

## Les levures des figues et des drosophiles associées en forêt de Taï (Côte-d'Ivoire)

Marie-Claire Pignal<sup>(1)</sup> (\*), D. Lachaise<sup>(2, 4)</sup>  
et G. Couturier<sup>(3, 4)</sup>

<sup>(1)</sup> Biol. Végét., L. A. C. N. R. S. n° 44, Bât. 405,  
43, boulevard du 11-Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex (France),

<sup>(2)</sup> Lab. Biologie et Génétique Évolutive, C. N. R. S., 91190 Gif-sur-Yvette (France),

<sup>(3)</sup> O. R. S. T. O. M., 70-74, route d'Aulnay, 93140 Bondy (France),

<sup>(4)</sup> Lab. d'Écologie tropicale du C. N. R. S. (ECOTROP),  
4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy (France).

### RÉSUMÉ

Une étude comparative est faite de la microflore levurienne se développant à la surface et dans la cavité des sycones de figuiers vivant dans la forêt de Taï en Côte-d'Ivoire. Des levures (et des bactéries) ont pu aussi être isolées, pour la première fois, de l'intestin des larves de *Lissocephala*, suggérant que ces Drosophilidae spécialistes peuvent accomplir leur développement complet dans la cavité de la figue immature en se nourrissant de la microflore introduite par l'agaonide pollinisateur obligatoire et spécifique.

MOTS-CLÉS : Figue (*Ficus*) - Levures - Bactéries - Champignons filamenteux -  
*Drosophilidae* (*Lissocephala*) - Afrique tropicale (Taï):

### ABSTRACT

A comparative analysis is made of the yeast microflora growing at the surface or within the cavity of tropical figs. Yeasts (and bacteria) were isolated for the first time from the gut of *Lissocephala* larvae suggesting that these specialist fruit flies can develop successfully within the cavity of immature receptacles by using as a resource the microflora introduced by the obligatory and species-specific pollinating fig wasp.

KEY-WORDS: Figs (*Ficus*) - Yeasts - Bacteria - Molds -  
*Drosophilidae* (*Lissocephala*) - Tropical Africa (Taï).

### INTRODUCTION

Les *Lissocephala* représentent un genre de diptères Drosophilidae, propre à la région afrotropicale, dont l'évolution s'est déroulée en liaison étroite avec les figuiers endémiques à cette région biogéographique (*Ficus* spp., Moraceae). Les *Lissocephala* accomplissent leur développement larvaire dans la cavité du sycone (figue) immature (LACHAISE, 1977; LACHAISE & TSACAS, 1983). Celui-ci est une urne close tapissée intérieurement de l'inflorescence qui n'est accessible au pollinisateur spécifique et obligatoire (hyménoptère Chalcidoidea Agaonidae) que grâce à l'ostiole, un orifice

(\* ) Auteur auquel doivent être adressées les demandes de tirés à part.

obturé par un épais bouchon de bractées entrecroisées, étroitement imbriquées les unes dans les autres et disposées en spirale. Les premières espèces de *Lissocephala* commencent à exploiter les figues dès le tout début de la phase interflorale, quelques jours après la pénétration du pollinisateur. Les sycones immatures sont alors clos. Aussi, la femelle de *Lissocephala* ne pénètre-t-elle pas dans la figue. Les œufs sont simplement déposés dans l'ostiole et c'est la larve de premier stade qui traverse le bouchon ostiulaire en s'insérant entre les bractées. Les pontes des différentes espèces de *Lissocephala* se succèdent ainsi jusqu'après la phase mâle de la figue (LACHAISE *et al.*, 1982). L'ostiole de la grande majorité des espèces de figuiers africains ne s'ouvre pas spontanément à maturité. Ce sont les mâles de l'agaonide pollinisateur qui creusent un ou plusieurs tunnels de sortie par où leurs femelles s'échapperont (GALIL & ESIKOWITCH, 1968). Les *Lissocephala* à ponte tardive déposent précisément leurs œufs au fond de ces tunnels abandonnés sans entrer dans la cavité de la figue. Nous qualifions ici ce stade de développement du sycone de phase « post-mâle », laquelle est délimitée dans le temps d'un côté par la sortie de la nouvelle génération d'agaonides, de l'autre côté par la chute de la figue. Cette phase peut durer plusieurs jours.

La similitude biologique et la remarquable concordance de la phénologie du développement larvaire entre les *Lissocephala* à ponte précoce et les agaonides pollinisateurs suggèrent fortement que les premières ont évolué dans un premier temps de façon convergente par rapport aux seconds (LACHAISE *et al.*, 1982), lesquels ont, au moins en partie, coévolué avec les *Ficus*-hôtes (WIEBES, 1973, 1982).

Jusqu'alors rien n'était connu des exigences trophiques des larves de *Lissocephala* qui pouvait être carnivores aussi bien que phytophages. Trois types de ressources étaient envisageables : 1° Les tissus végétaux de l'inflorescence, à l'instar des larves d'agaonides qui exploitent les tissus hypertrophiés des fleurs femelles brévistyles (galles). 2° Les larves d'agaonides elles-mêmes. On connaît des *Drosophila* dont les larves sont prédatrices d'autres larves d'insectes (TSACAS & DISNEY, 1974). 3° Les micro-organismes susceptibles de se développer à la surface de l'inflorescence (PIGNAL & LACHAISE, 1979; BEGON, 1983).

Aucune observation directe ou indirecte n'autorise à retenir l'une des deux premières hypothèses, encore qu'il reste à contrôler que la production en agaonide n'est pas inversement corrélée à celle des *Lissocephala*. En revanche, divers éléments donnent un certain poids à la troisième : durant la phase pré-femelle, avant la pénétration de la femelle d'agaonide fondatrice, la cavité de la figue serait stérile (MILLER & PHAFF, 1962; JANZEN, 1979). Fort peu d'études ont cependant été consacrées à cette question et certains de nos résultats amènent à être plus nuancé à ce sujet.

Si l'on ignore ce qu'il en est chez les autres espèces de *Ficus*, on sait que, chez le figuier domestique (*Ficus carica*) de Californie au moins, c'est le pollinisateur lui-même qui introduit régulièrement, à la phase femelle, une microflore bien particulière composée d'une bactérie *Serratia plymuthica* (Lehmann et Neumann) Bergey *et al.*, et une levure *Candida guilliermondii* (Castellani) Langeron et Guerra var. *carpophila* Phaff et Miller (PHAFF & MILLER, 1961). Il existe donc une microflore que l'on peut considérer comme habituelle de la figue de *Ficus carica*.

Nous avons cherché à savoir si ce qui est vrai pour le figuier cultivé dioïque l'était aussi pour les sycones des figuiers monoïques propres aux forêts tropicales sempervirentes ou secondarisées de Côte-d'Ivoire où ont été étudiées les *Lissocephala*. Notre objectif était double : d'une part analyser la microflore interne et externe des sycones à différentes étapes de leur développement floral et post-floral, d'autre part comparer

la microflore des intestins des larves de *Lissocephala* avec celle de la figue qui les hébergeait.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude a été réalisée dans la forêt dense humide sempervirente de Taï à l'extrême sud-ouest de la Côte-d'Ivoire (pour une présentation de la région, voir GUILLAUMET, 1967; GUILLAUMET *et al.*, 1984). Les espèces de *Ficus* sont déterminées d'après BERG *et al.* (1984).

Sur les quatre espèces de *Ficus* ayant fait l'objet de prélèvements de levures, parmi les 20 recensées dans la forêt de Taï (\*), trois sont des grands figuiers épiphytes de forêt dense humide (*Ficus arto-carpoides*, *F. lyrata* et *F. macroserma*), alors que le quatrième, *F. sur*, est un arbuste de milieux ouverts qui colonise rapidement les défrichements inclus en milieu forestier.

Suivant leur degré de maturité, les figues ont été prélevées soit directement sur l'arbre à 25 ou 30 m dans la voûte foliaire par notre collaborateur Théodore SIO, soit au sol juste en dessous. Puis elles ont été rapportées le plus rapidement possible au laboratoire (dans un délai de 1 à 3 heures)

Pour tous les fruits, quelle que soit leur taille, nous avons ensuite procédé de la façon suivante : nous avons découpé dans la paroi, selon les rayons du sycone, un bloc pyramidal de 5 × 5 mm de base (fig. 1). Pour l'étude de la microflore externe, nous en avons scalpé la partie superficielle colorée; pour l'étude de la microflore interne nous en avons prélevé les fleurs et le plancher de la cavité.

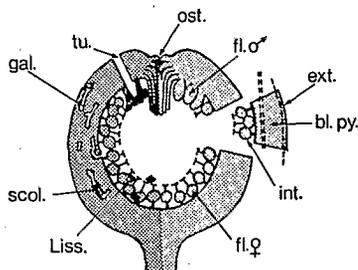


FIG. 1. — Schéma du sycone de *Ficus* spp. montrant (à droite) le bloc pyramidal (bl. py.) découpé dans la paroi de la figue immature avec une partie interne portant l'inflorescence (int.) destinée à l'analyse de la microflore interne et une partie externe (ext.) destinée à l'analyse de la microflore externe; ost. : ostiole; fl. ♂ : fleurs mâles; fl. ♀ : fleurs femelles; (à gauche) l'emplacement des larves de *Lissocephala* (Liss.), les galeries (gal.) de scolytes (scol.) et les tunnels de sortie (tu.) creusés par les agaonides mâles au cours des phases interflorale ou mâle selon le cas.

Ces fragments ont été déposés et vigoureusement agités dans des tubes d'eau physiologique stérile. Puis nous avons procédé soit à l'étalement direct de quelques gouttes de la suspension obtenue, soit à des dilutions de 10 en 10 (généralement jusqu'à  $10^{-6}$ ) suivies de la filtration du contenu de chaque tube de dilution sur une membrane stérile afin d'effectuer une numération des différents types de micro-organismes (toutefois la numération n'a pas toujours été possible par suite de l'envahissement de la membrane par des germes contaminants).

Le milieu, coulé en boîtes de Petri, utilisé pour les étalements ou le développement sur membrane, était un milieu favorable au développement des levures :

Yeast extract Difco :	3 g
Malt extract Difco :	3 g
Bactopeptone Difco :	5 g
Glucose :	10 g
Bacto Agar Difco :	20 g
Eau filtrée	1 000 g

(\*) Programme Franco-Hollandais « *Ficus* » de l'ECOTROP.

Avant stérilisation, le pH a été abaissé à 4-4,5 par addition de HCl. Après étalement ou dépôt de la membrane, les boîtes ont été laissées à la température ambiante et le développement surveillé quotidiennement. Les colonies distinctes morphologiquement ont été dénombrées dans les cas de numération et, dans tous les cas, une colonie de levures de chaque type a été prélevée et soumise à des stries de purification pour en avoir une culture pure.

Les cultures ainsi obtenues, repiquées dans des tubes de milieu gélosé, ont été rapportées à l'Université de Lyon, vérifiées et éventuellement repurifiées, puis étudiées selon les techniques classiques (VAN DER WALT, 1970). Les caractères d'assimilation ont été déterminés d'abord par la méthode des répliques puis, dans les cas douteux ou pour les compléments, par des tests en milieu liquide. L'identification a été faite d'après les clés de LODDER (1970) et de BARNETT *et al.* (1979).

Quand nous avons trouvé des larves de Drosophilidae à l'intérieur d'un sycone, nous en avons disséqué quelques-unes dans des conditions stériles. Après avoir déposé et écrasé leur intestin dans un tube d'eau physiologique stérile, nous avons étalé quelques gouttes de la suspension obtenue et procédé; ensuite, comme pour l'étude de la microflore des sycones.

## RÉSULTATS

Les résultats obtenus sont consignés sur le tableau I. La microflore était constituée de levures mais nous avons noté la présence éventuelle de champignons filamenteux et de bactéries.

### 1. LISTE ET CARACTÉRISTIQUES DES LEVURES ISOLÉES

Nous avons identifié dix espèces de levures correspondant généralement assez bien aux descriptions classiques. Ce sont : *Candida conglobata*, *Pichia farinosa*, *Rhodotorula graminis*, *Arthroascus javanensis*, *Kluyveromyces lactis*, *Pichia membranaefaciens*, *Candida pseudointermedia*, *C. sake*, *Hanseniaspora valbyensis* et *Endomycopella vini*. Leurs caractéristiques les plus remarquables sont réunies sur le tableau II.

### 2. LA MICROFLORE DES DIFFÉRENTS SYCONES

#### a) Ficus sur *Forsskal* (= *F. capensis*, *Thunberg*)

Comme le montre le tableau I, le stade pré-femelle a une microflore interne (très pauvre) dont les levures sont absentes; on peut trouver des levures en surface (*Kluyveromyces lactis*, *Rhodotorula graminis* et *Candida conglobata*). A la phase femelle, les micro-organismes (bactéries et champignons) sont relativement et également abondants (de  $10^3$  à  $10^5$  germes/cm<sup>2</sup>) à l'intérieur comme à l'extérieur du sycone, mais nous n'y avons pas trouvé de levures.

Les levures sont, en revanche, toujours présentes à des densités élevées ( $10^5$  à  $10^7$  germes/cm<sup>2</sup>) dans les « fruits » ramassés au sol, qu'ils soient tombés à maturité ou prématurément. Elles sont représentées par des espèces qui sont différentes de celles observées dans les stades plus jeunes; ce sont des levures fréquentes dans les fruits ou les matières en fermentation, *Hanseniaspora valbyensis* et *Pichia membranaefaciens*. Les bactéries sont représentées au moins par trois types différents.

#### b) *Ficus macrosperma* *Mildbraed & Burret* (tableau I)

Nous n'avons pas pu obtenir ici le stade le plus précoce, la phase pré-femelle étant passée au moment de nos observations. Un sycone en phase femelle portait des levures en surface seulement (*Candida pseudointermedia*) en relativement faible densité ( $10^2$  germes/cm<sup>2</sup>), tandis que l'intérieur d'un autre, en phase mâle, en contenait.

TABLEAU I. — *Micro-organismes isolés de l'exocarpe (ext.) ou de la paroi interne (int.) des sycones de Ficus, ainsi que du tractus digestif de larves de Lissocephala (Drosophilidae) vivant dans la cavité des sycones, d'une part, et de scolytes creusant leurs galeries dans la paroi des sycones, d'autre part. Forêt de Taï (Côte-d'Ivoire).*

Stade de développement du sycone	Référence du figuier	Ext.	Int.
Pré-femelle	sur F 41	<i>Kluyveromyces lactis</i> , <i>Rhodotorula graminis</i> , <i>Candida conglobata</i>	Rien
	sur F 49	Bactéries, champignon	Bactéries, champignon
	sur F 49	Bactérie	Rien
Femelle	sur F 49	Bactérie, champignon	Bactérie, champignons
	sur F 48	Bactéries, champignons	Bactérie, champignons
	<i>macrosperma</i> F 2	<i>Candida pseudointermedia</i> , bactérie	Bactérie
Interflorale début	<i>artocarpoides</i> F 56	Bactérie, champignon	<i>Pichia farinosa</i> , bactéries, champignon
fin	<i>lyrata</i> F 25	Rien	<i>Arthroascus javanensis</i> , <i>Candida sake</i>
Mâle	<i>macrosperma</i> F 47		Plusieurs types de levures dont la culture a échoué, bactéries
Post-florale	<i>macrosperma</i> F 47 (mou, mais cohérent et clos, au sol)		<i>Candida pseudointermedia</i> , <i>Endomycopsella vini</i>
	sur F 49 (dégradé)	<i>Hanseniaspora valbyensis</i> , <i>Pichia membranaefaciens</i> , bactérie	
	sur F 49 (éclaté)	<i>Hanseniaspora valbyensis</i> , bactéries	
Immature tombé prématurément au sol			
Larves de <i>Lissocephala</i> (cavité syconiale de <i>F. lyrata</i> F 25 en phase inter-florale)		<i>Arthroascus javanensis</i> , <i>Candida pseudointermedia</i> , <i>Endomycopsella vini</i> , <i>Pichia membranaefaciens</i> , <i>Hanseniaspora valbyensis</i> , bactéries	
Scolyte (paroi du sycone de <i>F. macrosperma</i> F 47 en phase post-florale)		<i>Endomycopsella vini</i>	

TABLEAU II. — *Pouvoir fermentaire et origine des levures isolées.*

	Fermentation des sucres	Origine de nos isolements (*)	Origine des autres souches connues
1 <i>Kluyveromyces lactis</i> (Dombrowski) Van der Walt	+	F	
1' <i>Rhodotorula graminis</i> di Menna	-	F	Fruits, feuilles, ...
1" <i>Candida conglobata</i> (Redaelli) Van Uden et Buckley	+	F	Écorce d'arbre
2 <i>Candida pseudointermedia</i> Nakase et al.	+	L, F	
3 <i>Pichia farinosa</i> (Lindner) Hansen	+	F	Origines diverses dont produits de fermentation
3' <i>Arthroascus javanensis</i> (Klöcker) von Arx	-	L, F	Exsudation d'arbre, arbre en décomposition
3" <i>Candida sake</i> (Saito et Ota) Van Uden et Buckley	+	F	Origines variées dont jus de fruit
4 <i>Endomycopsella vini</i> (Kreger Van Rij) von Arx	+	L, F, S	Raisin (Amérique du Sud), drosophiles adultes (Côte-d'Ivoire)
(= <i>Saccharomyopsis vini</i> (Kreger-Van Rij) Van der Walt et Scott)			
5 <i>Hanseniaspora valbyensis</i> Klöcker	+	L, F	Origines diverses dont fruits, drosophiles (Amérique du Nord, Côte-d'Ivoire, ...)
5' <i>Pichia membranaefaciens</i> (Hansen) Hansen	+	L, F	Origines diverses dont fruits, boissons fermentées, drosophiles (Amérique, Côte-d'Ivoire, ...)

(\*) L : Larve de *Lissocephala*; F : figue; S : scolyte.

Nous en avons également trouvé dans un autre sycone au sol, très foncé et mou mais encore cohérent et clos, dont la paroi était creusée de galeries de scolytes; il s'agissait, là encore, de *C. pseudointermedia*, avec *Endomycopsella vini*.

c) *Ficus artocarpoides* Warburg (tableau 1)

Nous n'avons étudié qu'un seul sycone de *F. artocarpoides*, en début de phase interflorale. Nous y avons trouvé, extérieurement, des champignons filamenteux et des bactéries en faible densité ( $10^2$  germes/cm<sup>2</sup>) et, intérieurement, des champignons filamenteux, divers types de bactéries en densité plus élevée ( $10^4$  germes/cm<sup>2</sup>) et une levure, *Pichia farinosa*, peu abondante.

d) *Ficus lyrata* Warburg (tableau 1)

Un sycone, en fin de phase interflorale, était dépourvu de micro-organismes en surface, alors que deux levures, *Arthroascus javanensis* et *Candida sake*, ont été isolées de la partie interne.

### 3. ÉVOLUTION QUANTITATIVE DE LA MICROFLORE AU COURS DU DÉVELOPPEMENT FLORAL ET POST-FLORAL DE LA FIGUE

Nous avons pu constater un accroissement notable de la densité des micro-organismes (nombre de germes viables par cm<sup>2</sup>) au cours du développement floral et post-floral de *Ficus sur* (fig. 2). En phase pré-femelle la cavité du sycone est le plus souvent dépourvue de toute microflore, alors que l'on prélève déjà environ  $10^4$  germes/cm<sup>2</sup> à la surface externe de la même figue. Dans un cas cependant, des bactéries et des champignons ont aussi été isolés de la cavité d'une figue à ce stade. A la phase femelle, après la pénétration du pollinisateur, la densité des micro-organismes à l'extérieur du sycone n'a pas changé de façon sensible puisqu'elle oscille entre  $10^3$  et  $10^5$  germes/cm<sup>2</sup>. A l'intérieur du sycone, en revanche, un accroissement considérable s'est produit à ce stade puisque la densité y atteint  $10^5$  à  $10^6$  germes/cm<sup>2</sup>, soit une valeur nettement supérieure à celle de la densité externe. Ce même phénomène (densité int. > densité ext.) se retrouve à la phase femelle chez *Ficus macrosperma* et au début de la phase interflorale chez *F. artocarpoides*. Après la chute et l'éclatement de la figue à la fin de la phase mâle, il n'y a plus lieu de faire de distinction entre l'intérieur et l'extérieur du sycone. La densité des micro-organismes varie alors entre  $10^5$  et  $10^7$ , elle n'augmentera plus par la suite mais se maintiendra à ce niveau ( $10^6$ ) jusqu'à un stade avancé de dégradation du sycone (phase post-sexuelle tardive).

### 4. LA MICROFLORE DES INSECTES

Les larves de *Lissocephala* découvertes à l'intérieur du sycone de *F. lyrata* nous ont fourni, à côté de bactéries de divers types, une grande variété de levures : *Arthroascus javanensis*, que nous avons simultanément isolée de la partie interne de la paroi syconiale, mais également *Candida pseudointermedia*, *Endomycopsella vini*, *Pichia membranaefaciens* et *Hanseniaspora valbyensis*. Ces trois dernières espèces avaient déjà été isolées de drosophiles, en particulier par nous-mêmes en Côte-d'Ivoire (PIGNAL & LACHAISE, 1979). Cela n'a rien d'étonnant pour *P. membranaefaciens* et *H. valbyensis* qui sont des espèces très répandues signalées par de nombreux auteurs, mais cela est plus remarquable pour *E. vini* qui est beaucoup plus rare. La plupart de ces isolements antérieurs concernent, d'ailleurs, des adultes au mode de vie bien

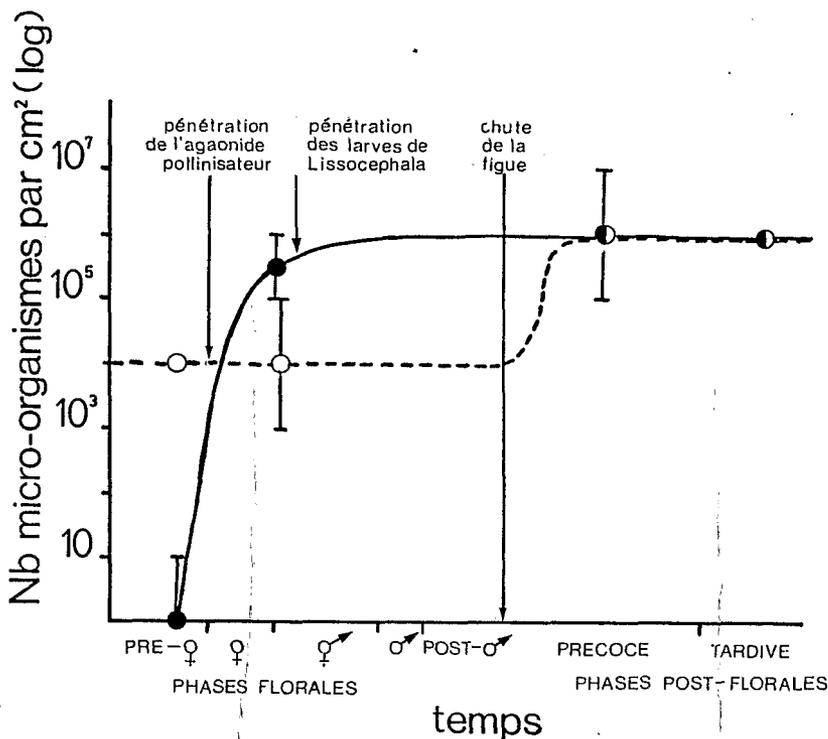


FIG. 2. — Évolution de la densité de micro-organismes incluant des levures, des bactéries et des champignons filamenteux (nombre de germes viables par cm<sup>2</sup>) à la surface (disques blancs) ou à l'intérieur de la cavité (disques noirs) du sycone de *Ficus sur* Forsskal (= *F. capensis* Thunberg) au cours de son développement floral et post-floral. Les durées relatives des différentes phases florales ne sont pas respectées. Après la chute de la figue, celle-ci éclate, rendant caduque la distinction de l'intérieur et de l'extérieur du réceptacle. Forêt secondarisée, Taï, Côte-d'Ivoire.

différent (notons toutefois que MILLER *et al.* (1974) ont isolé *P. membranaefaciens* de l'intestin de larves de *Drosophila cactophiles* du désert de Sonora). Quant à nos précédents isollements de Côte-d'Ivoire (dans les savanes de Lamto), il s'agissait d'adultes également, appartenant à des espèces différentes : par exemple pour *E. vini*, *Drosophila akai*, *D. burlai* et *D. latifasciaeformis* dont les choix trophiques diffèrent fondamentalement (PIGNAL & LACHAISE, 1979).

Un des scolytes adultes dont les galeries étaient développées dans la paroi d'un sycone de *F. macrocarpa* nous a livré une des levures déjà trouvées dans le sycone lui-même, *Endomyces vini*. Cette intéressante espèce n'a, à notre connaissance, jamais encore été signalée chez ces insectes (PIGNAL, 1973).

#### DISCUSSION

Si nos résultats restent préliminaires, il n'en demeure pas moins que c'est la première fois que des sycones immatures clos de *Ficus* épiphytes ont pu être récoltés

directement dans la voûte foliaire d'une forêt tropicale en vue d'en isoler la microflore de levures interne et externe.

Le principal résultat de ce travail est d'avoir identifié une dizaine d'espèces de levures à divers stades de développement du sycone chez quatre espèces de figuiers et, plus particulièrement, d'avoir démontré la présence d'une microflore de levures dans la cavité de la figue immature.

La figure 3 récapitule la succession des espèces de levures, toutes espèces de *Ficus* confondues, par rapport au calendrier de l'envahissement du sycone par les insectes (Agaonidae pollinisateurs et *Drosophilidae* du genre *Lissocephala*). Si des levures se développent à la surface externe du sycone dès la phase pré-femelle, la présence d'une microflore interne de levures n'est mise en évidence qu'au début de la longue phase interflorale (peut-être déjà dès la fin de la phase femelle). Aussi peut-on raisonnablement en déduire que les levures sont introduites soit par les femelles d'agaonide pollinisatrices, soit par les jeunes larves nouvellement écloses de *Lissocephala*, ou bien encore successivement par les unes et les autres.

Faute d'avoir isolé la microflore véhiculée par les femelles d'agaonide, nous n'avons pas de preuve directe de leur responsabilité dans l'introduction des toutes premières levures dans la cavité du sycone à la phase femelle. Cependant, certaines preuves indirectes existent. Une levure *Pichia farinosa* a été notamment isolée d'un sycone de *Ficus artocarpoides*, en tout début de la phase interflorale, qui était habité par des agaonides mais n'hébergeait ni œufs ni larves de *Lissocephala*. Chez *Ficus sur* les œufs de *Lissocephala* ne sont déposés dans l'ostiole de la figue au plus tôt que trois à quatre jours après la pénétration des femelles d'agaonide. Aussi, et par référence à ce qui se passe dans les figues de *Ficus carica* en Californie (PHAFF & MILLER, 1961), sommes-nous enclins à attribuer les toutes premières introductions de levures aux femelles du pollinisateur.

Avant la pénétration de celles-ci, durant la phase pré-femelle, la riche microflore qui se développe à la surface de la figue contraste avec l'absence de micro-organismes dans la cavité à ce stade. La question de la stérilité ou de la non-stérilité de la cavité du réceptacle en phase pré-femelle reste ouverte, dans la mesure où nous avons trouvé, dans une figue de *Ficus sur* à ce stade, des bactéries et des champignons qui pourraient ne pas être des contaminations ultérieures, et cela d'autant plus que le milieu de culture acidophile que nous avons choisi pour sélectionner les levures n'était pas favorable au développement des autres micro-organismes.

L'isolement de cinq espèces de levures (*Arthroascus javanensis*, *Candida pseudo-intermedia*, *Endomycopsella vini*, *Pichia membranaefaciens* et *Hanseniopsis valbyensis*) dans l'intestin des larves de *Lissocephala* vivant dans la cavité du sycone de *Ficus lyrata* suggère que les levures font partie des ressources alimentaires de ces dernières. Pour démontrer le rôle nutritionnel de ces levures, il nous reste cependant à obtenir la croissance des larves de *Lissocephala* sur des cultures de celles-ci.

Il est intéressant de souligner, à ce propos, qu'à l'instar de la majorité des *Drosophila* cactophiles spécialistes du désert de Sonora (FOGLEMAN *et al.*, 1981), les *Lissocephala* sycophiles spécialistes semblent exploiter au stade larvaire une grande variété de levures. Autrement dit, il s'agirait d'espèces spécialistes sur le plan écologique (nombre restreint de plantes-hôtes) et généralistes sur le plan physiologique (absence de choix des levures). Ceci n'est cependant pas la règle chez les drosophiles puisqu'au sein même du peuplement de *Drosophila* des cactus il existe une espèce, *D. mojavensis*, qui présente le cas de figure rigoureusement inverse, à savoir une grande

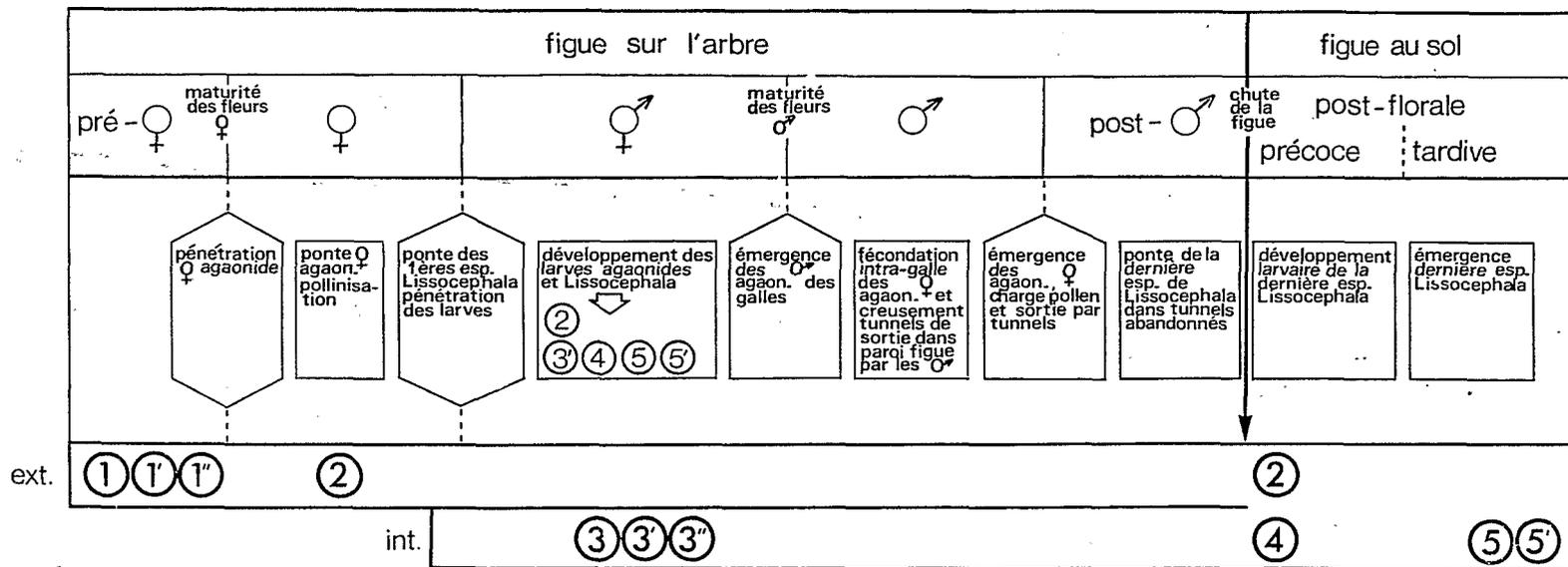


FIG. 3. — Calendrier récapitulant la chronologie relative des phases florales de la figue (en haut), de son envahissement par les insectes : Agaonidae pollinisateur et Drosophilidae du genre *Lissocephala* (au milieu) et des levures (en bas). Les espèces de levures sont représentées par des chiffres dont la légende est précisée dans le tableau II. Les chiffres dans l'encadré du milieu figurent les espèces de levures isolées de l'intestin des larves de *Lissocephala*. Les durées relatives des différents événements ne sont pas respectées.

variété de plantes-hôtes exploitées, associées à un choix sélectif des levures sur chacune d'elles (FOGLEMAN *et al.*, 1981).

La richesse spécifique des levures isolées des larves de *Lissocephala* surprend, dans la mesure où une telle concentration d'espèces de levures n'a été retrouvée dans aucun des échantillons de microflore prélevés à l'intérieur comme à l'extérieur de figes, d'autant que seule l'une de ces cinq espèces (*Arthroascus javanensis*) a été également isolée de la paroi interne de la cavité du sycone de *Ficus lyrata* et aucune d'elles de la paroi externe de celui-ci.

Qu'aucune des cinq espèces de levures mentionnées ci-dessus n'ait été recensée à la surface du sycone de *Ficus lyrata* suggère qu'elles ont été introduites par l'agaonide pollinisateur et qu'elles proviennent de substrats divers, d'autres figuiers notamment, fréquentés par celui-ci avant sa pénétration. Ainsi, *Candida pseudointermedia*, qui est la seule des levures isolées à avoir un pouvoir fermentaire étendu à tous les sucres proposés lors des tests d'identification et une vaste capacité d'assimilation des substances carbonées, se retrouve à l'extérieur de la fige de *F. macrosperma* en phase femelle. Lors de la recherche de « son » *Ficus*-hôte, la femelle du pollinisateur de *F. lyrata* a très bien pu visiter la surface de la fige de *F. macrosperma*. Elle aurait pu aussi en ramener la levure *Endomycosella vini* (qui diffère fondamentalement de la précédente sur le plan physiologique puisqu'elle ne fermente que le glucose, faiblement et lentement) qui aurait été apportée par les scolytes. De la même façon, *Hanseniaspora valbyensis* et *Pichia membranaefaciens* pourraient provenir de la fréquentation des figes au sol de *Ficus sur*; mais ces levures ubiquistes se développent sur des substrats si divers que, dans ce cas, les alternatives sont nombreuses.

Si l'on reste donc dans la conjecture pour de nombreuses questions, le présent travail attire l'attention sur un nouvel aspect de la dépendance des *Lissocephala* vis-à-vis des agaonides pollinisateurs : c'est, en effet, la femelle de celui-ci qui introduirait dans la cavité du sycone la ressource supposée nécessaire à la croissance des larves de la drosophile. Cela pourrait expliquer le retard de trois à quatre jours entre la pénétration de la première femelle d'agaonide et la ponte de la première femelle de *Lissocephala*. Il pourrait s'agir là, aussi, d'un facteur ayant contribué à la « convergence » écologique du diptère par rapport à l'hyménoptère.

#### REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier les directeurs successifs de l'Institut d'Écologie tropicale d'Abidjan, H. DOSSO et Y. SANGARE, dont l'aide nous a permis de réaliser les isolements de micro-organismes dans la station d'Écologie tropicale de Taï dans d'excellentes conditions. Nous avons également bénéficié de l'aide logistique de l'O. R. S. T. O. M. d'Adiopodoumé. Ce travail a été financé par l'A. T. P. 3571 « Écophysiologie » du C. N. R. S. et le laboratoire d'Écologie tropicale (ECOTROP) du C. N. R. S. Nous remercions aussi J. R. DAVID pour la lecture critique qu'il a faite du manuscrit.

#### RÉFÉRENCES

- BARNETT J. A., PAYNE R. W. & YARROW D., 1979. — *A guide to identifying and classifying yeasts*. Cambridge Univ. Press.
- BEGON M., 1983. — Yeasts and *Drosophila*. In: ASHURNER M., CARSON H. L. & THOMPSON J. N., eds., *The genetics and biology of Drosophila*. Academic Press, London, 345-384.
- BERG C. C., HUMAN M. F. E. & WEERDENBURG J., 1984. — Moracées. In: *Flore du Gabon*, Fasc. 26, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 276 p.

- FOGLEMEN J. C., STARMER W. T. & HEED W. B., 1981. — Larval selectivity for yeast species by *Drosophila mojavensis* in natural substrates. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 78, 4435-4439.
- GALIL J. & EISIKOWITCH D., 1968. — On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology*, 49, 259-269.
- GUILLAUMET J. L., 1967. — *Recherche sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte-d'Ivoire)*. Mémoire O. R. S. T. O. M., 20, Paris, 1-247.
- GUILLAUMET J. L., COUTURIER G. & DOSSO H., 1984. — *Recherche et aménagement en milieu forestier tropical humide : le projet Taï de Côte-d'Ivoire*. Notes techniques n° 15, MAB-Unesco, Paris, 245 p.
- JANZEN D. H., 1979. — How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10, 13-51.
- LACHAISE D., 1977. — Niche separation of African *Lissocephala* within the *Ficus* drosophilid community. *Ecologia*, 31, 201-214.
- LACHAISE D. & TSACAS L., 1983. — Breeding-sites in tropical African drosophilids. In: ASHBURNER M., CARSON H. L. & THOMPSON J. N., eds., *The genetics and biology of Drosophila*. Academic Press, London, 221-332.
- LACHAISE D., TSACAS L. & COUTURIER G., 1982. — The Drosophilidae associated with tropical African figs. *Evolution*, 36, 141-151.
- LODDER J., ed., 1970. — *The yeasts, a taxonomic study*. 2nd ed. North-Holland Publ. Co., Amsterdam-London, 1 385 p.
- MILLER M. W. & PHAFF H. J., 1962. — Successive microbial populations in *Calimyrna* figs. *Appl. Microbiol.*, 10, 394-400.
- MILLER M. W., PHAFF H. J., HEED W. B., STARMER T. & MIRANDA M., 1974. — Yeasts associated with *Drosophila* breeding-sites in various species of cactus in desert regions of Arizona and northern Mexico. *Proc. 4th Symp. Yeasts*, Vienne (Austr.), 257-258.
- PHAFF H. J. & MILLER M. W., 1961. — A specific microflora associated with the fig wasp, *Blastophaga psenes* Linnaeus. *J. Insect Pathol.*, 3, 233-243.
- PIGNAL M. C., 1973. — *Étude des levures accompagnant quelques Coléoptères arboricoles*. Thèse Doct. d'État, Univ. Lyon, 140 p.
- PIGNAL M. C. & LACHAISE D., 1979. — Les levures des drosophiles de savane d'Afrique inter-tropicale (savanes de Lamto, Côte-d'Ivoire). *Mycopathologia*, 68, 155-165.
- TSACAS L. & DISNEY R. H. L., 1974. — Two new African species of *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) whose larvae feed on *Simulium* larvae (Dipt., Simuliidae). *Tropenmed. Parasitol.*, 25, 360-378.
- WALT J. P. VAN DER, 1970. — Criteria and methods used in classification. In: LODDER J., eds., *The yeasts, a taxonomic study*, 2nd ed. North Holland Publ. Co., Amsterdam, London, 34-113.
- WIEBES J. T., 1973. — Phylogenetic specificity of figs and fig wasps. In: BRANTJES N. B. M., ed., *Pollination and dispersal*. Nijmegen, 21-25.
- WIEBES J. T., 1982. — The phylogeny of the Agaonidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Netherlands Journal of Zoology*, 32, 395-411.