

# La Mouche des Fruits

(*Ceratitis capitata* WIED.)

## est-elle originaire de l'Afrique tropicale ?

par **A. BALACHOWSKY**

CHEF DU SERVICE DE PARASITOLOGIE VÉGÉTALE  
A L'INSTITUT PASTEUR DE PARIS.

Les recherches, permettant d'établir la connaissance exacte du pays d'origine des insectes nuisibles aux plantes cultivées, constituent un des problèmes les plus importants de l'entomologie appliquée.

La patrie originelle exacte d'un grand nombre de ravageurs, et souvent des plus importants, ne nous est pas connue avec exactitude, car ils ont été propagés par l'homme et sa civilisation à une époque récente dans des pays et des continents très éloignés de leur milieu primitif. Cette dissémination artificielle fut souvent si accusée qu'il est extrêmement difficile, à l'heure actuelle, de retrouver ou d'établir avec certitude la patrie de ces insectes. C'est le cas, notamment, pour l'immense majorité des Pucerons, des Cochenilles, des Thysanoptères nuisibles et de beaucoup d'autres insectes phytophages vivant aux dépens des plantes cultivées que l'on désigne sous le nom générique d'espèces *ubiquistes* ou *cosmopolites*.

La connaissance exacte du lieu d'origine d'une espèce phytophage nuisible est très importante à préciser, car elle nous renseigne sur les caractères biologiques fondamentaux de l'insecte, notamment sur son éthologie, le nombre de ses générations et la durée de son cycle évolutif, ses caractères écologiques, l'étendue de son habitat primitif et de ses plantes-hôtes préférées, sur ses parasites naturels, etc... etc...

Ces recherches permettent d'établir le potentiel d'extension et de nocivité des différentes espèces nuisibles en rapport avec les différents facteurs de peuplement et d'apprécier dans une certaine mesure quel peut être leur comportement dans d'autres pays où elles ont été accidentellement introduites.

En effet, chaque espèce d'insectes, qu'elle soit nuisible ou non, a acquis progressivement dans son pays d'origine, au cours des millénaires, des caractères mor-

phologiques et biologiques qui lui sont propres ; ces caractères sont aussi peu variables les uns que les autres, ils font partie du patrimoine héréditaire de l'espèce. Même lorsque celle-ci est transportée hors de son pays d'origine, elle conserve à peu près intactes les grandes lignes de son comportement initial et l'amplitude des variations biologiques secondaires que l'on pourra observer par la suite est relativement faible.

C'est ainsi que les insectes phytophages d'origine essentiellement tropicale ne peuvent se fixer ni évoluer en plein air dans les pays à hiver marqué, même s'ils y trouvent des plantes-hôtes favorables à leur développement et vice versa. Par contre, ils se maintiendront dans les serres chaudes où les conditions tropicales se trouvent artificiellement reconstituées.

De même, les espèces alpines ne peuvent vivre en plaine et les insectes des plaines ne deviendront jamais des espèces montagnardes. Les faunes ont acquis *in situ* leurs caractères spécifiques ; elles se sont formées sur place sous la dépendance de nombreux facteurs dont les facteurs climatiques ont été les plus importants. Il a fallu des centaines de milliers d'années pour les modeler à travers les vicissitudes des périodes géologiques.

Pour toutes ces raisons, il est indispensable de bien connaître le pays d'origine des espèces nuisibles et le milieu primitif dans lequel elles ont toujours évolué.

\* \* \*

Le pays d'origine de la Mouche des fruits (*Ceratitis capitata* WIED.) ne nous est pas connu alors que cet insecte s'est répandu depuis un siècle dans les cultures fruitières des cinq continents (carte 1).

Dans une communication récente (1), j'ai émis l'hypothèse que *Ceratitits capitata* WIED. n'était pas originaire de la région côtière de l'Afrique occidentale (Dahomey, Nigéria), comme il était généralement admis jusqu'ici, d'après les travaux déjà anciens de BEZZI (2) (3) et de SILVESTRI (4) sur les *Trypetidae* africains. Les recherches sur la systématique et la biologie des *Trypetidae* frugivores ont beaucoup évolué depuis cette époque et le vieux genre *Ceratitits* Mc. LEACH, tel qu'il se concevait il y a 40 ans encore, a été fractionné depuis par BEZZI lui-même (3) et par d'autres auteurs, en un certain nombre de genres distincts qui sont :

1° Le *G. Lenophila* (à front cornu), comprenant une seule espèce originaire d'Australie, *L. dentipes* GUER.

2° Les espèces du *G. Pterandrus* BEZZI, dont cinq sont actuellement connus (*an. n. e* GRAHAM, *rosae* KARSH., *colae* SILV., *rubivorus* BEZZI, *volucris* BEZZI) et toutes originaires d'Afrique occidentale ou méridionale.

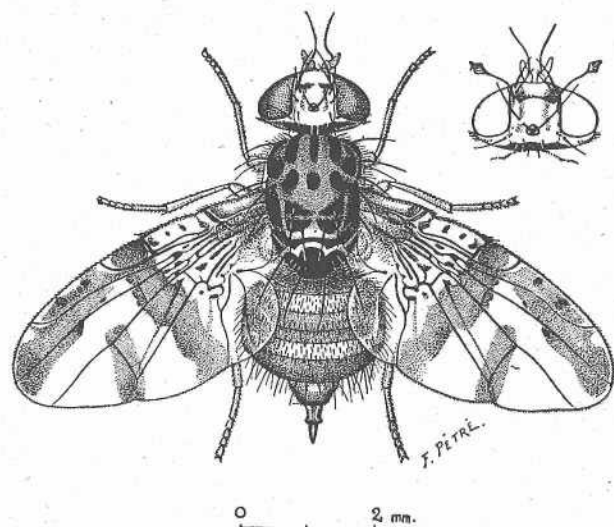
3° Les espèces du *G. Padalaspis* BEZZI, au nombre de dix (*punctata* WIED., *bremei* GUER., *giffardi* BEZZI, *silvestrii* BEZZI, *morstatti* BEZZI, *antisticta* BEZZI, *flexuosa* WALK, *guinar a* BEZZI, *stictata* BEZZI et *insc ipta* GRAH.) qui sont également originaires d'Afrique tropicale.

(1) BALACHOWSKY (A.). Sur l'origine de la Mouche des fruits, *Ceratitits capitata* WIED. *C. R. Acad. Agric.*, p. 363, 1950.

(2) BEZZI (M.). *Boll. Lab. Zool. gen. Agri. Portici*, III, p. 273-313. Portici, 1909.

(3) *Id.* Notes on the Ethiopian fruit flies of the family Trypanidae, other than *Dacus* (s. l.) with descriptions of new genera and species. *Bull. Ent. Res.* 1918-VIII, p. 215-251.

(4) SILVESTRI (F.). Viaggio in Africa per cercare parassiti di mosche dei frutti. *Boll. Lab. Zool. Agr. Portici*, VIII, 1913, p. 1-164.



4° Les espèces du *G. Neoceratitits* HENDEL, au nombre de quatre (notamment *bimaculata* RODER) dont trois sont originaires d'Afrique tropicale et une du Thibet (*asiatica* BECK.)

5° Les espèces du *G. Ceratitits* Mc. LEACH comprenant seulement deux espèces connues, *C. catoiri* GUER., originaire de l'île Maurice et *C. capitata* WIED.

Il ressort à la lumière de ces travaux que la seule espèce avec laquelle *C. capitata* WIED. présente une affinité réelle est *C. catoiri* GUER., de l'île Maurice. Ce sont là, en effet, les deux seules espèces qui font partie aujourd'hui du genre *Ceratitits* (s. str.) Mc. LEACH qui est principalement caractérisé par l'existence de palettes céphaliques chez le mâle et une nervulation particulière des ailes (Fig. 1).

*C. catoiri* GUER. diffère de *C. capitata* WIED. par sa taille plus grande et ses palettes céphaliques de couleur blanche (sombres chez *capitata*). Il est également frugivore et l'on ne connaît que peu de choses quant à sa biologie. L'étude systématique et biologique des *Trypetidae* africains, en rapport avec les affinités de groupes, ne démontre donc nullement l'origine afro-tropicale stricte de *C. capitata* WIED.

\*\*

De même, la théorie émise par SILVESTRI, s'appuyant sur le fait que *C. capitata* WIED. est originaire de la côte occidentale d'Afrique, en raison de l'existence, dans cette région, de différents hyménoptères parasites naturels (*g. Opius* et *Tetrastichus*), vivant en endophages aux dépens des larves et des pupes de la Mouche des fruits, n'est pas suffisante pour affirmer, elle non plus, avec certitude que cet insecte soit originaire de cette région. En effet, presque tous les parasites obtenus par SILVESTRI aux dépens de la Mouche des Fruits en Afrique occidentale ne sont pas spécifiques de cet insecte et parasitent également d'autres Trypetides frugivores. Nous savons, en effet, par de nombreux travaux effectués dans le monde, que les *Opius* parasites des *Trypetidae*, n'ont pas de spécificité rigoureuse et peuvent parasiter indifféremment différentes espèces de Mouches des fruits. C'est ainsi qu'*Opius triyonii* CAMERON a été décrit de la Nouvelle-Galle du Sud, vivant aux dépens de *Dacus ferrugineus* F., et qu'il parasite également dans cette même région, *Ceratitits capitata* WIED. De même,

FIG. 1. — *Ceratitits capitata* Wied. Femelle adulte caractérisée par l'absence de palettes céphaliques et une tarière spiniforme. A droite : Tête du mâle montrant les deux palettes céphaliques caractérisant le genre *Ceratitits* Mc. Leach (s. str.). (Cl. A. BALACHOWSKY et L. MESNIL).



Carte I. — Aire de répartition actuelle de *Ceratitis capitata* Wied. à travers le monde (en noir).

*Tetrastichus giffardi* SILV., *T. giffardinus* SILV., *Opius humilis* SILV. et *Opius fullawayi* SILV. d'Afrique occidentale, peuvent également vivre aux dépens d'autres *Trypetidae* (notamment sur *Pterandrus colae* SILV. et *Pardalaspis giffardi* BEZZI) et, comme il en existe une cinquantaine d'espèces en Afrique tropicale, rien que parmi les espèces frugivores à biologie similaire, il est très possible que ces parasites se soient secondairement adaptés à *Ceratitis capitata* WIED., lorsque cette espèce fut introduite dans cette région à une époque plus ou moins récente. En Afrique du Nord, *Opius concolor* SILV., parasite habituel de la Mouche de l'Olive (*Dacus oleae* ROSSI), s'adapte parfois à *Ceratitis capitata* WIED., bien que le taux de parasitisme apparaît comme extrêmement faible. D'autre part, P. VAYSSIÈRE m'a adressé de Taroudant (Sous-marocain), en 1930, des noix d'Arganes très fortement contaminées par *C. capitata* d'où j'ai obtenu quelques individus d'un *Opius* (*concolor* SILV. ?) que je n'ai pas réussi à multiplier en insectarium. Les recherches sur les parasites de la Mouche des fruits dans le Sud marocain mériteraient d'être reprises sur une échelle plus vaste et avec un outillage moderne.

Quoi qu'il en soit, l'étude des parasites de *Ceratitis*

*capitata* WIED. ne permet donc pas, elle non plus, pour le moment du moins, d'affirmer l'origine afro-tropicale de la Mouche des fruits.\*

\*\*\*

Si l'on examine l'aire de répartition géographique actuelle de *C. capitata* WIED., dans le monde, l'on constate qu'elle s'étend largement hors des régions tropicales pour pénétrer dans les zones à climat méditerranéen et tempéré (carte I). En Europe, *C. capitata* arrive à se maintenir, non seulement dans toute la région méditerranéenne par des foyers permanents ou subpermanents, mais aussi dans des stations à climat tempéré, soumises à un hiver accusé où le thermomètre descend souvent au-dessous de 0° C pendant plusieurs jours par an, au moins pendant la nuit.

C'est ainsi que des foyers permanents existent dans la région parisienne depuis 1899, où ils ont été signalés

\* Ghesquière a obtenu tout récemment (*Bull. Soc. Ent. Fr.* 1950, p. 66-68) d'élevage de *C. capitata* originaire de Mantes (S.-et-O.), un parasite braconide *Alysiidae* : *Aphaerata minuta* NISS. v. *cephalotes* NIX. Cet hyménoptère parasite indifféremment les diptères phytophages les plus divers et n'est pas strictement spécialisé aux dépens des *Trypetidae*.

successivement par GIARD (5), LESNE (6) et moi-même (7). L'existence de foyers permanents ne fait également pas de doute dans d'autres régions de France, notamment dans la vallée de la Loire (Orléanais, Anjou), la Vallée du Rhône, de la Garonne et dans de nombreuses régions du Midi (méditerranéen et non-méditerranéen). La propagation rapide et massive de *C. capitata* dans toute la France a été considérablement favorisée par la culture extensive de la pêche qui constitue en Europe l'hôte de prédilection de cet insecte qui accuse par ailleurs une extrême polyphagie (plus de 200 espèces de fruits).

Des foyers ont été également signalés dans d'autres régions à climat tempéré, notamment en Suisse (Sud du Léman) et aux environs d'Odessa (U. R. S. S.) (8). En Afrique du Nord et dans d'autres régions du bassin méditerranéen, *C. capitata* se maintient également dans certaines stations d'altitude à climat comparable à celui de l'Europe tempérée.

La permanence de ces foyers septentrionaux implique une mortalité hivernale considérable et une réduction marquée du nombre des générations, si bien que par les années normales, *C. capitata* passe pratiquement inaperçu, alors que par les années chaudes et favorables (1933, 1936, 1937, 1949), son extension et sa pullulation deviennent beaucoup plus importantes pour les générations tardives (septembre, octobre) où les dégâts se portent non seulement sur les pêches de deuxième saison et tardives, mais aussi sur les poires et même sur les pommes (nombreuses attaques en 1937 et 1949).

Le comportement de *C. capitata* et ses exigences écologiques ne sont guère compatibles avec ceux d'un insecte originaire de la zone côtière tropicale africaine; il constituerait en effet une exception pour le moins insolite, n'ayant pas d'équivalence chez les autres insectes phytophages indigènes (hormis quelques Aphides) vivant en plein air en Europe tempérée. *C. capitata* serait le seul Trypetidae tropical frugivore qui aurait pu s'adapter au climat tempéré et y subsister; aucune autre espèce de ce groupe n'accuse un comportement semblable, elles restent toutes strictement confinées à la zone côtière d'Afrique tropicale.

(5) GIARD (A.). Sur l'existence de *C. capitata* v. *hispanica* aux environs de Paris. *C. R. Acad. Sciences*, p. 436, 1900; *id.* p. 353, 1906.

(6) LESNE (D.). *Bull. Soc. Path. veg.*, 1914. *Id. C. R. Acad. Sc.*, p. 490-1921.

(7) BALACHOWSKY (A.). Sur les dégâts occasionnés par la Mouche des fruits dans les vergers de la région parisienne durant l'année 1935 (*C. R. Acad. Agric.*, 17 janv. 1934). *Id.* (en coll. L. MESNIL). Les insectes nuisibles aux plantes cultivées I. 1-p. 244-245, 1935.

(8) Liquidons la Mouche méditerranéenne (*Ceratitis capitata* WIED.), publ. Narkozem. U. S. S. R., n° 7, Moscou, 1937.

\* \*

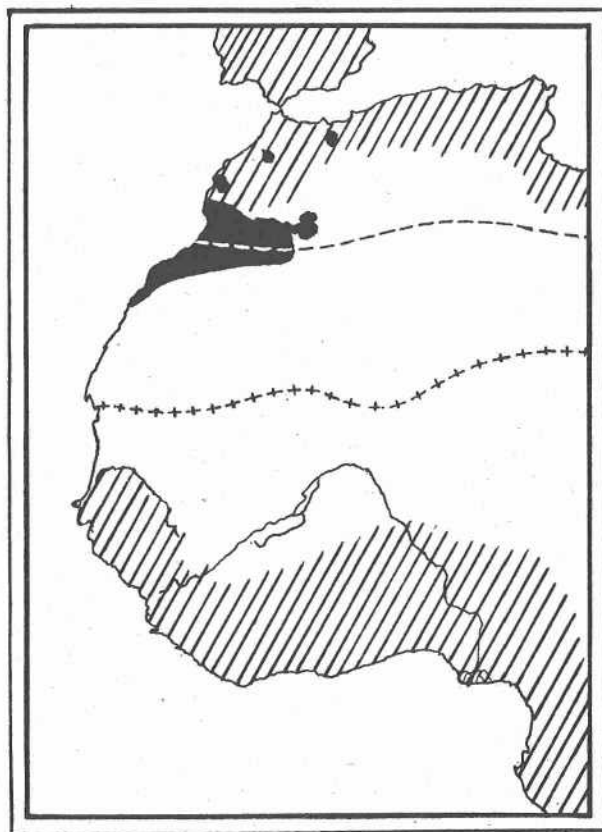
En m'appuyant sur les faits que je viens d'exposer, je serais beaucoup plus enclin à supposer que *Ceratitis capitata* WIED. est originaire de la région paléarctique sud-occidentale et que sa patrie originelle se trouve dans le Sud marocain, dans la limite du secteur botanique de l'Arganier (*Argania spinosa* L.) (= *sideroxylon* R. et Sch.) au sud du Haut-Atlas et l'ensemble de l'Anti-Atlas occidental (carte II).

*C. capitata* pullule, en effet, dans les noix d'arganes, dans tout le Maroc méridional et, non seulement sur les peuplements homogènes (forêts d'Arganier) (Fig. 2), mais même sur les arbres isolés (\*).

(\*) Il a souvent été admis que dans son pays d'origine, une espèce phytophage est très réduite dans sa pullulation et passe souvent inaperçue. Cependant, cette théorie est loin d'être absolue, la Mouche

Carte II.

- //// //// Aire de répartition actuelle de *Ceratitis capitata* Wied.  
 ■■■■■■ Secteur botanique de l'Arganier (*Argania spinosa* L.).  
 + + + + Frontière approximative actuelle entre les peuplements paléarctiques et africano-éthiopiens.  
 - - - - Limite nord de l'extension de la faune africano-éthiopienne au quaternaire et des « flots-reliques » tropicaux actuels.





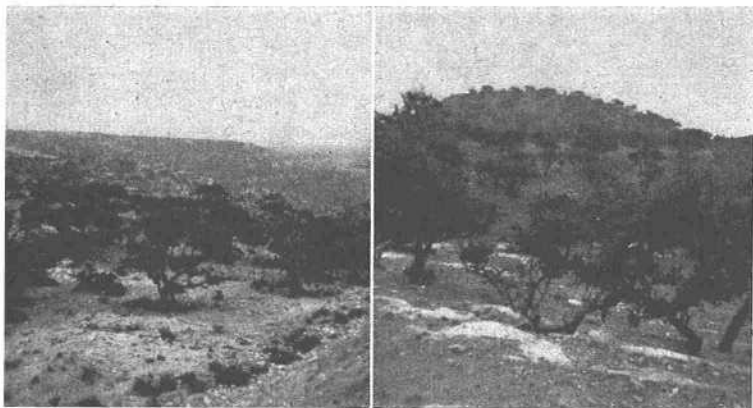


FIG. 2. — La forêt d'Arganier au nord d'Agadir sur les pentes occidentales du Haut-Atlas (Photo A. Balachowsky.).

Si le « secteur botanique » de l'Arganier constitue la patrie originelle de *C. capitata*, ce fait pourrait expliquer la raison pour laquelle cet insecte est susceptible de vivre à la fois dans des stations à hiver marqué (le climat des pentes sud du Haut-Atlas et celles du nord de l'Anti-Atlas accusant fréquemment des gelées hivernales) et des pays tropicaux (la zone côtière du Sud marocain étant climatiquement très équilibrée par l'influence océanique). L'Arganier s'étend en effet depuis la côte atlantique jusqu'à une altitude de 1.500 mètres (EMBERGER).

Il convient également de considérer que les peuplements spontanés d'Arganiers qui couvrent encore aujourd'hui plus de 650.000 hectares étaient beaucoup plus vastes autrefois au Maroc où ils s'étendaient sur de vastes territoires plus à l'est et plus au sud que ceux où on les trouve à l'heure actuelle. Cette régression est due, partiellement du moins, au déboisement consécutif à la civilisation humaine (\*\*).

de l'Olive (*Dacus oleae* Ross) dont l'origine méditerranéenne ne peut être mise en doute, pullule dans les olives. Un grand nombre d'insectes forestiers indigènes commettent, dans nos peuplements de résineux ou de feuillus, des déprédations considérables en invasions massives. D'autres espèces, comme les *Galerucidae* (de l'Orme, de l'Aulne, du Nénuphar, etc.), transforment tous les ans les feuilles en dentelle dans leurs pays d'origine. D'autre part, il y a lieu de ne pas confondre la déprédation au sens anthropomorphique avec la déprédation réelle entraînant la mort ou la disparition des arbres. En ce qui concerne *Ceratitis capitata* WIED., très nuisible à la production fruitière humaine, elle n'apporte absolument aucun préjudice aux arbres attaqués et se comporte presque comme un commensal vis-à-vis de sa plante-hôte. Elle n'attaque que la pulpe des fruits mûrs, n'empêchant jamais les graines de germer et n'entraîne absolument aucun dommage à l'arbre lui-même.

Le fait que *C. capitata* pullule aux dépens des noix d'arganes mûres ne peut donc infirmer son origine marocaine.

(\*\*) Des stations isolées d'Arganier ont été signalées dans l'Oued

Enfin, *Argania spinosa* est considéré par les botanistes comme une espèce-relique tropicale qui seule représente la famille des Sapotacées dans la région paléarctique, toutes les autres plantes de cette famille étant tropicales.

La région, située au sud du Sous et dans toute la zone Anti-Atlas-Draa, renferme de nombreux insectes phytophages d'origine africaine-tropicale ; c'est ainsi que la faune des *Acacia* épineux, des *Balanites*, des *Calotropis*, de *Salvadora persica*, des Euphorbes dendroïdes et cactiformes du Sud marocain(\*\*\*) possèdent une faune dont l'origine tropicale africaine lointaine ne fait pas de doute (Fig. 3, 4).

Tout laisse supposer qu'à une époque relativement récente (quaternaire) plus humide que la période présente, il existait une continuité entre cette faune tropicale sud-marocaine et la faune actuelle de l'Afrique occidentale qui s'étendait beaucoup plus au nord de sa limite actuelle (carte II). Le Sous devait marquer à peu près la limite septentrionale de pénétration de la faune afro-tropicale pendant le quaternaire humide vers le nord (carte II). La période sèche qui s'est

Grou (S. E. de Rabat) et dans le Maroc oriental aux environs de Berkane (Basse Moulouya), ce qui prouve la grande étendue occupée autrefois par cet arbre au Maroc (Carte II).

(\*\*\*) L'origine tropicale des insectes vivant aux dépens des *Acacia* épineux (*A. seyal* et *A. raddiana*) du Sud marocain ne fait aucun doute, il en est de même des autres plantes tropicales de cette région (*Balanites aegyptica*, *Calotropis procera*, etc...). La faune des Euphorbes cactiformes (*Euphorbia Beauderiana*, *E. echinus*, *E. resinifera*) et dendroïdes (*E. regis-jubae*), est vicariante de celles des Euphorbes des Canaries, mais tout laisse supposer aujourd'hui, alors que les recherches se précisent, que l'ensemble de cette faune, très riche en soi, entraînant avec elle de nombreux commensaux et satellites, est d'origine afro-tropicale. On retrouve de plus en plus d'espèces similaires dans les Euphorbes du même groupe (*E. basalmifera* et autres) en Afrique occidentale et équatoriale. (Fig. 2, 3, 4.)

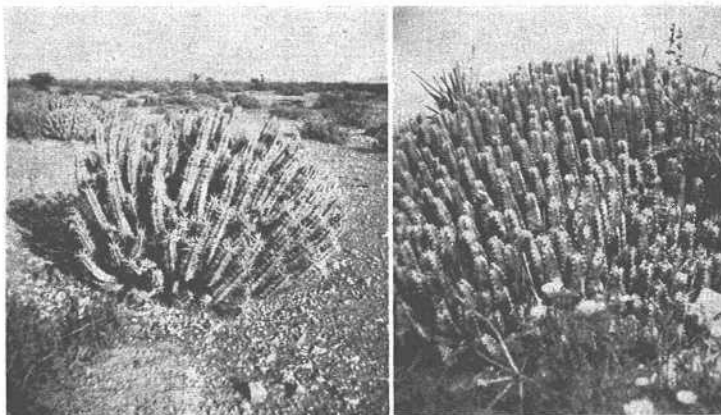


FIG. 3. — A gauche : *Euphorbia echinus*, dans la steppe à Euphorbe (Vallée de l'Oued Noun). A droite : *Euphorbia resinifera* dans le Moyen-Atlas (Photos A. Balachowsky).

établie depuis et qui caractérise la période actuelle, a fait reculer les éléments tropicaux vers le sud en les faisant disparaître d'une très vaste surface occupée aujourd'hui par le désert. L'immense majorité des espèces tropicales ont disparu ou ont été refoulées vers le sud, quelques-unes se sont maintenues en « îlots », sous forme de *reliques tropicales* entre le Sénégal et le Sous où on les trouve aujourd'hui dans des conditions d'habitat plus ou moins précaires.

Il est possible que *C. capitata* fasse partie également de cette faune à origine tropicale lointaine qui s'est isolée de sa souche primitive et se serait réfugiée, puis maintenue dans le Nord du peuplement à la suite de la progression du désert. La Mouche se serait adaptée plus spécialement à l'Arganier, les noix d'arganes lui offrant un habitat permanent dans cette région. C'est au cours de sa lente évolution dans le Sud et l'extrême Sud marocain, aux dépens de l'Arganier, que la Mouche des fruits aurait acquis une rusticité infiniment plus accusée que celle des autres *Trypetidae* frugivores tropicaux, ce qui lui a permis de se disséminer par la suite dans de nombreuses régions du globe à climat subtropical (méditerranéen) et tempéré.

Enfin, il importe également de considérer qu'*Argania spinosa*, dans son peuplement naturel (Sud marocain), ne renferme aucun insecte spécifique (\*) et n'est parasité par aucune maladie cryptogamique. Ce comportement est celui des espèces végétales, reliques « déplacées » de leur peuplement primitif, qui perdent en général la grande majorité de leurs parasites naturels dans les peuplements résiduels. La présence de *Ceratitis capitata* WIED., étroitement associé à *Argania spinosa*, dans toutes sa zone actuelle de croissance, confirmerait donc l'adaptation étroite et lointaine de *C. capitata* aux dépens de l'Arganier.

\* \* \*

En conclusion, la théorie des auteurs italiens sur l'origine afro-tropicale de *Ceratitis capitata* WIED.

(\*) Au cours d'une mission effectuée en 1948 sous les auspices de l'Institut Scientifique chérifien dans tout le Sud marocain où j'ai pu étudier les peuplements d'Arganier, je n'ai trouvé sur cet arbre qu'une Cochenille, *Chionaspis bupleuri* MARCHAL qui vit également sur l'Olivier et d'autres végétaux spontanés (divers *Bupleurum*) en Afrique du Nord et au Sahara. Ceci ne fait que confirmer toutes les recherches antérieures effectuées par les entomologistes marocains.

pourrait *a priori* rejoindre celle que j'ai émise ici sur l'origine sud-marocaine de la Mouche des fruits, mais sur une base de conception théorique tout à fait distincte.

En fait, *C. capitata* pourrait avoir une origine tropicale, mais qui serait beaucoup plus lointaine dans le passé. Son origine réelle serait le Sud marocain et son habitat primitif, l'Arganier. C'est dans cette dernière

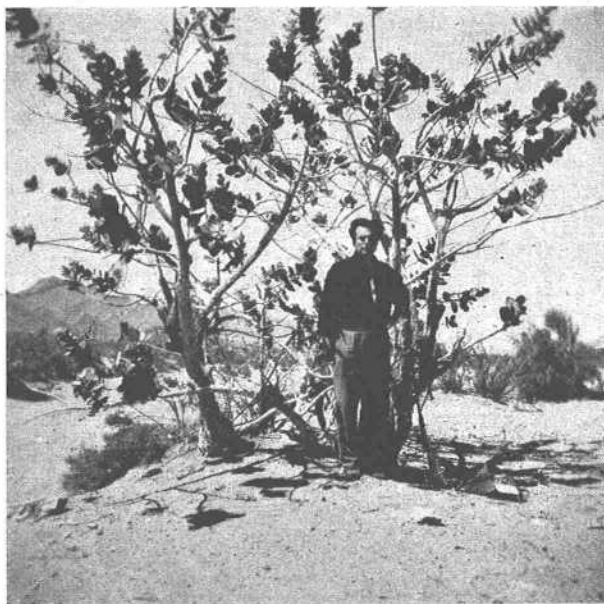


FIG. 4. — *Calotropis procera*. Asclépiadacée arborescente tropicale dans le Djebel Bani (Anti-Atlas Sud). (Photo A. Balachowsky.)

région que l'espèce aurait évolué et acquis ses caractères morphologiques et biologiques définitifs. Cette origine, différente de celle des autres *Trypetidae* frugivores africains tropicaux stricts, serait la cause initiale de la très grande rusticité de *C. capitata* et de ses possibilités d'extension sous forme de foyers permanents, non seulement dans la région méditerranéenne, mais également dans les pays à climat tempéré, caractérisés par des gelées hivernales.

En Afrique occidentale, comme dans le reste de l'Afrique noire, *Ceratitis capitata* présente les caractères d'un insecte accidentellement introduit par la civilisation à une époque récente.