83	-3,66

AIC : critère d'information d'Akaike

Annexe 4 : Paramètres estimés par les modèles exponentiel simple (senescence) et polynomial de second degré (reproduction) lors de l'analyse de l'effet de la température sur la senescence et la reproduction des adultes de *Fopius arisanus*

Paramètres du modèle	Senescence		
	Femelle	Mâle	Fécondité
b1	0,000 ± 0,000	0,000 ± 0,000	-25,05 ± 0,001
b2	0,440 ± 0,306	0,489 ± 0,004	2,764 ± 0,006
b3	-	-	-0,063 ± 0,001
<i>F</i>	111,16	159,38	1484,70
<i>P</i>	0,009	0,006	0,001
R ²	0,98	0,99	0,99
AIC	-10,01	-9,93	27,89

AIC : critère d'information d'Akaike

Fruit Preference, Parasitism, and Offspring Fitness of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) Exposed to *Bactrocera dorsalis*' (Diptera: Tephritidae) Infested Fruit Species

S. Nanga Nanga,^{1,2,✉} R. Hanna,^{1,✉} D. Gnanvossou,³ A. Fotso Kuate,¹ K. K. M. Fiaboe,^{1,4,✉} and C. Djieto-Lordon²

¹International Institute of Tropical Agriculture (IITA), IPM unit, PO Box 2008, Messa Yaoundé, Cameroon, ²Department of Animal Biology and Physiology, Faculty of Science, University of Yaounde I, P. O. Box 812, Yaoundé, Cameroon, ³IITA-Benin, IPM unit, 08 BP 0932 Tri Postal, Cotonou, Benin, and ⁴Corresponding author, e-mail: k.fiaboe@cgiar.org

Subject Editor: Rebecca Schmidt-Jeffris

Received 17 June 2019; Editorial decision 4 September 2019

Abstract

Fopius arisanus (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae) is a koinobiont solitary parasitoid of various fruit flies, particularly those in the genus *Bactrocera*. Researchers introduced *F. arisanus* into Africa for the biological control of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae), a pest of a wide range of fruit trees and vegetables. However, the suitability of host fruit species as egg-laying substrates for parasitoid development remains poorly investigated in tropical Africa. The present study examines the preference and performance of *F. arisanus* on *B. dorsalis* reared on eleven fruit species through laboratory choice-test trials. We assessed the oviposition activity, parasitism rate, developmental time, and offspring fitness of *F. arisanus* on nine cultivated and two wild host fruits species. Oviposition attempts were higher on *Psidium guajava* (L.) (Myrtales: Myrtaceae) and *Mangifera indica* (L.) (Sapindales: Anacardiaceae) than on the other host fruits tested. The wasp parasitized host eggs in *P. guajava* in no-choice experiments. *Psidium guajava*, *Irvingia wombulu* (Vermoesen) (Malpighiales: Irvingiaceae), and *Irvingia gabonensis* (Aubry-Lecomte) Baill (Malpighiales: Irvingiaceae) were suitable for parasitism in choice tests. Of all host fruits tested, the body and hind tibia lengths of both parasitoid sexes emerging from *M. indica* were longer than on the others. The female ovipositor was long on *Annona squamosa* (L.) (Magnoliales: annonaceae) and short on *Eriobotrya japonica* ([Thunb.] Lindl.; Rosales: Rosaceae). We obtained the longest preimaginal developmental time for both sexes on *E. japonica* and the shortest for females and males on *Carica papaya* (L.) (Brassicales: Caricaceae). These results demonstrate the ability of some tested fruit species to serve for the permanent establishment of *F. arisanus* in the field.

Key words: biological control, tritrophic interaction, diversity, parasitism rate, fitness

Bactrocera dorsalis is a widely distributed fruit fly species of Asian origin (CABI 2018). Lux *et al.* (2003) first detected the insect in Africa in 2003 and initially described it as a new species, *Bactrocera invadens* (Drew, Tsuru & White) (Diptera: Tephritidae) (Drew *et al.* 2005), and was later confirmed as *B. dorsalis* (Schutze *et al.* 2015a,b, Ekesi *et al.* 2016). Since its first detection in coastal Kenya in 2003, *B. dorsalis* has been reported from 42 countries in Africa (De Meyer *et al.* 2010, Goergen *et al.* 2011, De Villiers *et al.* 2016, CABI 2018) where it is a major threat to fruit production (Ekesi *et al.* 2006; Mwatawala *et al.* 2006, 2009; De Meyer *et al.* 2010; Ndiaye *et al.* 2015). *Bactrocera dorsalis* is polyphagous, and its damage to fruits in Africa may exceed 70% on mango and guava, and 40% on citrus (De Meyer *et al.* 2008, 2010; Hanna *et al.* 2008a; Goergen *et al.* 2011).

A range of control options has been developed and tested for the integrated management of *B. dorsalis* and other fruit flies infesting fruits and vegetables. These include bait sprays, male annihilation, biological control, biopesticides, and a number of cultural methods (such as orchard sanitation, fruit bagging or wrapping, and early harvesting) (Ekesi and Billah 2006, Van Mele *et al.* 2007, Hanna *et al.* 2008b, Vayssieres *et al.* 2009, Appiah *et al.* 2014). Because of its exotic nature in Africa, researchers deemed classical biological control as a necessary option for the management of *B. dorsalis* in Africa. A collaborative effort was initiated by the International Centre of Insect Physiology and Ecology (*icipe*) and the International Institute of Tropical Agriculture (IITA) to introduce natural enemies into Africa that are effective against *B. dorsalis* elsewhere. Following this

approach, the coevolved parasitoid, *Fopius arisanus* was imported from Hawaii where it was successfully established to control *B. dorsalis* for evaluation and release in Africa (Mohamed *et al.* 2016, Gnanvossou *et al.* 2017).

Fopius arisanus is a solitary opiine endoparasitoid, native to the Indo-Pacific region and known to attack the eggs and first instars of about 40 frugivorous tephritid fruit fly species (Bautista and Harris 1996, Rouse *et al.* 2007). The parasitoid has been isolated from 85 plant species of 35 families (Chinajariyawong *et al.* 2000, Rouse 2007, Mohamed *et al.* 2016). *Fopius arisanus* is known to complete its larval and pupal development inside the host fly larvae and pupae, respectively (Calvitti *et al.* 2002, Rouse *et al.* 2005). The successful control of *B. dorsalis* populations using the parasitoid *F. arisanus* has been reported in Hawaii and French Polynesia (Manoukis *et al.* 2014; Vargas *et al.* 2007, 2012, 2013). Likewise, promising results were reported in Africa, where 74% parasitism of *B. dorsalis* by *F. arisanus* was recorded in laboratory tests (Mohamed *et al.* 2010) and up to 40% parasitism on mango, guava, custard apple, and bush mango in field experiments (Ekesi *et al.* 2010, Appiah *et al.* 2014, Ndiaye *et al.* 2015, Mohamed *et al.* 2016, Gnanvossou *et al.* 2017).

The agroecological diversity of the Central African humid tropics offers the possibility of cropping numerous fruit species, including bananas and plantains (*Musa* spp. L. [Zingiberales: Musaceae]), pineapple (*Ananas comosus* L. [Poales: Bromeliaceae]), mango (*M. indica*), guava (*P. guajava* L.), avocado (*Persea americana* Mill [Laurales: Lauraceae]), citrus (*Citrus* spp. L. [Sapindales: Rubiaceae]), papaya (*C. papaya*), among others (Temple 2001, Woin and Essang 2003, Kuate *et al.* 2006, Awodoyin *et al.* 2015). The Central African humid tropics are home to numerous indigenous fruit species, such as *I. gabonensis* and *I. wombulu* that suffer from some of the highest infestations of *B. dorsalis* (Goergen *et al.* 2011, Tchoundjeu *et al.* 2006). The variety of climates in Central Africa also allows some of the fruit species to be available throughout the year. Most of the production in much of Central Africa, however, is home gardens and mixed cropping and agroforestry systems, with scattered small orchards of improved mango and guava varieties (Woin and Essang 2003, Kuate *et al.* 2006). The availability in time and space of host plants and the quantity and quality of their fruits may affect not only the life table parameters of the pest but also its parasitoid (Eben *et al.* 2000, Awmack and Leather 2002, Ero *et al.* 2011, Ayelo *et al.* 2017). In Central Africa where researchers recently introduced *F. arisanus*, host selection behavior and offspring performance are not well documented and need to be assessed, particularly in a context where the species cannot diapause and will, therefore, need exploitable resources throughout the year to persist (Rouse 2007).

The broad objective of our study is to determine how the diversity of cultivated and indigenous fruit species in Central African humid tropics affect the performance of *F. arisanus* on *B. dorsalis*. We used a series of laboratory experiments specifically designed to shed some light on the parasitoid's choice of host fruits and the subsequent events of foraging on the fruits, successful parasitism, and the fitness of their progenies.

Materials and Methods

Experimental Conditions

Laboratory experiments were conducted in the biocontrol insectary of IITA-Cameroon in Nkolbisson, Yaounde (N 03.86403°; E 011.46277°; 769 m). Insectary room temperature and relative humidity were maintained respectively at $25 \pm 1^\circ\text{C}$ and $70 \pm 5\%$ with natural and fluorescent lighting used to control photoperiod

at 12L:12D. All tests were conducted in Plexiglas cages of two sizes: type I (15 × 15 × 15 cm) and type II (30 × 30 × 30 cm). Natural fruit infestations were conducted to ensure full physical and chemical features. Numbers of *B. dorsalis* and *F. arisanus* used were obtained from preliminary tests set to enable enough eggs for parasitism, where both parasitoids and fruit flies emerged in each fruit exposed. Controls were also set under same conditions in no-choice test.

Insect Cultures and Host Fruits

Populations of *B. dorsalis*

The population of *B. dorsalis* used in this study was initiated from 100 pairs of individuals collected from mango in the mixed-fruit experimental orchard at IITA-Cameroon. The fruit flies were maintained in the laboratory isolated in Plexiglas cages type II for about 10 generations prior to these experiments, with conditions as described above. The laboratory colonies were replenished with about 200 wild individuals (males and females) emerging from mango fruits from the same locality at least once every 6 mo.

Parasitoid Source and Colony Maintenance

The initial cohort of *F. arisanus* was obtained from the University of Hawaii at Manoa, Honolulu, Hawaii through a joint effort between the International Institute of Tropical Agriculture (IITA) and the International Centre of Insect Ecology and Physiology (*icipe*). A cohort of 1,000 adults (approximately 70% females) was shipped to IITA-Benin station in Cotonou, Benin, for mass-production and later 4,500 parasitized pupae were shipped to IITA-Cameroon in April 2010. After releasing in the mixed-fruit experimental orchard at IITA-Cameroon, parasitoids emerging from the incubation of mango and guava fruits were used to establish a new colony in the laboratory.

The parasitoid rearing system consisted of Plexiglas cages in which papaya fruit sections were exposed to a number female *B. dorsalis* and then exposed to 10 adult pairs of *F. arisanus* (7–14 d old) isolated inside a Plexiglas cage type I for 24 h. The adult parasitoids that emerged were reared on papaya supplemented with an artificial diet for about six generations before the experiments described below were initiated. This colony was infused at least once every 3 mo with wild individuals that were collected from releases conducted in Cameroon in a mixed-fruit tree orchard.

Host Fruit Species

Eleven fruit species all known as hosts of *B. dorsalis* were used in this study, including sugar apple (*A. squamosa*), *C. papaya*, loquat [*E. japonica*], African wild mangoes (*I. gabonensis* and *I. wombulu*), *M. indica* var. camerounaise, banana (*Musa acuminata* L. [Zingiberales: Musaceae]) var. Williams, plantain (*Musa paradisiaca* L. [Zingiberales: Musaceae]) var. Essong, avocado (*P. americana*), guava (*P. guajava*), and hog plum (*Spondias cytherea* Sonner [Sapindales: Anacardiaceae]). All fruits were collected from the IITA-Cameroon orchard (N 03.86403°; E 011.46277°; 769 m), except *I. gabonensis* and *I. wombulu*, which were collected respectively from Mbalmayo (N 03.46795°; E 011.48284°; 663 m) and Nkolbisson (N 03.86325°; E 011.45712°; 642 m), and *C. papaya* which was purchased from a local market. To prevent infestations of fruits to be used in the laboratory experiments, *M. indica*, *P. guajava*, *E. japonica*, and *A. squamosa* were bagged on the trees in the mixed-fruit orchards, while *P. americana*, *S. cytherea* (which are rarely infested naturally with *B. dorsalis*) and the two *Irvingia* species, were harvested at the green maturity stage. All fruits were kept

inside paper bags in the laboratory for several days before their use in the experiments to ensure the absence of fruit flies.

Fruit Acceptability and Suitability

Choice assays

Four groups of four fruits each were tested in a series of experiments according to the seasonal availability of the fruit species targeted by this study: 1) mango, guava, *I. wombulu*, and papaya; 2) mango, avocado, *I. wombulu*, and papaya; 3) guava, *I. gabonensis*, loquat, and papaya; and 4) sugar apple, guava, hog plum, and papaya. The need to test in this way was due to differences in the timing of the availability of fruit species. Papaya was always available and therefore was represented in all four groups, followed by guava in groups I, III, and IV, *Irvingia* spp. and mango (groups I and II), while the rest of the fruit species were tested only in one of the groups. Each fruit was weighed and exposed to 15 pairs of naïve *B. dorsalis* adults isolated inside type I cages for 24 h. Due to their size, papaya and sugar apple were divided into sections, while loquat was grouped into four fruits. Immediately following this infestations, the fruits were then randomly arranged inside a type II cage for exposure to *F. arisanus*. Forty naïve *F. arisanus* females, 7–14-d old, were released in the center of each cage and allowed to oviposit for 24 h. During the first 6 h, the number of oviposition attempts was recorded hourly. Our preliminary observations indicated that the full oviposition behavior process of a female requires more than 1 h from antennation to pumping movement. Honey and water were added to each cage. At least six honey droplets (locally sourced) were distributed throughout the inside roof of each cage, and a 30 ml plastic cup fitted with a cotton roll soaked in water was placed inside each cage.

Several parasitoid behaviors were recorded during the first 6 h of parasitoid exposure to fruits, following the approach of [Calvitti et al. \(2002\)](#). The noted behaviors included: 1) antennation of fruit surface, 2) cessation of frenzied movements, 3) bending abdomen and inserting ovipositor into fruit, and 4) pumping movements. The behavioral observations were used to quantify female oviposition attempts of *F. arisanus*. Each experiment was repeated eight times with new parasitoids, while fruit position was rotated within repetitions.

At the end of each 24-h exposure period, fruits were removed from the cages and incubated individually in a plastic bucket (450-ml volume) for host suitability study. Fruits were wrapped with tissue paper to remove excess fruit juice and deposited in the incubation unit on dome-shaped wire grids placed on top of a thin layer of moist sand as a medium for pupariating larvae. Incubation units were covered with a fine-mesh cloth fixed with an elastic band to prevent larval escape and arranged on wood shelves in the laboratory. Pupae were collected after 8–12 d of fruit incubation unit and held in plastic Petri dishes (9-cm diameter) at ambient room conditions until adult emergence. Adult emergence was noted daily to check for differences in rates of emergence in relation to treatments. The following responses were used to characterize the suitability of each fruit species to *F. arisanus* oviposition and development: 1) *F. arisanus* per kilogram of fruit; 2) total number of emerged wasps and flies; 3) proportion of females (sex ratio); 4) number of nonemerged pupae, including dead wasps, and 5) percent parasitism of *B. dorsalis*. Parasitism rates of *B. dorsalis* by *F. arisanus* were quantified per fruit species as apparent (APP) and absolute (ABP) parasitism using the following calculations:

$$\text{APP} = (\text{Emergent parasitoids}) / (\text{Emergent parasitoids} + \text{Emergent flies}) * 100 \quad (1)$$

$$\text{ABP} = (\text{Emergent} + \text{Dead parasitoids}) / (\text{Total pupaeempty pupae}) * 100 \quad (2)$$

No-choice tests

In no-choice tests, the same fruit species were infested by *B. dorsalis*, exposed to *F. arisanus* and handled as in the choice experiments described above, with the following differences: 1) fruit species were individually weighed and exposed in type I cages; 2) 10 7–14-d old *F. arisanus* and 15 *B. dorsalis* were used per replication and represented one cohort; 3) 10 cohorts of fruit flies and parasitoids were used; 4) for each cohort of fruit flies and parasitoids, four fruits of same species were successively exposed for 24 h each to compare daily parasitism rates over a 4-d period. This enabled 10 replicates per day of exposure, however, since later analyses found no differences between the 4 d, the data were grouped to make 40 replicates per fruit species. Also, a similar set of fruits exposed to *B. dorsalis* but not to *F. arisanus* were used as controls to account for natural *B. dorsalis* mortality. The same parameters as in the choice experiment were used to characterize fruit suitability to *F. arisanus* and *B. dorsalis*.

Parasitoid and fruit fly fitness in no-choice tests

We used the following indicator traits to estimate fitness: 1) body and hind tibia lengths of both female and male parasitoids, and female ovipositor length; 2) sex ratio of emerged parasitoids (same as calculated above); and 3) developmental time of parasitoids from host egg deposition to adult emergence. A total of 50 adult female and male wasps were selected per host fruit species for body measurements. A proportion of five females and males were randomly selected per exposed fruit species according to the number of emerged adults. Body length was measured from the head to the tip of the abdomen. Similar measurements were taken for *B. dorsalis* emerging from the control fruits that were unexposed to *F. arisanus*.

Development times from egg to adult (*DT*) of *B. dorsalis* or *F. arisanus* were estimated using the formula $DT = \sum_{i=1}^n NF_i * ND_i / \sum_{i=1}^n NF_i$ where *i* denotes an individual of a total of *n* insects; *NFi* is the daily individual insect emergence; and *NDi* is the duration in days for the development of the *i*th insect from egg to adult emergence.

Data analysis

Generalized linear models (GLMs) with a binomial error (log link) were used to analyze the female oviposition attempts, emergence, parasitism rate, sex ratio, and mortality in fruit species. A GLM with a Poisson error (log link) was also used to determine how numbers of progenies per kilogram were affected by fruit species. In the case of over-dispersion of data, a GLM with a quasi-binomial or quasi-Poisson distribution of errors was used. A GLM with a Gaussian error was used to test the number of progenies per kilogram and fitness parameters in fruit species, while the GLM with Gamma error (log link) was used for developmental time. Fruit species were treated as a fixed effect and replications were considered as a random effect. The likelihood-ratio test based on the Fischer-Snedecor test (over-dispersed data) was used to test the significance of the effects. Tukey HSD was used for pairwise comparisons of means, and Pearson correlation was used to determine the relationships between fitness parameters. All statistical analyses were performed with R version 3.5.1 ([R Development Core Team 2018](#)).

Results

Host Fruit Acceptability

Female *F. arisanus* showed significant oviposition behavioral differences in each of the host fruit groups in the choice tests ([Fig. 1](#);

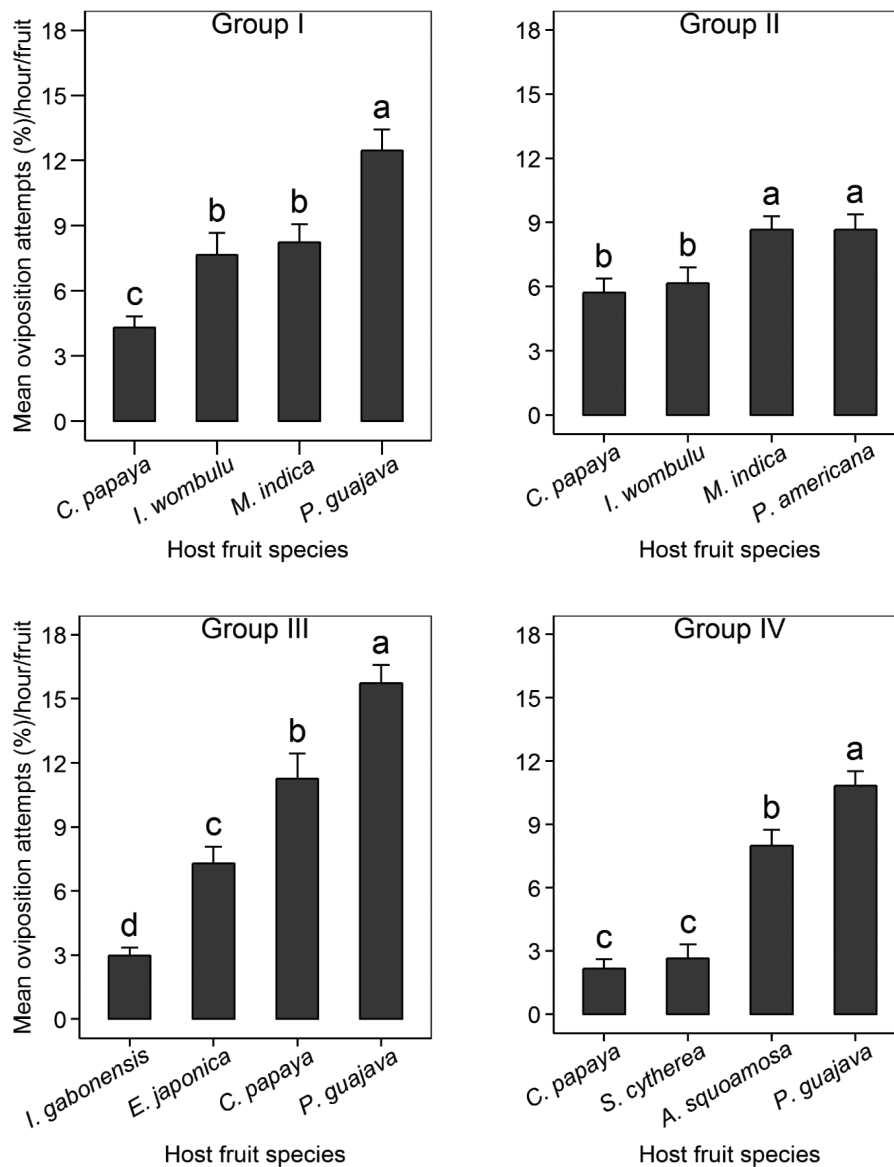


Fig. 1. Mean Percentage of *Fopius arisanus* females exhibiting oviposition behavior in four groups of host fruit species. Means followed by the same letter are not significantly different (Tukey's HSD test, $P < 0.05$).

group I: $F_{3,188} = 15.5$, $P < 0.001$; group II: $F_{3,188} = 5.10$, $P < 0.002$; group III: $F_{3,188} = 45.3$, $P < 0.001$; group IV: $F_{3,140} = 33.8$, $P < 0.001$). The percentage of oviposition attempts was greater on *P. guajava* than on all the other fruits in groups I, III, and IV, respectively, with 12.5, 15.7, and 10.8% female parasitoids displaying oviposition attempts per hour. In group III, however, *F. arisanus* females displayed a significantly higher number of oviposition attempts on *M. indica* and *P. americana* compared with the other host fruits (Fig. 1). Being present in all the four groups, the percentage of oviposition attempts recorded from *C. papaya* varied significantly with the presence of other host fruits ($F_{3,176} = 25.9$, $P < 0.001$).

Fruit suitability for *F. arisanus*

Progeny production

In choice tests, the mean number of parasitoid progeny per kilogram of fruit differed significantly among fruit types in all four groups (Table 1; group I: $F_{3,28} = 4.57$, $P < 0.009$; group II: $F_{3,28} = 7.92$, $P < 0.001$; group III: $F_{3,28} = 6.54$, $P < 0.002$; group IV:

$F_{3,12} = 9.97$, $P < 0.001$). The highest number of progenies was obtained from *I. wombulu* (group II), *I. gabonensis* (group III), and *P. guajava* (groups I and IV) (Table 2). Similarly, adult parasitoid emergence varied significantly within groups (Table 1; group I: $F_{3,28} = 6.56$, $P < 0.002$; group II: $F_{3,28} = 15.1$, $P < 0.001$; group III: $F_{3,28} = 12.2$, $P < 0.001$; group IV: $F_{3,12} = 16.1$, $P < 0.0001$). Sex ratio (proportion of females) was significantly different among fruits only in group III ($F_{3,23} = 8.27$, $P < 0.001$) and group IV ($F_{3,10} = 10.4$, $P < 0.002$) (Table 1). Adult parasitoid mortality in pupae (i.e., nonemerged adults) ranged respectively from 3.0 to 8.4% in group I, 3.5 to 8.3% in group II, 1.7 to 7.8% in group III, and 0 to 1.92% in group IV (Table 1).

In no-choice trials, the mean number of progenies varied significantly across the 11 fruit species exposed to *F. arisanus* (Table 2; $F_{10,380} = 17.0$, $P < 0.001$). The highest number of *F. arisanus* was obtained from *I. gabonensis*, while the lowest was from *S. cytherea* (Table 2). Percent emergence also differed significantly among host fruit species ($F_{10,380} = 24.1$, $P < 0.001$), with the highest emergence obtained from *P. guajava* ($48.5 \pm 3.3\%$) (Table 2). Sex ratio did not differ significantly

Table 1. Influence of fruit species on the mean number of progenies per kilogram of fruit (\pm SE), mean percent adult emergence (\pm SE), mean apparent parasitism rate (\pm SE), mean absolute parasitism rate (\pm SE), and mean percent mortality (\pm SE) of *Fopius arisanus* in choice situation

Host fruit	Progeny kg fruit	Adult emergence (%)	Apparent parasitism (%)	Absolute parasitism (%)	Sex ratio ¹⁾	Mortality (%)
Group I						
<i>I. wombulu</i>	408.4 \pm 171.9a	49.3 \pm 13.4a	67.2 \pm 14.4a	58.2 \pm 13.5a	0.49 \pm 0.09a	3.0 \pm 1.3b
<i>P. guajava</i>	227.8 \pm 50.4ab	47.6 \pm 8.4a	70.5 \pm 5.5a	62.4 \pm 7.0a	0.62 \pm 0.09a	7.5 \pm 2.0ab
<i>M. indica</i>	159.5 \pm 36.8b	29.7 \pm 5.3a	53.8 \pm 9.9a	47.9 \pm 7.3a	0.48 \pm 0.02a	8.4 \pm 1.6a
<i>C. papaya</i>	48.4 \pm 19.5b	6.30 \pm 2.9b	10.1 \pm 3.7b	15.2 \pm 5.7b	0.57 \pm 0.13a	3.5 \pm 1.4b
Group II						
<i>I. wombulu</i>	364.1 \pm 86.9a	52.1 \pm 8.8a	69.7 \pm 9.5a	60.8 \pm 9.3a	0.48 \pm 0.07a	3.5 \pm 1.0b
<i>M. indica</i>	340.7 \pm 111.5a	20.4 \pm 4.3b	49.4 \pm 10.0a	48.2 \pm 5.6a	0.37 \pm 0.06a	8.1 \pm 0.8a
<i>P. americana</i>	90.8 \pm 25.9b	11.0 \pm 2.7bc	24.6 \pm 4.2b	27.1 \pm 4.2b	0.36 \pm 0.03a	6.7 \pm 1.5ab
<i>C. papaya</i>	43.1 \pm 21.0b	5.2 \pm 2.6c	8.15 \pm 3.8b	16.5 \pm 3.4b	0.60 \pm 0.21a	8.3 \pm 2.1a
Group III						
<i>I. gabonensis</i>	618.0 \pm 149.0a	44.6 \pm 5.8a	53.2 \pm 7.3a	46.9 \pm 6.2a	0.53 \pm 0.05b	1.7 \pm 0.8b
Host fruit	Progeny kg fruit	Adult emergence (%)	Apparent parasitism (%)	Absolute parasitism (%)	Sex-ratio ¹⁾	Mortality (%)
<i>C. papaya</i>	410.2 \pm 171.4a	25.7 \pm 5.4b	42.9 \pm 8.8a	33.6 \pm 5.9ab	0.41 \pm 0.05b	5.7 \pm 1.5ab
<i>P. guajava</i>	364.9 \pm 26.4a	41.7 \pm 4.6a	45.4 \pm 4.8a	44.4 \pm 4.5a	0.46 \pm 0.06b	1.8 \pm 0.4b
<i>E. japonica</i>	49.7 \pm 21.6b	8.7 \pm 2.9b	17.1 \pm 6.2b	19.1 \pm 5.9b	0.87 \pm 0.08a	7.8 \pm 3.0a
Group IV						
<i>P. guajava</i>	153.1 \pm 16.8a	36.4 \pm 4.7a	42.0 \pm 6.9a	40.8 \pm 4.5a	0.47 \pm 0.10b	1.9 \pm 1.9a
<i>A. squamosa</i>	72.1 \pm 43.4a	28.3 \pm 2.2a	39.3 \pm 4.1a	35.5 \pm 2.8a	0.38 \pm 0.09b	0.8 \pm 0.5a
<i>C. papaya</i>	16.8 \pm 5.9b	21.3 \pm 4.4b	23.2 \pm 5.2b	23.2 \pm 5.2ab	0.61 \pm 0.06b	0.0a
<i>S. cytherea</i>	6.4 \pm 0.4b	7.0 \pm 0.4c	9.2 \pm 0.7c	8.0 \pm 0.5c	1.00 \pm 0.00a	0.0a

¹Proportion of females. Mean values (\pm SE) in the same column followed by the same letter are not significantly different in each group (Tukey's HSD, $P = 0.05$).

Table 2. Influence of fruit species on the mean number of progenies per kilogram of fruit (\pm SE), mean percent adult emergence (\pm SE), mean apparent parasitism rate (\pm SE), mean absolute parasitism rate (\pm SE), and mean percent mortality (\pm SE) of *Fopius arisanus* in no-choice situation

Host fruits	Progeny per kg	Adult emergence (%)	Apparent parasitism (%)	Absolute parasitism (%)	Sex ratio ¹⁾	Mortality (%)
<i>I. gabonensis</i>	565.7 \pm 98.4a	43.8 \pm 3.6ab	52.5 \pm 4.1ab	49.5 \pm 4.0ac	0.57 \pm 0.02a	1.9 \pm 0.4df
<i>A. squamosa</i>	329.0 \pm 72.9b	35.8 \pm 4.2bc	50.3 \pm 5.4abc	41.0 \pm 4.6bcd	0.48 \pm 0.03a	1.6 \pm 0.3ef
<i>M. acuminata</i>	328.3 \pm 56.0b	33.0 \pm 3.7cd	55.0 \pm 4.3ab	53.2 \pm 4.2ab	0.51 \pm 0.03a	6.6 \pm 1.3a
<i>M. paradisiaca</i>	316.8 \pm 58.5b	24.5 \pm 3.5de	32.7 \pm 4.5d	35.0 \pm 4.1d	0.56 \pm 0.04a	4.3 \pm 0.9bc
<i>P. guajava</i>	311.4 \pm 58.3b	48.5 \pm 3.3a	58.8 \pm 3.5a	56.0 \pm 3.4a	0.53 \pm 0.02a	3.0 \pm 0.5cef
<i>E. japonica</i>	233.1 \pm 35.4bc	38.9 \pm 5.3ac	64.1 \pm 6.7a	49.0 \pm 5.7ac	0.54 \pm 0.05a	2.2 \pm 0.7cef
<i>I. wombulu</i>	173.3 \pm 26.2cd	36.7 \pm 3.6bc	61.4 \pm 5.0a	55.5 \pm 4.7a	0.47 \pm 0.04a	4.0 \pm 0.7bde
<i>M. indica</i>	147.8 \pm 22.8cd	23.1 \pm 2.5e	44.3 \pm 5.2bd	38.7 \pm 3.9cd	0.45 \pm 0.02a	5.3 \pm 0.8ab
<i>P. americana</i>	99.9 \pm 26.4d	16.4 \pm 2.9e	36.1 \pm 5.2cd	30.9 \pm 4.4d	0.52 \pm 0.05a	2.0 \pm 0.6cef
<i>C. papaya</i>	27.3 \pm 5.6e	4.1 \pm 0.7f	5.6 \pm 1.0f	6.2 \pm 0.8f	0.51 \pm 0.06a	1.4 \pm 0.2f
<i>S. cytherea</i>	22.1 \pm 6.5e	7.5 \pm 1.8f	20.0 \pm 4.8e	16.7 \pm 3.7e	0.54 \pm 0.10a	4.1 \pm 1.2be

¹proportion of females. Mean values (\pm SE) in the same column followed by the same letter are not significantly different (Tukey's HSD, $P = 0.05$).

among host fruits tested ($F_{10,282} = 1.04$, $P = 0.410$) (Table 2); however, *F. arisanus* mortality inside pupae varied significantly among fruits ($F_{10,380} = 5.02$, $P < 0.001$), with the highest mortality recorded on banana ($6.6 \pm 1.3\%$) and the lowest on *C. papaya* ($1.4 \pm 0.2\%$).

Percentage parasitism

In the choice experiments, apparent parasitism rates were significantly different within all tested fruit groups (Table 1; group I: $F_{3,28} = 8.42$, $P < 0.0003$; group II: $F_{3,28} = 12.1$, $P < 0.001$; group III: $F_{3,28} = 4.97$, $P < 0.007$; group IV: $F_{3,12} = 11.9$, $P < 0.001$), with highest apparent parasitism rates recorded on *P. guajava* (group I and group IV), *I. wombulu* (group II), and *I. gabonensis* (group III) (Table 1). Absolute parasitism rates also differed significantly among fruits in groups (Table 1; group I: $F_{3,28} = 5.63$, $P < 0.004$; group II: $F_{3,28} = 10.7$, $P < 0.001$; group III: $F_{3,28} = 4.79$, $P < 0.008$; group IV: $F_{3,12} = 11.6$, $P < 0.001$). Between group comparisons did not reveal any significant difference (but with numerical difference)

in either apparent parasitism ($F_{3,108} = 2.32$, $P = 0.079$) or absolute parasitism ($F_{3,108} = 2.48$, $P = 0.065$). Since papaya occurred in all the four groups, the statistical analysis indicated that apparent parasitism rate in this fruit species varied significantly with the presence of other host fruit species ($F_{3,24} = 7.60$, $P < 0.001$), but absolute parasitism rate in papaya was unaffected by the presence of other fruit species ($F_{3,24} = 0.63$, $P = 0.073$).

In the no-choice tests, apparent parasitism rates ranged from $5.63 \pm 0.99\%$ to $64.1 \pm 6.67\%$ (Table 2), with significant differences among exposed host fruits ($F_{10,380} = 17.8$, $P < 0.001$) (Table 2). Differences in absolute parasitism rates among fruits (Table 3; $F_{10,380} = 19.2$, $P < 0.001$) allowed the classification of fruit species into three groups of fruit preferences by *F. arisanus*: 1) fruits with highest parasitism rates ($\geq 50\%$)—*P. guajava*, 56.0%; *I. wombulu*, 55.5%; banana 53.1%; 2) fruit with parasitism rates ranging from 20 to 50%—*I. gabonensis* (49.5%), *E. japonica* (49.0%), *A. squamosa* (41.0%), *M. indica* (38.7%),

Table 3. Development time (days; mean \pm SE) of *Fopius arisanus* and its host fly *Bactrocera dorsalis* reared on eleven fruit species

Fruit species	<i>F. arisanus</i> developmental time (days)		<i>B. dorsalis</i> developmental time (days)	
	Female	Male	Female	Male
<i>E. japonica</i>	27.4 \pm 0.6a	26.4 \pm 0.5a	26.2 \pm 0.6a	25.9 \pm 0.6a
<i>S. cytherea</i>	26.3 \pm 0.8b	25.1 \pm 0.6b	23.9 \pm 0.5c	23.8 \pm 0.5c
<i>P. guajava</i>	26.2 \pm 0.4c	24.7 \pm 0.4c	23.9 \pm 0.3c	23.8 \pm 0.3c
<i>I. wombulu</i>	25.5 \pm 0.3d	23.8 \pm 0.3e	25.2 \pm 0.6b	25.5 \pm 0.7b
<i>M. indica</i>	25.4 \pm 0.5d	24.6 \pm 0.5d	22.4 \pm 0.4e	22.5 \pm 0.5e
<i>I. gabonensis</i>	24.7 \pm 0.4e	23.0 \pm 0.4f	22.8 \pm 0.4d	23.0 \pm 0.4d
<i>M. acuminata</i>	24.0 \pm 0.3f	22.0 \pm 0.2h	20.5 \pm 0.2g	20.5 \pm 0.2g
<i>M. paradisiaca</i>	23.5 \pm 0.3g	22.0 \pm 0.3i	19.9 \pm 0.3h	20.1 \pm 0.3h
<i>P. americana</i>	23.3 \pm 0.3h	22.4 \pm 0.4g	21.8 \pm 0.4f	22.1 \pm 0.5f
<i>A. squamosa</i>	21.8 \pm 0.4i	20.1 \pm 0.4j	19.5 \pm 0.3i	19.4 \pm 0.3i
<i>C. papaya</i>	21.4 \pm 0.4j	20.0 \pm 0.2k	18.6 \pm 0.2j	18.7 \pm 0.2j

Mean values (\pm SE) in the same column followed by the same letter are not significantly different (Tukey's HSD, $P = 0.05$).

plantain (35.0%), and *P. americana* (30.9%); and 3) fruit species with lowest parasitism rates ($< 20\%$)—*S. cytherea* (16.7%) and *C. papaya* (6.2%).

In the no-choice experiment, we were able to evaluate changes in absolute parasitism per fruit type over four consecutive days of exposure times (i.e., same parasitoids were exposed to a new batch of fruit type over 4 d). Absolute parasitism for all fruit types did not change over the 4-d duration of the trial ($F_{3,387} = 0.93$, $P = 0.428$).

Fopius arisanus and *B. dorsalis* body size

The influence of host fruit on three physical body parameters—the hind tibia, ovipositor length, and body length—of *F. arisanus* was determined in the no-choice laboratory experiment described above and in the control fruit experiments for *B. dorsalis* that were not exposed to *F. arisanus*. For *F. arisanus*, body and tibia lengths of both females and males, and ovipositor length of females were highly affected by fruit species ($F_{10,687} = 46.3, 31.8, \text{ and } 18.2, P < 0.001$ for females; and $F_{10,687} = 49.5 \text{ and } 40.7, P < 0.001$ for males; Figs 2–4). Overall, body and hind tibia lengths were correlated (Females: $r = 0.806, P < 0.001$; males: $r = 0.788, P < 0.001$) and female body length was correlated with ovipositor length ($r = 0.659, P < 0.001$). Body and hind tibia lengths of *F. arisanus* females and males that emerged from *M. indica* were significantly larger than those emerging from other host fruits. Interestingly, ovipositor lengths of females that emerged from *A. squamosa* were significantly longer than those from other fruits, with ovipositor lengths being the shortest for females emerging from *P. americana* and *E. japonica* (Fig. 4).

For *B. dorsalis*, female and male body and hind tibia lengths were also affected by fruit type (Figs 5 and 6; female body length: $F_{10,747} = 149.1, P < 0.001$; female hind tibia length: $F_{10,747} = 307.0, P < 0.001$; male body length: $F_{10,747} = 294.7, P < 0.001$; male hind tibia, $F_{10,747} = 281.8, P < 0.001$), with those emerging from *M. indica* exhibiting the longest female body length and males emerging from *C. papaya* had the longest body length. Males that emerged from *A. squamosa* and females obtained from *M. indica* had significantly longer hind tibia length than all males that emerged from all other fruits (Fig. 5). As for *F. arisanus*, female and male body lengths of *B. dorsalis* were highly correlated with hind tibia lengths (Females: $r = 0.671, P < 0.001$; males: $r = 0.566, P < 0.001$). Interestingly, however, *B. dorsalis* body lengths formed two distinct clusters, with a body length of individuals that emerged from *P. americana* and *I. wombulu* being of the shortest body length (2.19–2.28 mm) while those that emerged from the other fruit types were spread within the second cluster (6.49–7.18 mm).

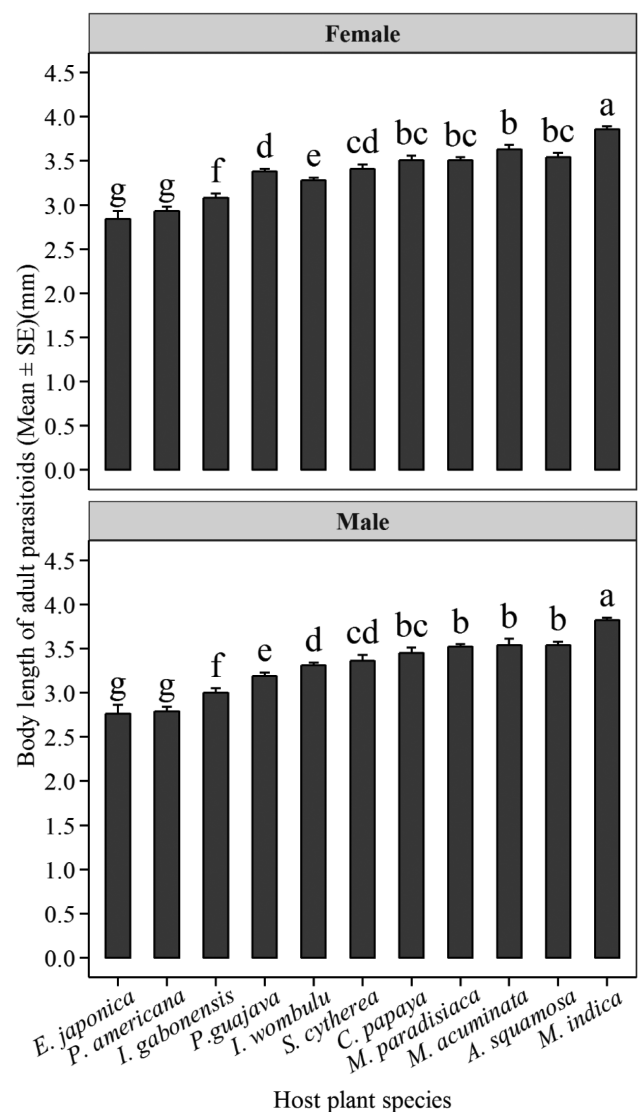


Fig. 2. Female and male body lengths (mm; mean \pm SE) of *Fopius arisanus* reared on *Bactrocera dorsalis* on different host fruit species. Means followed by the same letter are not significantly different (Tukey's HSD test, $P < 0.05$).

Fopius arisanus completed development in all the host fruit species tested (Table 3). However, its developmental time varied

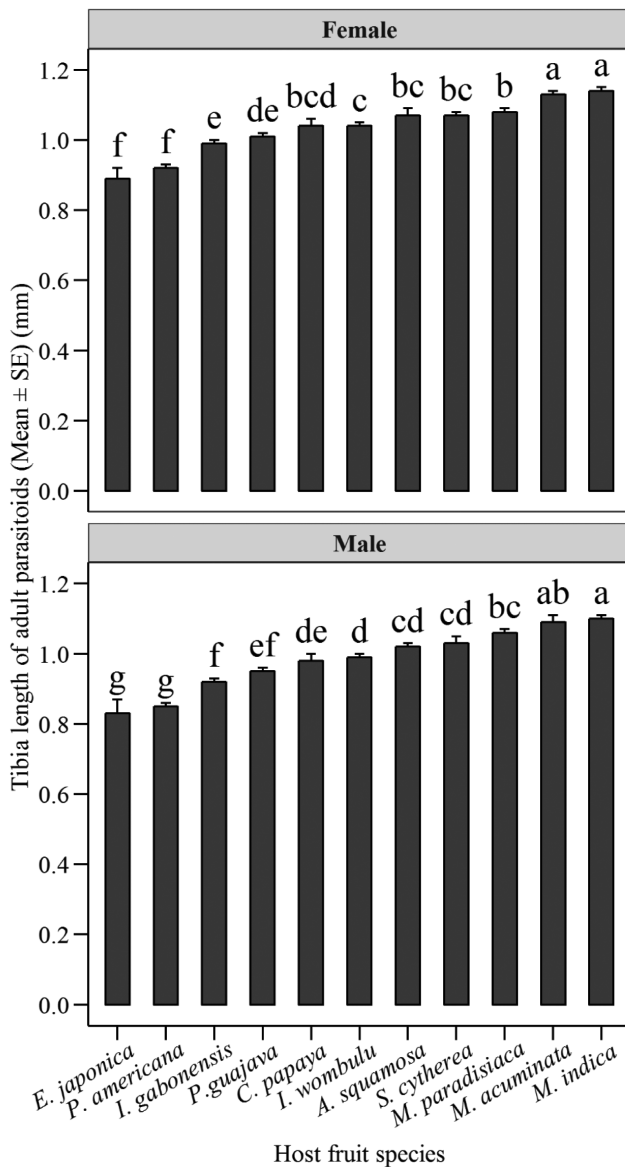


Fig. 3. Female and male hind tibia lengths (mm; mean ± SE) of *Fopius arisanus* reared on *Bactrocera dorsalis* on different host fruit species. Means followed by the same letter are not significantly different (Tukey's HSD test, $P < 0.05$).

significantly among fruit species (females: $F_{10,261} = 19.0$, $P < 0.001$; males: $F_{10,290} = 27.0$, $P < 0.001$). Both female and male wasps developed faster on *C. papaya* and *A. squamosa*, while in *E. japonica* development was slow (Table 3).

Development time of the host fly *B. dorsalis* ranged from 18.6 ± 0.61 d to 26.2 ± 0.63 d and from 18.7 ± 0.20 d to 25.9 ± 0.59 d for females and males, respectively (Table 3) and varied significantly among host fruits (Females: $F_{10,307} = 39.7$, $P < 0.001$; males: $F_{10,305} = 39.0$, $P < 0.001$). Development time was significantly longer for flies emerging from *E. japonica* than those emerging from the other host fruits (Table 3).

Discussion

In this study, we demonstrated how naive adult *F. arisanus* females discriminated between *B. dorsalis* eggs-infested host fruit species in

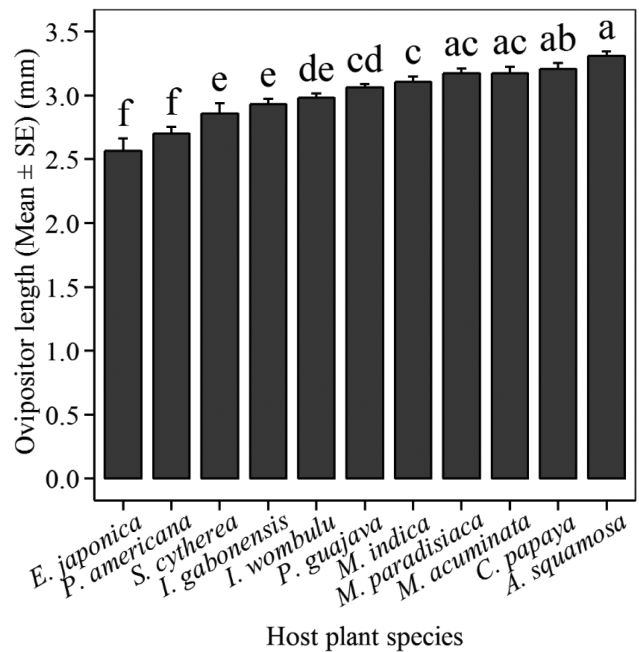


Fig. 4. Ovipositor length (mm; mean ± SE) of female *Fopius arisanus* reared on *Bactrocera dorsalis*. Means followed by the same letter are not significantly different (Tukey's HSD test, $P < 0.05$).

laboratory choice tests. We found that *P. guajava* in group I and IV, *I. wombulu* in group II and *I. gabonensis* in group III were more preferred for oviposition than all other fruits included in the experiments. This oviposition preference was correlated with the parasitism level. We hypothesize that odors emitted from wild mangoes (*I. wombulu* and *I. gabonensis*) and *P. guajava* (as well as their size and color) when infested by host fly, associated with host fly cues may have increased attractiveness to *F. arisanus*. While using same parasitoid species and same host insect species, fruit fly attacks on different host fruits are expected to lead to production of different herbivore-induced plant volatiles (HIPVs) that are expected to elicit different levels of responses in the higher trophic level (Gebreziher 2018, Turlings and Erb 2018). Physical features and volatile chemicals from host plants are known to be important cues for orientation by parasitoids during foraging for oviposition opportunities, and for adult food and mating sites (Greany et al. 1977, Messing and Jang 1992, Caron et al. 2008, Stuhl et al. 2011, Pérez et al. 2012, Segura et al. 2012, Mohamed et al. 2016). Further studies are, therefore, warranted to identify the key compounds in *I. wombulu*, *I. gabonensis* and *P. guajava* and exploit possibilities to use them to recruit the parasitoid for timely control of fruit flies. In contrast, the parasitism of *B. dorsalis* by *F. arisanus* in *P. americana* did not correspond with the percentage of oviposition attempts observed, meaning that the high attractiveness of the parasitoid to a fruit alone is not enough to guarantee successful parasitization of the host (Bautista and Harris 1996).

Despite differences of fruit size and quality, *F. arisanus* successfully emerged from all infested host fruit species exposed in both choice and no-choice tests. Under artificial conditions, adult female *F. arisanus* lay their eggs in almost all the fruits exposed to them and, in most cases, the larvae become viable adults (Rousse 2007). *Fopius arisanus* has been classified as a generalist parasitoid that can develop on approximately 78 host fruits belonging to 36 families, including all the fruit species and families tested in this study (Rousse 2007, Gnanvossou et al. 2016). These data are unfortunately qualitative and give us no

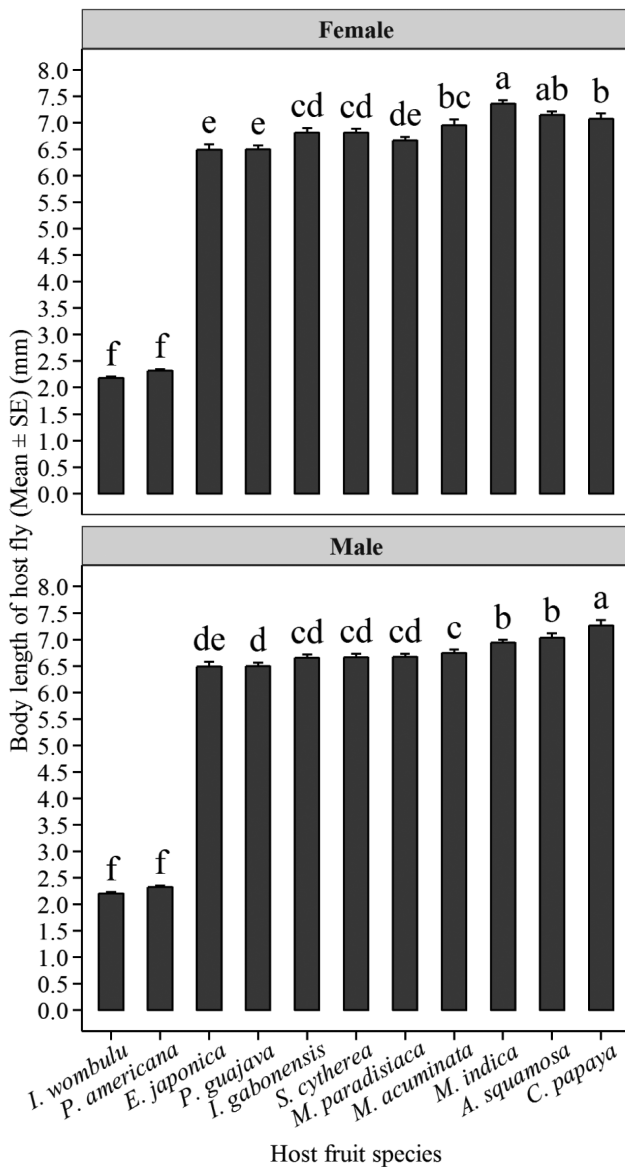


Fig. 5. Female and male body lengths (mm; mean \pm SE) of *Bactrocera dorsalis* reared on various host fruits. Means followed by the same letter are not significantly different (Tukey's HSD test, $P < 0.05$).

idea on the actual parasitoid's performance and distribution on these host fruit species in nature. The microenvironment location behavior of *F. arisanus* appears to be plastic, and its capacity to develop on a given host fruit can be modified (Dukas and Duan 2000, Rousse 2007). Further field studies are warranted to elucidate this.

Results from choice tests indicated that *I. wombulu* in group I and group II, *I. gabonensis* in group III and *P. guajava* in group IV produced more progeny per kilogram of fruit, while in no-choice tests, the rank order of progeny production was *I. gabonensis* > *A. squamosa* > *M. acuminata* > *M. paradisiaca* > *P. guajava*. The results also show that *B. dorsalis* infesting wild mangoes (*I. gabonensis* and *I. wombulu*) and *P. guajava* was more parasitized than in other host fruit species in both tests. The higher oviposition attempts reported in our choice tests on these host fruits, together with their nutritional status and flesh texture are factors that may determine their suitability for larval development, resulting in high parasitism rates. In laboratory conditions, Mohamed *et al.* (2010) and Bautista and Harris (1996) reported a parasitism rate of 74.3% in mango

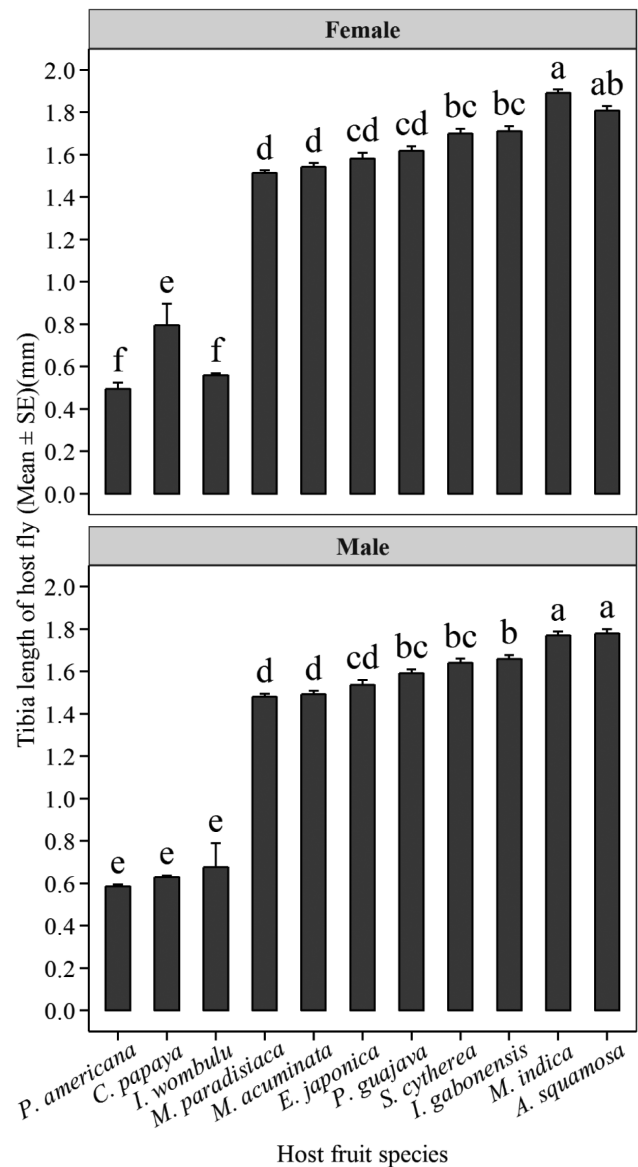


Fig. 6. Female and male hind tibia lengths (mm; mean \pm SE) of *B. dorsalis* reared on various host fruits. Means followed by the same letter are not significantly different (Tukey's HSD test, $P < 0.05$).

and 72.0% in *P. guajava* infested by *B. dorsalis* in no choice experiments. These results differed from those recorded on the same fruits in our study, probably due to differences in the experimental set-ups. By contrast, in field studies in Hawaii and Benin, *F. arisanus* parasitism of *B. dorsalis* is respectively 54.7% in *P. guajava* and 46.5% in *I. gabonensis* (Eitam and Vargas 2007, Gnanvossou *et al.* 2016), which are close to the parasitism rate obtained in our study.

On the other hand, progeny per kilogram of fruit, adult emergence and parasitism rates recorded on *C. papaya* and *S. cytherea* were lower in both experiments. These results were lower than the 53% parasitism reported by Bautista and Harris (1996) and closer to 22.4% parasitism reported by Eitam and Vargas (2007) when *B. dorsalis* eggs were in *C. papaya*. This low performance on papaya was despite the fact that it was used as rearing host for colonies of fruit fly and parasitoid used in this experiment. The parasitoid did not therefore exhibit any learning behavior on this host. Low infestation rates by the host fly *B. dorsalis* reported on papaya throughout tropical Africa (Goergen *et al.* 2011, Cugala *et al.* 2017) could have

affected the parasitism rates by *F. arisanus*. It is possible that parasitized host fly larvae need nutrients that are not optimally available in *C. papaya* when used alone, because during our mass rearing the laboratory, papaya was supplemented with an artificial diet (Ekesi and Mohamed 2011).

Fruit fly diet is known to affect the longevity, daily survival, size, and progeny of their parasitoids, due to their continuous feeding after parasitization (Eben *et al.* 2000; Ero *et al.* 2010, 2011; Ayelo *et al.* 2017). We found that *M. indica* and *A. squamosa* exposed to the host fly *B. dorsalis* produced adult flies with larger body size. The nutritional status of these host fruits associated with their flesh texture may explain the success of larval development. *Mangifera indica* and *A. squamosa* have been reported to be most utilized by *B. dorsalis* across Africa (Rwomushana *et al.* 2008, N'Dépo *et al.* 2009, Goergen *et al.* 2011). Consequently, *F. arisanus* took advantage by producing better quality parasitoid favored by more resources contained in parasitized host fly larvae. The parasitoid quality was represented by body, hind tibia, and ovipositor lengths, which appear to play an important role in the ability of the adult parasitoids to move actively and to reproduce and respond to chemical complexity in an environment (Visser 1994, Sarfraz *et al.* 2009, Wäschke *et al.* 2013). Studies on other parasitoids indicated that larger females showing higher walking speeds parasitized more eggs, although this hypothesis is yet to be tested on *F. arisanus* (Pitcairn and Gutierrez 1992, Jervis and Copland 1996, Bennett and Hoffmann 1998, Oslow and Andow 1998, Sagarra *et al.* 2001). In our study, the fitness characteristics of parasitoid offspring did not match the parasitism level recorded on different host fruit species. *Psidium guajava* and *Irvingia* spp., which had the highest parasitism rates, produced adults with intermediate fitness parameters. This inconsistency in parasitism rate and offspring fitness could be because *P. guajava* and *Irvingia* spp. were smaller in size and/or have higher progeny number compared with *M. indica* and *A. squamosa*. However, further studies are warranted to elucidate this as well as document effect of fruit species on daily survival and longevity.

The parasitoid sex ratio was balanced among host fruit species tested in no-choice tests. Previous studies in the same conditions reported that the proportion of female parasitoids reared on *B. dorsalis* was 0.59 on *M. indica* and 0.63 on *C. papaya*. These results differ from 0.45 and 0.51 recorded on *M. indica* and *C. papaya* in our conditions may be because of differences between methodologies. In choice trials, however, the sex ratio was female-biased on *E. japonica* in group III and *S. cytherea* in group IV. Probably, the presence of a lower proportion of host eggs to be parasitized in fruit tested could skew the sex ratio, as indicated with the low number of pupae per kilogram. While these are mixed results, a balanced or female-biased sex ratio in parasitoids shows demography stability and higher efficiency of host fly population control compared to male-biased one, as only females contribute directly to pest mortality (Ode and Heinz 2002, Chow and Heinz 2005).

Parasitoid developmental time was shown to vary with host fruit species on which *B. dorsalis* fed. Similar results have been reported repeatedly for the majority of solitary parasitoids (Werren *et al.* 1992, Leather *et al.* 2005, Sétamou *et al.* 2005, Caron *et al.* 2008). For example, female and male parasitoids completed development time in 22.9 and 21.1 d, respectively, when *B. dorsalis* eggs were found in *C. papaya* (Bautista *et al.* 1998), values closer to those reported in our study. The preimaginal developmental time was longer for both sexes of *F. arisanus* and its host fly on *E. japonica*. Our results were corroborated by Harvey and Strand (2002), who showed that parasitoid offspring always displayed a lag phase in development when reared in a smaller host as observed on *E. japonica*.

In contrast, *F. arisanus* showed the opposite strategy of minimizing the development time in *C. papaya* and *A. squamosa*, where the parasitoid body length was longer. Intermediate between these extremes was fruit species where parasitoid development was optimum. These results suggest that parasitoid body size and development time vary with host fly feeding ecology and may have an impact on the population dynamics of the parasitoid. Above all, our study indicates that the successful development of *F. arisanus* in fruit species tested under laboratory conditions is promising for its release in Central African humid tropics.

In this study, we showed that *F. arisanus* could parasitize *B. dorsalis* in a wide range of host fruits that are widely distributed in the Central African humid tropics. On this basis, the parasitoid is expected to establish permanently due to the presence of numerous different suitable fruit species having different phenologies. The African wild mango fruits, which induced the highest attractive response and intermediate fitness characteristics in our study, are widely spread and could constitute an important reservoir of parasitoid populations, primarily since wild mangoes have been domesticated and distributed widely (Tchoundjeu *et al.* 2006). Wild mangoes offer another advantage in that, only the seeds are harvested, while the pulp is left under the trees, allowing the continuation of the development of both host fruit fly and parasitoids. Guava, mango, banana, and plantain are cropped for commercial purposes and constitute a refuge for *F. arisanus* populations. However, the disadvantage of these fruit species lies in the fact that their harvest is intended to direct consumption, which reduces both parasitoid and host fly populations significantly. For the mass-rearing purposes of the parasitoid in the laboratory, banana, which showed the third best rate of absolute parasitism in no-choice tests, could serve as a suitable substrate for larval development. Additionally, the fruit is available throughout the year. On the contrary, *B. dorsalis* was poorly parasitized when it laid eggs in *C. papaya*, *S. cytherea*, *P. americana*, and we could consider these host fruit as imperfect host fruits for the establishment and persistence of the wasp in nature. Based on the seasonality of the different fruit species used in this study and the polyphagy and multivoltinism status of *B. dorsalis*, *F. arisanus*, with its high dispersal ability, may persist and spread in habitats where these fruit species are widely distributed. In mixed fruit orchards that include a combination of fruit species that are attractive to *F. arisanus*, females could be used to facilitate the establishment and persistence of the parasitoid. Further studies are also warranted to identify the chemical compound(s) emitted by infested fruits that can induce high parasitism of the female parasitoids.

Acknowledgments

We appreciate the laboratory and field assistance provided by Ayo Ayo Remis (IITA) and the farm staff of the IITA-Cameroon. We are also grateful to Osogo Dolorosa for professional editing of the manuscript. This research was supported in part by the Federal Ministry for Economic Cooperation and Development (BMZ) (Contract No. 81132021) and IITA donors. This research is part of a Ph.D. dissertation of the senior author submitted to the University of Yaoundé I.

References Cited

- Appiah, E. F., S. Ekesi, K. Afreh-Nuamah, D. Obeng-Ofori, and S. A. Mohamed. 2014. African weaver ant-produced semiochemicals impact on foraging behaviour and parasitism by the opiine parasitoid, *Fopius arisanus* on *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae). *Biol. Control* 79: 49–57.
- Awmack, C. S., and S. R. Leather. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 817–844.

- Awodoyin, R. O., O. S. Olubode, J. U. Ogbu, R. B. Balogun, J. U. Nwawuisi, and K. O. Orji. 2015. Indigenous fruit trees of Tropical Africa: status, opportunity for development and biodiversity management. *Agric. Sci.* 06: 31–41.
- Ayelo, P. M., A. A. Sinzogan, A. H. Bokonon-Ganta, and M. F. Karlsson. 2017. Host species and vegetable fruit suitability and preference by the parasitoid wasp *Fopius arisanus*. *Entomol. Exp. Appl.* 163: 70–81.
- Bautista, R. C., and E. J. Harris. 1996. Effect of fruit substrates on parasitization of tephritid fruit flies (Diptera) by the parasitoid *Biosteres arisanus* (Hymenoptera: Braconidae). *Environ. Entomol.* 25: 470–475.
- Bautista, R. C., E. J. Harris, and P. O. Lawrence. 1998. Biology and rearing of the fruit fly parasitoid *Biosteres arisanus*: clues to insectary propagation. *Entomol. Exp. Appl.* 89: 79–86.
- Bennett, D. M., and A. A. Hoffmann. 1998. Effects of size and fluctuating asymmetry on field fitness of the parasitoid *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *J. Anim. Ecol.* 67: 580–591.
- CABI. 2018. *Bactrocera dorsalis*. In *Invasive Species Compend*. CAB Int. Wallingford, UK.
- Calvitti, M., M. Antonelli, R. Moretti, and R. C. Bautista. 2002. Oviposition response and development of the egg-pupal parasitoid *Fopius arisanus* on *Bactrocera oleae*, a tephritid fruit fly pest of olive in the Mediterranean basin. *Entomol. Exp. Appl.* 102: 65–73.
- Caron, V., J. H. Myers, and D. R. Gillespie. 2008. Fitness-related traits in a parasitoid fly are mediated by effects of plants on its host. *J. Appl. Entomol.* 132: 663–667.
- Chinajariyawong, A., A. R. Clarke, M. Jirasurat, S. Kritsaneepiboon, H. A. Lahey, S. Vijaysegaran, and G. H. Walter. 2000. Survey of opiine parasitoids of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Thailand and Malaysia. *Raffles Bull. Zool.* 48: 71–102.
- Chow, A., and K. M. Heinz. 2005. Using hosts of mixed sizes to reduce male-biased sex ratio in the parasitoid wasp, *Diglyphus isaea*. *Entomol. Exp. Appl.* 117: 193–199.
- Cugala, D., J. J. Jordane, and S. Ekesi. 2017. Non-host status of papaya cultivars to the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae), in relation to the degree of fruit ripeness. *Int. J. Trop. Insect Sci.* 37: 19–29.
- De Meyer, M., M. P. Robertson, A. T. Peterson, and M. W. Mansell. 2008. Ecological niches and potential geographical distributions of Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata*) and Natal fruit fly (*Ceratitis rosa*). *J. Biogeogr.* 0: 270–281.
- De Meyer, M., M. P. Robertson, M. W. Mansell, S. Ekesi, K. Tsuruta, W. Mwaiko, J. F. Vayssières, and A. T. Peterson. 2010. Ecological niche and potential geographic distribution of the invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera, Tephritidae). *Bull. Entomol. Res.* 100: 35–48.
- De Villiers, M., V. Hattin, D. J. Kriticos, S. Brunel, J. F. Vayssières, A. Sinzogan, M. K. Billah, S. A. Mohamed, M. Mwatawala, H. Abdelgader, et al. 2016. The potential distribution of *Bactrocera dorsalis*: considering phenology and irrigation patterns. *Bull. Entomol. Res.* 106: 19–33.
- Drew, R. A. I., K. Tsuruta, and I. M. White. 2005. A new species of pest fruit fly (Diptera: Tephritidae: Dacinae) from Sri Lanka and Africa. *Afr. Entomol.* 13: 149–154.
- Dukas, R., and J. J. Duan. 2000. Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp. *Behav. Ecol.* 11: 536–543.
- Eben, A., B. Benrey, J. Sivinski, and M. Aluja. 2000. Host species and host plant effects on preference and performance of *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). *Environ. Entomol.* 29: 87–94.
- Eitam, A., and R. I. Vargas. 2007. Host habitat preference of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of tephritid fruit flies. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 100: 603–608.
- Ekesi, S., and M. K. Billah. 2006. A field guide to the management of economically important tephritid fruit flies in Africa. ICIPE Science Press, Nairobi, Kenya.
- Ekesi, S., and S. A. Mohamed. 2011. Mass rearing and quality control parameters for Tephritid fruit flies of economic importance in Africa, pp. 387–410. In Akyar, I. (ed.), *Wide Spectra Qual. Control*. InTech, Croatia.
- Ekesi, S., P. W. Nderitu, and I. Rwomushana. 2006. Field infestation, life history and demographic parameters of the fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) in Africa. *Bull. Entomol. Res.* 96: 379–386.
- Ekesi, S., S. Mohamed, and R. Hanna. 2010. Rid fruits and vegetables in Africa of notorious fruit flies. *CGIAR SP-IPM Tech Innov Brief.* 4: 1–2.
- Ekesi, S., M. De Meyer, S. A. Mohamed, M. Virgilio, and C. Borgemeister. 2016. Taxonomy, ecology, and management of native and exotic fruit fly species in Africa. *Annu. Rev. Entomol.* 61: 219–238.
- Ero, M. M., E. L. Hamacek, T. Peek, and A. R. Clarke. 2010. Preference among four *Bactrocera* species (Diptera: Tephritidae) by *Diachasmimorpha kraussii* (Fullaway) (Hymenoptera: Braconidae): Host preference by *D. kraussii*. *Aust. J. Entomol.* 49: 324–331.
- Ero, M. M., C. J. Neale, E. Hamacek, T. Peek, and A. R. Clarke. 2011. Preference and performance of *Diachasmimorpha kraussii* (Fullaway) (Hymenoptera: Braconidae) on five commercial fruit species: *D. kraussii* host fruit use. *J. Appl. Entomol.* 135: 214–224.
- Gebrezihier, H. G. 2018. The role of herbivore-induced plant volatiles (HIPVs) as indirect plant defense mechanism in a diverse plant and herbivore species; a review. *Int. J. Agric. Environ. Food Sci.* 2: 139–147.
- Gnanvossou, D., R. Hanna, A. Bokonon-Ganta, S. Ekesi, and S. A. Mohamed. 2016. Release, establishment and spread of the natural enemy *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) for control of the invasive Oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in Benin, West Africa, pp. 575–600. In S. Ekesi, S. A. Mohamed, M. De Meyer, (eds.), *Fruit Fly Res. Dev. Afr. - Sustain. Manag. Strategy Improve Hortic.* Springer, Switzerland.
- Gnanvossou, D., R. Hanna, G. Goergen, D. Salifu, C. M. Tanga, S. A. Mohamed, and S. Ekesi. 2017. Diversity and seasonal abundance of tephritid fruit flies in three agro-ecosystems in Benin, West Africa. *J. Appl. Entomol.* 141: 798–809.
- Goergen, G., J. F. Vayssières, D. Gnanvossou, and M. Tindo. 2011. *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae), a new invasive fruit fly pest for the Afrotropical region: host plant range and distribution in West and Central Africa. *Environ. Entomol.* 40: 844–854.
- Greany, P. D., J. H. Tumlinson, D. L. Chambers, and G. M. Boush. 1977. Chemically mediated host finding by *Biosteres (Opisus) longicaudatus*, a parasitoid of tephritid fruit fly larvae. *J. Chem. Ecol.* 3: 189–195.
- Hanna, R., D. Gnanvossou, A. Bokonon-Ganta, and S. Saizonou. 2008a. Releases of *Fopius arisanus* for effective and sustainable fruit fly control in Africa. *Fight. Fruit Veg. Flies Reg. West. Afr.* 6: 3.
- Hanna, R., D. Gnanvossou, and T. Grout. 2008b. Male annihilation for the control of *Bactrocera invadens* and *Ceratitis cosyra* in mango orchards. *Fight. Fruit Veg. Flies Reg. West. Afr.* 7: 3.
- Harvey, J. A., and M. R. Strand. 2002. The developmental strategies of endoparasitoid wasps vary with host feeding ecology. *Ecology.* 83: 2439–2451.
- Jervis, M. A., and M. J. W. Copland. 1996. The life cycle, pp. 63–160. In M. A. Jervis, and N. Kidd, (eds.), *Insect Nat. Enemies*. Springer, Dordrecht, London, UK.
- Kuate, J., Bella-Manga, F. Damesse, L. Kouodiekong, S. A. Ndingeng, O. David, and L. Parrot. 2006. Enquête sur les cultures fruitières dans les exploitations familiales agricoles en zone humide du Cameroun. *Fruits.* 61: 373–387.
- Leather, S. R., F. A. Wade, and H. C. J. Godfray. 2005. Plant quality, progeny sequence, and the sex ratio of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoidis*. *Entomol. Exp. Appl.* 115: 311–321.
- Lux, S. A., R. S. Copeland, I. M. White, A. Manrakhan, and M. K. Billah. 2003. A new invasive fruit fly species from the *Bactrocera dorsalis* (Hendel) group detected in East Africa. *Int. J. Trop. Insect Sci.* 23: 355–361.
- Manoukis, N. C., S. M. Geib, and R. I. Vargas. 2014. Effect of host *Bactrocera dorsalis* sex on yield and quality of the parasitoid *Fopius arisanus*. *BioControl.* 59: 395–402.
- Messing, R. H., and E. B. Jang. 1992. Response of the fruit fly parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) to host-fruit stimuli. *Environ. Entomol.* 21: 1189–1195.
- Mohamed, S. A., S. Ekesi, and R. Hanna. 2010. Old and new host-parasitoid associations: parasitism of the invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) and five African fruit fly species by *Fopius arisanus*, an Asian opiine parasitoid. *Biocontrol Sci. Technol.* 20: 183–196.
- Mohamed, S. A., M. M. Ramadan, and S. Ekesi. 2016. In and out of Africa: parasitoids used for biological control of fruit flies, pp. 325–368. In S. Ekesi, S. A. Mohamed, M. De Meyer (eds.), *Fruit Fly Res. Dev. Afr.*

- Sustain. Manag. Strategy Improve Hortic. Springer International Publishing, Cham.
- Mwatawala, M. W., M. De Meyer, R. H. Makundi, and A. P. Maerere. 2006. Biodiversity of fruit flies (Diptera, Tephritidae) in orchards in different agro-ecological zones of the Morogoro region, Tanzania. *Fruits*. 61: 321–332.
- Mwatawala, M. W., M. De Meyer, R. H. Makundi, and A. P. Maerere. 2009. Design of an ecologically-based IPM program for fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Tanzania. *Fruits*. 64: 83–90.
- N'Dépo, O. R., N. Hala, K. Allou, L. R. Aboua, K. P. Kouassi, J.-F. Vayssières, and M. De Meyer. 2009. Abondance des mouches des fruits dans les zones de production fruitières de Côte d'Ivoire : dynamique des populations de *Bactrocera invadens* (Diptera : Tephritidae). *Fruits*. 64: 313–324.
- Ndiaye, O., S. Ndiaye, S. Djiba, C. T. Ba, L. Vaughan, J.-Y. Rey, and J.-F. Vayssières. 2015. Preliminary surveys after release of the fruit fly parasitoid *Fopius arisanus* Sonan (Hymenoptera Braconidae) in mango production systems in Casamance (Senegal). *Fruits*. 70: 91–99.
- Ode, P. J., and K. M. Heinz. 2002. Host-size-dependent sex ratio theory and improving mass-reared parasitoid sex ratios. *Biol. Control*. 24: 31–41.
- Oslow, D. M., and D. A. Andow. 1998. Larval crowding and adult nutrition effects on longevity and fecundity of female *Trichogramma nubilale* Ertle & Davis (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environ. Entomol.* 27: 508–514.
- Pérez, J., J. C. Rojas, P. Montoya, P. Liedo, F. J. González, and A. Castillo. 2012. Size, shape and hue modulate attraction and landing responses of the braconid parasitoid *Fopius arisanus* to fruit odour-baited visual targets. *BioControl*. 57: 405–414.
- Pitcairn, M. J., and A. P. Gutierrez. 1992. Influence of adult size and age on the fecundity and longevity of *Tetrastichus incertus* (Hymenoptera: Eulophidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85: 53–57.
- R Development CoreTeam. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Found. Stat. Comput, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>. Assessed September 2019.
- Rousse, P. 2007. Spécificité parasitaire et sélection de l'hôte chez un parasitoïde ovo-pupal de mouches de fruits Tephritidae. Ph.D. thesis, University of Reunion Island, St Pierre, p. 166. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00646498>. Assessed September 2019.
- Rousse, P., E. J. Harris, and S. Quilici. 2005. *Fopius arisanus*, an egg-pupal parasitoid of Tephritidae. Overview. *Biocontrol News Inf.* 26: 59–69.
- Rousse, P., F. Chiroleu, C. Domerg, and S. Quilici. 2007. Naive *Fopius arisanus* females respond mainly to achromatic cues. *Biol. Control*. 43: 41–48.
- Rwomushana, I., S. Ekesi, I. Gordon, and C. K. Ogot. 2008. Host plants and host plant preference studies for *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) in Kenya, a new invasive fruit fly species in Africa. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 101: 331–340.
- Sagarra, L. A., C. Vincent, and R. K. Stewart. 2001. Body size as an indicator of parasitoid quality in male and female *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Bull. Entomol. Res.* 91: 363–367.
- Sarfraz, M., L. M. Dossall, and B. A. Keddie. 2009. Host plant nutritional quality affects the performance of the parasitoid *Diadegma insulare*. *Biol. Control*. 51: 34–41.
- Schutze, M. K., N. Aketarawong, W. Amornsak, K. F. Armstrong, A. A. Augustinos, N. Barr, W. Bo, K. Bourtzis, L. M. Boykin, C. CáCeres, et al. 2015a. Synonymization of key pest species within the *Bactrocera dorsalis* species complex (Diptera: Tephritidae): taxonomic changes based on a review of 20 years of integrative morphological, molecular, cytogenetic, behavioural and chemoeological data. *Syst. Entomol.* 40: 456–471.
- Schutze, M. K., K. Mahmood, A. Pavasovic, W. Bo, J. Newman, A. R. Clarke, M. N. Krosch, and S. L. Cameron. 2015b. One and the same: integrative taxonomic evidence that *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) is the same species as the Oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis*. *Syst. Entomol.* 40: 472–486.
- Segura, D. F., M. M. Viscarret, S. M. Ovruski, and J. L. Cladera. 2012. Response of the fruit fly parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* to host and host-habitat volatile cues: infochemical use by *Diachasmimorpha longicaudata*. *Entomol. Exp. Appl.* 143: 164–176.
- Sétamou, M., N. Jiang, and F. Schulthess. 2005. Effect of the host plant on the survivorship of parasitized *Chilo partellus* Swinhoe (Lepidoptera: Crambidae) larvae and performance of its larval parasitoid *Cotesia flavipes* Cameron (Hymenoptera: Braconidae). *Biol. Control*. 32: 183–190.
- Stuhl, C., J. Sivinski, P. Teal, B. Paranhos, and M. Aluja. 2011. A compound produced by frugivorous Tephritidae (Diptera) larvae promotes oviposition behavior by the biological control agent *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). *Environ. Entomol.* 40: 727–736.
- Tchoundjeu, Z., E. K. Asaah, P. Anegebeh, A. Degrande, P. Mbile, C. Facheux, A. Tsobeng, A. R. Atangana, M. L. Ngo-Mpeck, and A. J. Simons. 2006. Putting participatory domestication into practice in West and Central Africa. *For. Trees Livelihoods*. 16: 53–69.
- Temple, L. 2001. Quantification des productions et des échanges de fruits et légumes au Cameroun. *Cah. Agric.* 10: 87–94.
- Turlings, T. C. J., and M. Erb. 2018. Tritrophic interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: mechanisms, ecological relevance, and application potential. *Annu. Rev. Entomol.* 63: 433–452.
- Van Mele, P., J. F. Vayssières, E. Van Tellingen, and J. Vrolijk. 2007. Effects of an African weaver ant, *Oecophylla longinoda*, in controlling mango fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Benin. *J. Econ. Entomol.* 100: 695–701.
- Vargas, R. I., L. Leblanc, R. Putoa, and A. Eitam. 2007. Impact of introduction of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) and classical biological control releases of *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae) on economically important fruit flies in French Polynesia. *J. Econ. Entomol.* 100: 670–679.
- Vargas, R. I., L. Leblanc, E. J. Harris, and N. C. Manoukis. 2012. Regional Suppression of *Bactrocera* Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) in the Pacific through Biological Control and Prospects for Future Introductions into Other Areas of the World. *Insects*. 3: 727–742.
- Vargas, R. I., J. D. Stark, J. Banks, L. Leblanc, N. C. Manoukis, and S. Peck. 2013. Spatial dynamics of two oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids, *Fopius arisanus* and *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae), in a Guava orchard in Hawaii. *Environ. Entomol.* 42: 888–901.
- Vayssières, J. F., A. Sinzogan, S. Korie, I. Ouagoussounon, and A. Thomas-Odjo. 2009. Effectiveness of spinosad bait sprays (GF-120) in controlling mango-infesting fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Benin. *J. Econ. Entomol.* 102: 515–521.
- Visser, M. E. 1994. The Importance of being large: the relationship between size and fitness in females of the parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Anim. Ecol.* 63: 963.
- Wäschke, N., T. Meiners, and M. Rostás. 2013. Foraging strategies of parasitoids in complex chemical environments, pp. 37–54. *In* E. Wajnberg, and S. Colazza, (eds.), *Chem. Ecol. Insect Parasit.* John Wiley & Sons Inc, Chichester, West Sussex, UK.
- Werren, J. H., M. J. Raupp, C. S. Sadoff, and T. M. Odell. 1992. Host plants used by gypsy moths affect survival and development of the parasitoid *Cotesia melanoscela*. *Environ. Entomol.* 21: 173–177.
- Woin, N., and T. Essang. 2003. Arboriculture fruitière: problématique, enjeux et rôles dans le développement économique des savanes d'Afrique centrale, p. 5. *In* Savanes Afr. Espace. En Mutat. Acteurs Face À Nouv. Défis. Prasad, N'Djamena, Tchad-Cirad, Montpellier, France, Garoua, Cameroun.