

P65

Coévolution cumulative et coévolution substitutive

Yves Gillon

ORSTOM, 213, rue Lafayette, 75480 Paris Cedex 10, France

RÉSUMÉ

Les deux hypothèses alternatives de l'existence ou non d'une coévolution entre animaux et végétaux s'opposent depuis longtemps.

Il est suggéré ici que cet état de chose résulte d'une difficulté à distinguer clairement des exemples qui n'ont pas la même signification évolutive.

En raison du faible impact des consommateurs phyllophages sur le potentiel reproducteur des plantes il n'y a pas de raison pour s'attendre à ce qu'ils fournissent de bons exemples de coévolution. En revanche, les spermophages qui agissent directement et sévèrement sur le potentiel reproducteur lui-même pourraient plus facilement avoir donné lieu à ce type de sélection réciproque.

Dans les deux cas, les populations d'insectes consommateurs peuvent évoluer plus rapidement que celles des plantes-hôtes en raison de leurs effectifs plus nombreux et du renouvellement, généralement bien plus rapide, de leurs générations.

En conséquence, les composés toxiques élaborés par les plantes doivent être sujets à de brusques changements et à une grande variabilité. Il en résulterait une "coévolution substitutive", l'insecte suivant les équilibres ponctués de la plante.

Quand la plante tire bénéfice de l'action du consommateur, la relation peut favoriser la combinaison génétique (par pollinisation) ou, dans une moindre mesure, la dispersion des diaspores (par zoochorie).

Dans ce dernier cas, l'adaptation sera plus nette pour le végétal que pour l'animal, en raison du bénéfice reproductif plus direct pour le premier.

Ces interactions positives se renforceront graduellement au cours des générations, par « coévolution cumulative ».

MOTS-CLÉS : *Coévolution cumulative - Coévolution substitutive - Phyllophages - Spermophages - Pollinisation - Zoochorie -*

ABSTRACT

Conflicting alternative hypotheses have long been developed to assess or deny coevolution. It is argued here that this results from the failure to clearly separate cases which have not the same evolutionary meaning.

Owing to their low impact on the reproductive potential of plants there is no reason to expect that phyllophagous consumers will provide clear evidence of coevolution. Inversely, cletrophagous consumers (seed eaters), which act directly on the plant reproductive organs, may have more likely favored such a reciprocal selective action.

In both cases, it is assumed that, due to their large population sizes and their rapid generation times, insect populations evolve more rapidly than those of most of their host-plants. Hence, the toxic plant-compounds produced are expected to have shifted or changed strongly over evolutionary time. This would have resulted in "substitutive coevolution": insects following the successive punctuated equilibria of plants.

When plants benefit from the action of the consumers, which may favor gene recombination (via pollinators) or, to a lesser extent, diaspore dispersal (via zoochory), adaptations are more likely to arise in the plant rather than in the animal because of the more direct reproductive benefit from the interaction for the former.

Positive interactions can be thereby gradually strengthened with time, resulting in "cumulative coevolution".

KEY-WORDS: *Cumulative coevolution - Substitutive coevolution - Phyllophagous - Cleptrophagous - Pollination - Zoochory.*

INTRODUCTION

Depuis son apparition, la théorie de la coévolution ne cesse de susciter des arguments favorables ou défavorables suivant les exemples invoqués, donc les auteurs, sans qu'une perspective unitaire permette de résoudre les contradictions. Ainsi, un examen attentif des arguments et exemples publiés ne permet pas à LACHAISE (1982) de se prononcer clairement : « Whereas coevolution undoubtedly plays a role in plant-insect interactions, such a role should not be overemphasized » conclut-il.

Récemment, JERMY (1984) a remis en cause la possibilité même pour les phytophages d'avoir une action sur l'évolution des végétaux. Il reprend ainsi à son compte les arguments dits de la « prodigal parent theory » contre lesquels JANZEN (1969) s'élevait 15 ans plus tôt.

On peut discerner deux causes principales dans les difficultés rencontrées pour trancher entre les deux positions opposées : d'une part l'impossibilité de vérifier les hypothèses pour des phénomènes qui se déroulent sur une échelle de temps incompatible avec l'expérimentation humaine, d'autre part le manque d'informations sur les étapes et les mécanismes qui ont abouti à la mise en place des cas de relations plantes/animaux sur lesquels se fondent les arguments en faveur d'une coévolution.

Ces deux difficultés ne sont pas nouvelles car elles sont apparues avec les théories transformistes.

Le premier problème trouve classiquement une solution partielle dans l'interprétation des « expérimentations » de la nature et dans l'analyse des phénomènes microévolutifs, mais de là vient justement l'origine du débat. La seconde difficulté ne peut être contournée qu'en établissant des distinctions entre des exemples dont la signification évolutive diffère.

Nous proposons ici d'établir de telles distinctions dans la signification coévolutive des relations trophiques entre plantes et consommateur primaire suivant que les interactions qui en résultent sont de type mutualiste ou antagoniste et, dans ce cas, suivant les organes végétaux consommés.

ANTAGONISME PAR PHYTOPHAGIE

Beaucoup d'insectes phytophages s'attaquent préférentiellement à des plantes apparentées, ce que PESSON (1980) appelle l'« instinct botanique » des insectes. Il est probable que cet « instinct » recouvre une attractivité et des possibilités de détoxification vis-à-vis de végétaux ayant certaines caractéristiques biochimiques voisines ou identiques. On connaît par exemple le cas des glucosinolates de crucifères qui sont

attractifs pour les consommateurs spécialisés, mais toxiques ou répulsifs pour les autres insectes (DETHIER V. G., 1972; NIELSEN, 1978).

Le problème est de savoir si, comme le suggèrent BERENBAUM & FENNY (1981) et BERENBAUM (1983) pour les furanocoumarines des ombellifères vis-à-vis des chenilles de *Papilio*, l'évolution moléculaire, dans une famille de composés chimiques, répond effectivement à la pression de consommation des phytophages.

Une réaction biochimique aux morsures a été observée par CARROLL & HOFFMAN (1980) chez *Cucurbita moschata*, mais l'effet défensif de cette réaction n'apparaît pas sur les insectes testés puisque l'appétit de l'un (*Acalymma vittata*) s'en trouve augmenté tandis que l'autre (*Epilachna tredecimnotata*) se préserve en découpant un disque de feuille. Par ailleurs l'éventuel effet de cette consommation sur le potentiel reproductif de la cucurbitacée n'a pas été envisagé.

JERMY (1984) tente d'établir des distinctions entre les exemples connus de relations plantes/insectes. Il distingue plusieurs cas suivant le mode de nutrition, généraliste ou spécialiste, des insectes et suivant qu'une parenté phylétique existe ou non entre les plantes consommées par un groupe taxonomique d'insectes phytophages. Dans une perspective coévolutive, ne devraient être pris en considération, suivant l'auteur, que les cas où la parenté des espèces consommées et consommatrices peut être mise en parallèle. Le seul exemple correspondant fidèlement à cette contrainte est celui des agaonides dont les larves se développent dans les sycones de *Ficus* (WIEBES, 1979, 1982). Dans tous les autres cas JERMY (*op. cit.*) dénie aux insectes phytophages la possibilité de faire évoluer (coévoluer donc) les plantes, faute d'une importance décelable de leur consommation sur le succès reproductif du végétal.

Une expérimentation récente (MARQUIS, 1984) montre qu'il n'en est pas obligatoirement toujours ainsi puisque, chez *Piper arietanum*, au Costa Rica, existe une nette relation entre taux de défoliation, provoquée il est vrai, et nombre de graines produites; avec une diminution de fructification même pour une réduction de seulement 10 % de la surface foliaire. Cet auteur met de plus en évidence, chez la même Piperaceae, par clonage de pieds plus ou moins attaqués par les phytophages, l'héritabilité des possibilités de défense.

Dans la grande majorité des cas, on estime cependant que le taux de prélèvement du feuillage par les phytophages est effectivement faible dans les conditions naturelles (0,9 % par exemple de la production primaire prélevée annuellement dans une savane par l'ensemble des acridiens suivant GILLON, 1974) tandis que les répercussions de la réduction de feuillage sur le succès reproductif ne se font sentir que pour de sévères défoliations. D'où la notion très générale de seuil de densité de phytophages à partir duquel la consommation de ces phytophages se traduit par un abaissement de la production végétale (TAMMES, 1961, in HODKINSON & HUGHES, 1982).

L'un des plus beaux exemples d'« associations », interprétés en termes de coévolution, entre phyllophages et plantes, est constitué par le système *Passiflora-Heliconius* (WILLIAMS & GILBERT, 1981). Des feuilles de ces passiflores sont morphologiquement similaires à d'autres feuilles de l'environnement et portent des structures mimétiques d'œufs d'héliconides. Formes trompeuses et structures dissuadantes pour les femelles pondeuses du papillon (GILBERT, 1982). Dans cet exemple l'action du phyllophage pourrait, dans les cas extrêmes, maintenir les lianes à un stade immature, mais aucune mesure précise de réduction du potentiel reproducteur ne semble avoir été faite.

Il est ainsi assez surprenant de constater que le fondement même de la théorie

de la coévolution entre végétaux et phytophages s'appuie essentiellement sur des exemples de phyllophagie, le plus souvent pris chez les chenilles de lépidoptères (EHRlich & RAVEN, 1964; FEENY, 1975), alors que les répercussions de la consommation primaire sur le potentiel reproducteur des plantes se manifestent bien plus clairement lorsque sont attaquées de jeunes pousses (WHITHAM & MOPPER, 1985) ou, évidemment, les organes reproducteurs eux-mêmes.

ANTAGONISME PAR SPERMOPHAGIE

Pour ne pas chercher une interprétation unique à des phénomènes incomparables il apparaîtrait nécessaire de dissocier clairement la consommation des phyllophages de celle des spermophages (ou séminivores) qui, au contraire des premiers, prélèvent souvent une part importante des graines des plantes, pouvant aller chez les légumineuses jusqu'à 85 % (AULD, 1983), plus de 96 % (NONGONIERMA, 1978) et même jusqu'à 99 % (LAMPREY *et al.*, 1974) de la production. Ce qui se traduit là automatiquement par une réduction équivalente du potentiel reproducteur du végétal.

Dans ces conditions, si de bons exemples de coévolution doivent être trouvés entre partenaires trophiques, c'est chez les spermophages qu'il faut les chercher, et tout particulièrement dans la famille des Bruchidae, seule famille d'insectes dont toutes les espèces possèdent à l'état larvaire ce mode exclusif d'alimentation.

Or même dans cette famille les exemples connus ne permettent pas d'emporter la conviction. Ainsi JERMY (*op. cit.*) place ces insectes dans ceux qui ne possèdent pas de relations phylétiques parallèles avec leurs plantes-hôtes, tandis que CENTER & JOHNSON (1974), JOHNSON & SLOBODCHIKOFF (1979) et JOHNSON (1980, 1981) soutiennent l'opinion inverse. Le problème n'est pas simple car un insecte qui s'attaque à des plantes apparentées peut, au hasard des occasions, étendre sa niche trophique en exploitant une espèce végétale sensiblement différente avec laquelle elle n'avait pas coévolué (TABASHNIK, 1983). C'est le cas de *Caryedon serratus* qui n'exploitait en Afrique que des Caesalpiniaceae arborées jusqu'au jour où l'introduction de l'arachide lui permit de pondre et de se développer avec succès sur une Papilionaceae herbacée (ROBERT, 1985).

Certaines relations entre bruches et graines ont été analysées assez finement pour que des substances chimiques soient mises en cause. On sait que des lectines sont toxiques pour *Callosobruchus maculatus* (JANZEN *et al.*, 1976), en lésant les cellules du mésentéron (GATEHOUSE *et al.*, 1984). Plusieurs alcaloïdes sont toxiques pour la même bruche à faible concentration (JANZEN *et al.*, 1977) et les exemples d'acides aminés « mimétiques » sont variés (REHR *et al.*, 1973). Cependant *Caryedes brasiliensis* est capable de détoxifier, et d'utiliser à des fins trophiques, la canavanine des graines de *Dioclea megacarpa* (ROSENTHAL & JANZEN, 1983).

La preuve n'est pas pour autant établie d'un processus coévolutif, car rien ne prouve par exemple que la « raison d'être », au sens de FRAENKEL (1959) de la canavanine soit à chercher chez les insectes. Il faut alors se demander pourquoi la plante poursuit l'élaboration d'une substance qui ne la défend plus. L'hypothèse souvent avancée d'une signification préventive vis-à-vis des généralistes s'accorde mal avec la rareté de ce type de consommateurs parmi les spermophages et ne revêt alors plus de signification coévolutive claire. Peut-on considérer même qu'une substance secondaire limite le taux de « prédation » en limitant le nombre d'espèces capables de la détoxifier ou de s'en accommoder? Non si l'observation de VARAIGNE-LABEYRIE &

LABEYRIE (1981) d'une absence de corrélation entre nombre d'espèces de bruches attaquant une plante et taux d'attaque est générale.

TOXICITÉ DES SUBSTANCES ALLÉLOCHIMIQUES

Tout semble se passer comme si la plante était capable de se défendre contre les consommateurs qui ne la rencontrent pas habituellement, ne serait-ce que par absence de coïncidence entre leurs habitats respectifs, mais très mal, ou pas du tout, contre ses « véritables » ennemis. Cette contradiction apparente peut venir du biais que l'on introduit en comparant un facteur ultime (limitation des consommateurs potentiels) à un facteur immédiat (nombre de consommateurs effectifs). De plus on tend généralement à privilégier les facteurs de toxicité au détriment du rôle joué par les composés indispensables, tel le noyau stérol chez les insectes, plus difficiles à mettre en évidence. Pour un monophage, l'interprétation de la morbidité en terme de toxicité mènerait à considérer tout autre végétal que la plante-hôte habituelle comme « toxique », ce qui serait évidemment abusif.

Une autre difficulté vient à l'esprit si l'on considère la rapidité avec laquelle tant d'insectes ont appris à contourner l'obstacle des pesticides dressé par l'homme sur la route de leur évolution. On doit alors se demander si la canavanine par exemple, ou toute autre substance ayant un rôle équivalent, ne garde une toxicité sur certains insectes que dans la mesure où ces derniers n'ont pas eu à évoluer vis-à-vis du toxique en question, faute d'être attirés par la plante, ou l'organe, qui en contient.

Le meilleur indice existant du rôle effectif de ces produits est à rechercher dans les cas où les variations intraspécifiques de concentration en substance toxique sont corrélées négativement avec les taux d'attaque par les consommateurs spécialistes. C'est le principe même de la sélection de variétés résistantes aux insectes chez les plantes cultivées. Ce serait par exemple le cas des inhibiteurs de trypsine et de chymotrypsine de *Vigna unguiculata* pour *Callosobruchus maculatus* (GATEHOUSE *et al.*, 1979). Cependant dans une population de légumineuse, l'impact des spermophages peut, à l'inverse, se trouver corrélé positivement avec la teneur des graines en alcaloïdes pyrrolizidine (MOORE, 1978).

MUTUALISME

Dans le « modèle » agaonides — *Ficus* retenu par JERMY (*op. cit.*), il y a pollinisation, donc bénéfice, et même ici nécessité vitale, pour la plante. Cet exemple n'est donc pas à classer dans la même dialectique évolutive que celui des bruches, même si, par ailleurs, les larves d'agaonides consomment les organes reproducteurs des figuiers. En effet, autant une défense perd de son efficacité à mesure que de nouvelles espèces de consommateurs s'en accommodent, et même peut devenir nuisible lorsqu'un spécialiste l'utilise comme moyen de reconnaissance, autant une consommation détournée par la plante à des fins reproductives doit pouvoir être favorisée par sélection naturelle.

Il y aurait coévolution « substitutive » dans le premier cas et « cumulative » dans le second. Les produits du premier mécanisme doivent tendre à disparaître ou à se transformer brusquement, comme dans le cas des coumarines d'ombellifères, tandis que ceux provenant du second doivent tendre à se renforcer au bénéfice des deux protagonistes.

Il faut donc clairement distinguer, dans les exemples supposés de coévolution, ceux qui impliquent de la part du végétal une simple limitation passive de la consommation, ou des consommateurs, de ceux où une contrepartie transforme l'inconvénient de la consommation en avantage pour le végétal. Seulement, lorsque cet avantage devient nécessité, le végétal est contraint de supporter la consommation par le pollinisateur. L'évaluation de la balance entre avantage et inconvénient n'a alors plus de sens. Le pollinisateur est devenu un mal nécessaire. Ainsi dans le cas des *Yucca* (agavacées), certaines populations peuvent voir près de la moitié de leurs graines dévorées par les chenilles des *Tegeticula* (Incurvariidae) pollinisateurs (KEELEY *et al.*, 1984). Les *Yucca* n'en adaptent pas moins leur stratégie de floraison à la distribution dans le temps et dans l'espace de ces microlépidoptères (AKER, 1982).

Parmi les avantages reproductifs que les plantes peuvent tirer des consommateurs, on trouve non seulement la pollinisation, par les insectes ou les vertébrés, mais aussi la dispersion zoochore des propagules. Encore que le lien entre dispersion et avantage reproductif soit plus intuitif que véritablement prouvé. La corrélation entre proximité du pied parental et mortalité n'a été que rarement établie, et seulement sur de courtes distances (CLARK & CLARK, 1984), mais le principal avantage doit tenir aux possibilités de coloniser, ou reconquérir, les territoires exploitables par les végétaux.

Dans les deux cas — pollinisation ou dispersion —, existent des « syndromes » de relations entre consommateurs pollinisateurs ou consommateurs disperseurs et caractéristiques des fleurs ou des fruits du végétal (WHEELWRIGHT & ORIAN, 1982).

Les caractéristiques respectives des fleurs visitées par les insectes, les oiseaux ou les chiroptères sont trop connues pour y revenir, signalons seulement une exception qui confirme la règle. En effet, les inflorescences de beaucoup de mimosacées du genre *Parkia* possèdent à la fois des inflorescences pendantes sous le feuillage et des fleurs de couleurs vives. Or, justement, les fleurs de ces *Parkia* sont visitées la nuit par des chauve-souris et le jour par des oiseaux et des insectes (HOPKINS, 1984).

On connaît maintenant des relations de même ordre entre les caractéristiques des fruits et la nature de leurs consommateurs-disperseurs vertébrés (GAUTIER-HION *et al.*, 1985). Cependant, lorsque les vertébrés sont impliqués, on perçoit bien plus clairement l'adaptation du végétal que celle de l'animal, et la notion de coévolution s'estompe (JANZEN, 1980). HEITHAUS (1982) parle alors, à propos des chiroptères, de coévolution diffuse. Le succès reproductif de la plante serait donc plus directement lié à un disperseur particulier que celui du consommateur n'est lié à une nourriture particulière.

On peut même observer un très grand raffinement dans le système attractif de la plante sans coévolution décelable du partenaire animal. Le meilleur exemple en est donné par des orchidées qui combinent des stimulus olfactifs, visuels et même tactiles pour attirer un pollinisateur spécifique (AAGREN *et al.*, 1984). Un mutualisme basé sur la consommation peut aboutir à leurrer le consommateur sans rien lui accorder. Ainsi, interprète-t-on classiquement la coloration rouge et noire de certaines graines (*Abrus precatorius*, *Adenantha bicolor*) comme une imitation de graine à arille. L'arille étant considérée comme la « récompense » fournie au disperseur par la plante.

De même, utilisant l'attractivité des fleurs mellifères pour les apoïdes, une orchidée (*Orchis morio*) se sert de femelles de *Bombus* pour disséminer ses pollinies et assurer sa reproduction, sans fournir en contrepartie aucun nectar (NILSSON, 1984).

Ce type d'esquive relève du mimétisme et nécessite que d'autres espèces consentent un sacrifice au bénéfice du consommateur. Un tel subterfuge n'est pas envisageable dans les cas de pollinisateurs dont la survie est liée à la consommation des organes reproducteurs de la plante qu'ils pollinisent.

CONCLUSION

Lorsque la phytophagie n'est compensée par aucun bénéfice pour le végétal, elle restera sans effet sur l'évolution de celui-ci tant que le potentiel reproducteur ne sera pas touché, que ce soit en terme de survie individuelle ou de capacité de multiplication.

Par contre, lorsque la phytophagie limite les possibilités reproductrices de la plante, celle-ci doit développer des systèmes de défense. Les consommateurs spécialistes, qui sont généralement des insectes, s'adaptent à ces défenses ou disparaissent. Cette adaptation est facilitée par leurs nombreux effectifs, dont dépendent la probabilité d'apparition de mutants favorables, et une rapide succession des générations. La plante doit alors renouveler son arsenal. Ce changement implique un saut évolutif qui peut mener aux équilibres ponctués de la paléobiologie (NEWMAN *et al.*, 1985). De tels sauts, que l'on pourrait comparer au comportement de fuite d'un lièvre, ne sont pas nécessairement orientés. On ne peut distinguer des molécules « modernes » et des molécules « primitives » dans les systèmes de défense des plantes. L'alternance entre variétés différentes dans les cultures favorise de même la protection des végétaux. Ce qui importe est l'alternance plus que la toxicité relative des cultivars vis-à-vis des ravageurs.

En supposant que l'hypothèse corresponde à une réalité, au moins dans les relations entre plantes pérennes et spermophages, nous proposons d'appeler « coévolution substitutive » le mécanisme de remplacement qu'elle suppose. Remplacement des composés toxiques chez la plante et des systèmes de détoxification chez l'insecte. Cette substitution ne doit pas être vue comme une stricte alternance dans le temps semblable à un jeu de tennis. Elle se fait obligatoirement par le jeu de la variabilité de la teneur des plantes en substances toxiques. On sait que ces teneurs sont très variables, suivant le contexte écologique, suivant l'âge des organes, et qu'un riche polymorphisme génétique y est souvent associé. Toutes ces sources de variabilité trouvent ici leur justification, en limitant les possibilités d'exploitation du végétal à un instant donné et les possibilités de sélection des consommateurs les plus efficaces.

En ce qui concerne les vertébrés phytophages, qui sont pour leur grande majorité herbivores, la vitesse respective de renouvellement des générations joue en sens inverse, mais ce sont des espèces généralistes dont la survie n'est pas suspendue à une rapide adaptation aux toxines d'une plante particulière.

Dans les cas de mutualisme l'évolution au bénéfice des deux partenaires peut être progressive car elle ne nécessite aucune discontinuité dans le temps. On peut alors parler de « coévolution cumulative ». Les mécanismes de pollinisation entomogame chez la plante et de récolte du pollen chez l'insecte, en particulier chez les hyménoptères apoïdes, en fournissent les meilleurs exemples. La morphologie, la couleur, l'odeur des fleurs visitées par les abeilles sont étroitement associées à la morphologie (corbeilles des pattes postérieures), au comportement et aux capacités sensorielles (dont la gamme des longueurs d'onde visibles) de ces insectes. Cette coévolution cumulative mène à l'asservissement des partenaires lorsqu'ils entretiennent des relations réciproques exclusives.

Compte tenu des caractéristiques de la coévolution substitutive, qui implique l'élimination des défenses obsolètes, et de la difficulté d'analyse des interactions chimiques, on comprend que la relation entre caractéristiques des plantes et nature des consommateurs phytophages soit difficile à mettre en évidence. On sait tout de même que certaines substances des plantes agissent de façon plus ou moins sélective sur les vertébrés (cardénolides) ou les invertébrés (roténoïdes), mais jamais l'existence de ces produits n'a été mise en relation avec une importance respective des catégories de consommateurs.

REMERCIEMENTS

Je suis très reconnaissant à D. LACHAISE et aux deux lecteurs anonymes pour leurs commentaires et suggestions, ainsi qu'à A. HLADIK, C. M. HLADIK et A. LOUVEAUX pour leur critique du texte initial.

RÉFÉRENCES

- AAGREN L., KULLENBERG B. & SENSENBAUGH T., 1984. — Congruences in pilosity between three species of *Ophrys* (Orchidaceae) and their hymenopteran pollinators. *Nova acta regiae Soc. Sci. Ups., ser. V : C*, 3, 15-25.
- AKER C. L., 1982. — Spatial and temporal dispersion patterns of pollinators and their relationship to flowering strategy of *Yucca whipplei* (Agavaceae). *Ecologia*, 54, 2, 243-252.
- AULD T. D., 1983. — Seed predation in native legumes of south-eastern Australia. *Aust. J. Ecol.*, 8, 4, 367-376.
- BERENBAUM M., 1983. — Coumarins and caterpillars: a case for coevolution. *Evolution*, 37, 1, 163-179.
- BERENBAUM M. & FENNY P., 1981. — Toxicity of angular furanocoumarins to swallowtail butterflies: escalation in a coevolutionary arms race? *Science*, 212, 927-929.
- CARROLL C. R. & HOFFMAN C. A., 1980. — Chemical feeding deterrent mobilized in response to insect herbivory and counteradaptation by *Epilachna tredecimnotata*. *Science*, 209, 414-416.
- CENTER T. D. & JOHNSON C. D., 1974. — Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their hosts. *Ecology*, 55, 5, 1096-1103.
- CLARK D. A. & CLARK D. B., 1984. — Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Am. Nat.*, 124, 6, 769-788.
- DETHIER V. G., 1972. — Chemical interactions between plants and insects. In: E. SONDEHEIMER & J. B. SIMEONE, eds. *Chemical ecology*, 83-102. Academic Press.
- EHRlich P. R. & RAVEN P. H., 1964. — Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18, 586-608.
- FEENY P., 1975. — Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In: L. E. GILBERT & RAVEN P. H., eds. *Coevolution of animal and plants*. Univ. Texas Press, 3-19.
- FRAENKEL G., 1959. — The raison d'être of secondary plant substances. *Science*, 129, 1466-1470.
- GATEHOUSE A. M. R., DEWEY F. M., DOVE J., FENTON K. A. & PUSZTAI A., 1984. — Effect of seed lectins from *Phaseolus vulgaris* on the development of larvae of *Callosobruchus maculatus*: mechanism of toxicity. *J. Sci. Food agric.*, 35, 4, 373-380.
- GATEHOUSE A. M. R., GATEHOUSE J. A., DOBIE P., KILMINSTER A. M. & BOULTER D., 1979. — Biochemical basis of insect resistance in *Vigna unguiculata*. *J. Sci. Food agric.*, 30, 948-958.
- GAUTIER-HION A., DUPLANTIER J.-M., QURIS R., FEER F., SOURD C., DECOUX J.-P., DUBOST G., EMMONS L., ERARD C., HECKETSWEILER P., MOUNGAZI A., ROUSSILHON C. & THIOLLAY J.-M., 1985. — Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Ecologia*, 65, 324-337.
- GILBERT L. E., 1982. — The coevolution of a butterfly and a vine. *Scientific american*, 247, 2, 110-121.
- GILLON Y., 1974. — Les peuplements d'acridiens de la savane de Lamto. *Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto*. N° spécial. E. N. S. Paris, fasc. 3, 23-41.
- HEITHAUS E. R., 1982. — Coevolution between bats and plants. In: T. H. KUNZ, ed., *Ecology of Bats*, Plenum Press, 327-367.
- HODKINSON I. D. & HUGHES M. K., 1982. — *Insect herbivory*. Chapman & Hall Publ., 78 p.
- HOPKINS H. C., 1984. — Floral biology and pollination ecology of the neotropical species of *Parkia*. *J. Ecol.*, 72, 1, 1-23.

- JANZEN D. H., 1969. — Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, **23**, 1-27.
- JANZEN D. H., 1980. — When is it coevolution? *Evolution*, **34**, 611-612.
- JANZEN D. H., JUSTER H. B. & BELL E. A., 1977. — Toxicity of secondary compounds to the seed-eating larvae of the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*. *Phytochemistry*, **16**, 223-227.
- JANZEN D. H., JUSTER H. B. & LIENER I. E., 1976. — Insecticidal action of the phytohemagglutinin in black beans on a Bruchid beetle. *Science*, **192**, 4241, 795-796.
- JERMY T., 1984. — Evolution of insect/host plant relationships. *Am. Nat.*, **124**, 609-630.
- JOHNSON C. D., 1980. — The use of host preferences as taxonomic characters of bruchid beetles (Coleoptera: Bruchidae) feeding in the seeds of *Cassia* (Leguminosae). *Journal of the Kansas entomological Society*, **53**, 1, 27-34.
- JOHNSON C. D., 1981. — Seed beetle host specificity and the systematics of the Leguminosae. In: R. D. POLHILL & P. H. RAVEN, ed., *Advances in Legume systematics*.
- JOHNSON C. D. & SLOBODCHIKOFF C. N., 1979. — Coevolution of *Cassia* (Leguminosae) and its seed beetle predators (Bruchidae). *Entomological Society of America*, **8**, 6, 1059-1064.
- KEELEY J. E., KEELEY S. C., SWIFT C. C. & LEE J., 1984. — Seed predation due to the yucca-moth symbiosis. *Am. Midl. Nat.*, **112**, 1, 187-191.
- LACHAISE D., 1982. — Comment les peuplements de plantes et d'insectes phytophages se façonnent mutuellement : la théorie de la coévolution de la structure des peuplements. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, **36**, 481-538.
- LAMPREY H. F., HALEVY G. & MAKACHA S., 1974. — Interactions between acacia bruchid seed beetles and large herbivores. *E. Afr. Wild. J.*, **12**, 81-85.
- MARQUIS R. J., 1984. — Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, **226**, 537-539.
- MOORE L. R., 1978. — Seed predation in the legume *Crotalaria*. 2. Correlates of interplant variability in predation intensity. *Ecologia*, **34**, 203-223.
- NEWMAN C. M., COHEN J. E. & KIPNIS C., 1985. — Neo-darwinian evolution implies punctuated equilibria. *Nature*, **315**, 400-401.
- NIELSEN J. K., 1978. — Host plant discrimination within Cruciferae: feeding responses of four leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) to glucosinolates, cucurbitacins and cardenolides. *Ent. exp. et appl.*, **24**, 41-54.
- NILSSON L. A., 1984. — Anthecology of *Orchis morio* (Orchidaceae) at its outpost in the north. *Nova acta regiae Soc. Sci. Ups., ser. V : C*, **3**, 167-179.
- NONGONIERMA A., 1978. — Contribution à l'étude biosystématique du genre *Acacia* Miller (Mimosaceae) en Afrique occidentale. Thèse n° 7. Fac. Sc. Dakar.
- PESSON P., 1980. — A propos de l'instinct botanique des insectes : un aspect de la co-évolution des plantes et des insectes. *Ann. Soc. ent. Fr. (N. S.)*, **16**, 435-452.
- REHR S. S., BELL E. A., JANZEN D. H. & FEENY P. P., 1973. — Insecticidal amino acids in legume seeds. *Biochemical Systematics*, **1**, 63-67.
- ROBERT P., 1985. — A comparative study of some aspects of the reproduction of three *Caryedon serratus* strains in presence of its potential host plants. *Ecologia*, **65**, 425-430.
- ROSENTHAL G. A. & JANZEN D. H., 1983. — Avoidance of nonprotein amino acid incorporation into protein by the seed predator, *Caryedes brasiliensis* (Bruchidae). *J. chem. ecol.*, **9**, 9, 1353-1362.
- TABASHNIK B. E., 1983. — Host range evolution: the shift from native legume hosts to alfalfa by butterfly *Colias philodice eriphyle*. *Evolution*, **37**, 1, 150-162.
- VARAIGNE-LABEYRIE C. & LABEYRIE V., 1981. — First data on bruchidae which attack the pods of legumes in Upper Volta, of which eight species are man consumed. In: LABEYRIE, ed., *The ecology of bruchids attacking legumes (pulses)*. Dr W. Junk Publ., 83-96.
- WHEELWRIGHT N. T. & ORIANI G. H., 1982. — Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *Am. Nat.*, **119**, 3, 402-413.
- WHITHAM T. G. & MOPPER S., 1985. — Chronic herbivory: impacts on architecture and sex expression of Pinyon Pine. *Science*, **228**, 1089-1091.
- WIEBES J. T., 1979. — Coevolution of figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **10**, 1-12.
- WIEBES J. T., 1982. — The phylogeny of the Agaonidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Netherlands journal of zoology*, **32**, 395-411.
- WILLIAMS K. S. & GILBERT L. E., 1981. — Insects as selective agents on plant vegetative morphology: Egg mimicry reduces egg laying by butterflies. *Science*, **212**, 467-469.