

Utilisation des graines de Légumineuses par un peuplement de Bruchidae et d'Anthribidae (Coleoptera) en zone de mosaïque forêt-savane (Lamto : Côte-d'Ivoire)

Yves GILLON, Jean-Yves RASPLUS, Ahmed BOUGHADAD & Anne-Marie MAINGUET

Gillon, Y., Rasplus, J.-Y., Boughdad, A. & Mainguet, A.-M. 1992. Utilisation des graines de Légumineuses par un peuplement de Bruchidae et d'Anthribidae (Coleoptera) en zone de mosaïque forêt-savane (Lamto : Côte-d'Ivoire). *J. Zool. Afr.* 106 : 421-443.

Use of legume seeds by bruchid and anthribid beetles (Coleoptera) in a mosaic forest-savanna zone (Lamto : Ivory Coast). - Seed-eating insects were sampled on 175 species of legumes over a 4 years period, in an area of Ivory Coast. Average weight of seeds vary in a range of 1 to 10000. Two-third of these seeds contain alkaloids, without any links with the weight of the seed, neither with the presence of other secondary compounds, nor with the probability to be consumed by seed-eating beetles. Thirty two species of bruchids were recognized, from which 22 are monophagous. A great majority of legumes is not attacked by bruchids even in genera with numerous species : *Dalbergia*, *Eriosema*, *Tephrosia*, *Vigna*. On the other hand some legumes are attacked by 3 (*Dichrostachys cinerea*) even four species of bruchids (*Cathormion altissimum*). We have found 34 species of bruchids for 130 indigenous species of legumes and only 7 on the 45 introduced species. When a bruchid exploits several species of legumes, these are highly related taxa. In the genus *Bruchidius*, size of adults is influenced by the size of the seed. The dry weight of an adult represents around 2 to 4% of the seed attacked, except if the larva eats several small seeds in the pods. The majority of the species have at least two consecutive generations a year. Infestation rates are low in average (less than 10% of seed production) except for few Mimosoideae e.g. *Albizia ferruginea* and *A. zygia*. Among the analyzed secondary compounds only lectins could eventually protect the seed against the family of bruchids. One Anthribidae (*Araecerus coffeae*) is the more polyphagous seed-eater of the community with 18 host-plants.

Les insectes séminivores furent recherchés durant 4 années consécutives sur Légumineuses (175 espèces) dans une région de Côte-d'Ivoire. Le poids moyen d'une graine varie dans un rapport de 1 à 10.000. Les 2/3 de ces graines contiennent des alcaloïdes, sans relation globale, ni avec le poids de la graine, ni avec la présence d'autres substances secondaires, ni avec la probabilité d'attaque par les coléoptères séminivores. 32 espèces de Bruches furent distinguées, dont 22 monophages. La plupart des Légumineuses sont donc indemnes de Bruches, même dans des genres diversifiés : *Dalbergia*, *Eriosema*, *Tephrosia*, *Vigna*. En revanche, quelques Légumineuses hébergent jusqu'à trois (*Dichrostachys cinerea*) ou même quatre (*Cathormion altissimum*) Bruches différentes. On trouve 34 espèces de Bruches pour 130 Légumineuses locales contre seulement 7 pour 45 introduites. Lorsqu'une espèce de Bruche exploite plusieurs Légumineuses il s'agit de plantes apparentées. Dans le genre *Bruchidius*, la taille imaginaire est alors influencée par celle de la graine. Le poids sec imaginal représente environ 2 à 4 % du poids de la graine-hôte sauf si plusieurs sont utilisées. La majorité des espèces présentent au moins deux générations consécutives par an. Les taux d'infestation sont faibles en moyenne (moins de 10 %), à l'exception de quelques Mimosacées comme *Albizia ferruginea* et *A. zygia*. Parmi les types de substances secondaires analysées, seules les lectines pourraient conférer une protection globale vis-à-vis des Bruches. Un Anthribidae (*Araecerus coffeae*) s'est révélé, avec 18 plantes-hôtes le plus polyphage de tous les insectes séminivores du peuplement.

Key words : legumes, seeds, secondary compounds, seed-eating beetles, Bruchidae, Anthribidae, West-Africa, forest-savanna mosaic.

Y. Gillon, Antenne ORSTOM entomologie, MNHN, 45 rue de Buffon, F-75005 Paris. - J.-Y. Rasplus, INRA Biosystématique insectes, F-78026 Versailles Cédex - A. Boughdad, Ecole Nationale d'Agriculture, B.P.S.40 Meknès, Maroc. - A.-M. Mainguet, Laboratoire d'Entomologie, Bât. 446, Univ. Paris-Sud, F-91405 Orsay.

29 OCT. 1993

ORSTOM Fonds Documentaire

N° 38.630 ex 1

Cote B

p 38 M

INTRODUCTION

Les relations entre graines et insectes séminivores offrent un modèle d'interactions trophiques particulièrement intéressant (Janzen, 1976; Gillon, 1986) car les consommateurs impliqués sont hautement spécialisés à double titre :

- ils sont capables d'utiliser une ressource très caractéristique :
 - * ressources trophiques individuelles strictement limitées
 - * disponibilités temporelle et spatiale discontinues,
 - * teneur en eau inférieure à celle du consommateur,
 - * abondance des substances secondaires
- chaque larve ne peut se développer qu'en strict monophage, quelle que soit l'étendue de la niche trophique de l'espèce consommatrice.

La principale difficulté de ces études en milieu tropical vient de la méconnaissance taxonomique de la plupart des séminivores (Lépidoptères en particulier) en dehors de bruches. Mais même chez ces Coléoptères, comme le fait remarquer Johnson (1990) la méconnaissance des relations phylétiques entre espèces empêche de discerner l'histoire évolutive du groupe par rapport à ses plantes-hôtes. La plupart des approches restent donc corrélatives.

MÉTHODES ET MATÉRIEL BIOLOGIQUE

Prélèvements et analyses

Le matériel biologique choisi pour étudier ces relations est le peuplement de Légumineuses de la région de Lamto (Côte-d'Ivoire) : 5°02 W, 6°13 N.

Les gousses de Légumineuses sont récoltées à plusieurs stades de maturité afin de connaître tous les séminivores les attaquant depuis le début de leur maturation jusqu'à leur dessèchement

(déhiscence lorsqu'il y a lieu). La périodicité des collectes et la quantité de gousses recueillies sont très variables suivant le cycle de fructification, la densité des populations de Légumineuses et l'abondance de leur fructification. Dans un cas extrême (*Leptoderris*), aucune fructification ne fut observée durant l'étude. Dans la majorité des cas, plusieurs centaines à plusieurs milliers de gousses furent examinées pour chaque espèce; l'échantillonnage étant, sauf exception, réalisé au moins deux années entre 1981 et 1986.

Pour éviter les moisissures, les gousses encore vertes sont stockées en sac de tulle, alors que l'on conserve les gousses mures et sèches dans des boîtes en plastique de format 200 x 155 x 80 mm, possédant 4 ouvertures de 5 cm de diamètre obstruées par un grillage métallique à maille de 0,5 mm. La pièce de stockage est climatisée aux heures chaudes du jour. La régulation thermique est donc, aux alentours de 24°C, très imprécise.

La date des récoltes des gousses est choisie avec soin pour le calcul des taux d'attaque, car si les gousses sont récoltées trop tôt, certains séminivores n'ont pas encore pondu, ou leurs larves sont à des stades trop précoces et meurent avant la nymphose. Au contraire, si les gousses sont ramassées tardivement, les séminivores ont déjà émergé. Dans le premier cas les taux d'infestation calculés sont minorés, dans le second, l'auteur du dégât reste souvent indéterminable. L'état de maturation des gousses et le développement larvaire des séminivores ont donc été suivis régulièrement *in situ* (par ouverture des gousses) pour choisir la période optimale de prélèvement.

Une inspection hebdomadaire de chaque boîte de stockage permet de récolter et dénombrer les séminivores à l'émergence, ainsi que la plupart des parasites. Les plus petites espèces

s'échappent. Elles ont donné lieu à une étude particulière (Rasplus 1988).

Les insectes sont ceux qui purent être séparés au niveau spécifique: les coléoptères Anthribidae et Bruchidae. Il existe par ailleurs d'autres coléoptères, mais aussi de nombreux autres insectes: diptères, hyménoptères, et surtout lépidoptères (Gelechiidae, Tortricidae, Pyralidae Phycitinae,...), dont la plupart restent indéterminables faute de spécialiste disponible.

Les substances analysées sont les alcaloïdes, les lectines, les quinones, les saponines, les flavones, les terpènes et les tanins.

Au laboratoire d'entomologie de l'Université d'Orsay, les alcaloïdes furent recherchés dans les graines par A.-M. Mainguet au moyen de deux réactions (test de Mayer et test de Dragendorff), en complément du travail de Monard (1982). A. Boughdad mit en évidence les lectines par l'agglutination des hématies de lapin. Les quinones, saponines, flavonoïdes, tanins et terpènes furent caractérisés au Laboratoire ORSTOM de matière médicale à Cayenne, sous la responsabilité de C. Moretti. La plupart des méthodes sont décrites dans Paech & Tracey (1955) et Bouquet (1970).

Les Légumineuses

Les Légumineuses constituent une entité botanique bien caractérisée, tout en présentant des formes biologiques très diversifiées. La région de Lamto rassemble sur quelques kilomètres carrés des flores de savane et de forêt, ainsi que des plantes rudérales et cultivées, introduites pour la plupart (tab. 1). C'est, dans la région de Lamto, la famille végétale la plus riche, tant en savane (Roland, 1967) qu'en forêt (Devineau, 1984).

Dans un rayon de 50 km autour de la station, on a dénombré 37 espèces de Caesalpinioideae, 23 Mimosoideae et 118 Papilionoideae soit un total de 178 espèces, dont 175 ont fait l'objet d'une recherche des séminivores. Près de 27 % de ces espèces sont introduites soit d'Amérique ou d'Asie, soit d'autres régions africaines. Les espèces introduites sont des espèces arbustives ou arborées ornementales (ex. *Delonix regia*, *Cassia siamea* etc.), des espèces rudérales adventices (ex. *Crotalaria retusa*) ou des espèces cultivées (ex : *Arachis hypogaea*).

Les espèces autochtones se rencontrent dans tous les milieux (forêt, savane, lisière...) et sous de nombreuses formes biologiques (arbres, arbustes, buissons, lianes, herbacées). Si l'on met à part les espèces introduites, on peut remarquer que les Caesalpinioideae et les Mimosoideae ont comme habitat préférentiel la forêt : respectivement 72 % et 73 % se rencontrent en forêt ou en lisière alors que seulement 14 % et 25 % croissent en savane. Au contraire, les Papilionoideae ont pour habitat préférentiel la savane (53 % des espèces vivent en savane alors que seulement 18 % et 14 % se rencontrent en forêt ou en lisière). Ceci s'explique car plus de 70% des espèces de Caesalpinioideae et de Mimosoideae sont des arbres ou des arbustes alors que 14 % seulement des espèces de Papilionoideae appartiennent à ces formes biologiques. La grande majorité des Papilionoideae étudiées sont herbacées ou subligneuses.

La variété des formes biologiques se traduit par de grandes différences des tailles entre graines. Leur poids va ainsi de moins du milligramme (*Zornia latifolia*) à près de 10 grammes (*Cynometra megalophylla* et *Dioclea reflexa*) soit une variation de 1 à 10000. Plus des 2/3 des graines examinées contiennent des alcaloïdes : taux trois fois plus élevé que pour l'ensemble des Phanérogames (Robinson, 1979). Les

Tableau 1. - Liste des principales Leguminosae de la région de Lamto, avec leur poids et les substances secondaires qu'elles contiennent.

Espèces	Poids	Subst.	Espèces	Poids	Subst.
CAESALPINIOIDEAE			<i>Leucaena leucocephala</i>		
			(Lam.) de Wit. *	45	a L - s -
<i>Afzelia africana</i> Sm.	2699	a - - - -	<i>Mimosa invisa</i> Mart. *	7	a l - s -
<i>Anthonota crassifolia</i>			<i>M. pigra</i> L. *	14	a - - - f
(Baill.) J. Léonard	6612	a - - s -	<i>M. pudica</i> L. *	6	a - - - -
<i>A. macrophylla</i> P. Beauv.	497	a - - s -	<i>Parkia biglobosa</i> (Jacq.) Benth. *	267	- l - s -
<i>Bauhinia galpinii</i> N.E. Br. *	209	a l - - -	<i>P. clappertoniana</i> Keay.	397	a L . . .
<i>B. monandra</i> Kurz *	109	a L - - -	<i>Tetrapleura tetraptera</i>		
<i>B. purpurea</i> L. *	211	A - - - -	(Schum. & Thon.)	175	a - - - -
<i>B. tomentosa</i> L. *	64	a L - - -	PAPILIONOIDEAE		
<i>Berlinia grandiflora</i>			<i>Abrus canescens</i> Bak.	28	AL - - -
(Vah) Hutch & Dalz.	3915	a l - - -	<i>A. precatorius</i> L.	80	AL - - -
<i>Bussea occidentalis</i> Hutch		a L - - -	<i>A. pulcherrima</i> Sw.	20
<i>Caesalpinia bonduc</i> (L.) Roxb.	3133	a - - - t	<i>Aeschynomene afraspera</i>		
<i>C. pulcherrima</i> Sw.	194	- - - - -	J. Léonard		a - - - f
<i>Cassia absus</i> L.	18	A	<i>Alysicarpus glumaceus</i> (Vahl) DC.	1
<i>C. alata</i> L. *	35	- - q - -	<i>Alysicarpus ovalifolius</i>		
<i>C. hirsuta</i> L. *	5	a - - s -	(Schum. & Thon.)	2	a - q s -
<i>C. javanica</i> L. *	170	a L - - -	<i>Andira inermis</i> (Wright) DC		A
<i>C. mimosoides</i> L.	3	A - - - -	<i>Arachis hypogea</i> L. *	487	- L - - t
<i>C. obtusifolia</i> (= <i>C. tora</i>) L. *	19	a - q s -	<i>Baphia pubescens</i> Hook. F.	249	a L - s -
<i>C. occidentalis</i> L.	12	A - Qs -	<i>Cajanus cajan</i> (L.) Millsp *	99	a L - - -
<i>C. podocarpa</i> Guill. & Perr.	33	- - - s -	<i>Calopogonium mucunoides</i> Desv. *	15	- - - - -
<i>C. siamea</i> Lam. *	22	a	<i>Canavalia virosa</i> (Roxb.)		
<i>C. sieberiana</i> DC.	14	- - - - t	Wight & Arn. *	721	a L - S -
<i>C. spectabilis</i> DC. *	24	A - s - -	<i>Centrosema pubescens</i> Benth. *	29	a - - S -
<i>C. surratensis</i> Burm. *	21	a - q s -	<i>Clitoria ternatea</i> L. *	46	a - - - -
<i>Cynometra megalophylla</i> Harms	9018	a L - - T	<i>Crotalaria calycina</i> Schrank	6	A
<i>Delonix regia</i> (Hook.) Raf. *	576	a - - - -	<i>C. goreensis</i> Guill. & Perr.	6	AL - S -
<i>Detarium senegalense</i> J.F. Gmel.	3207	- - - - -	<i>C. ochroleuca</i> G. Don	5
<i>Dialium guineense</i> Willd.	138	a L - - -	<i>C. pallida</i> Ait.	7	A - - s -
<i>Erythrophloeum suaveolens</i>			<i>C. retusa</i> L.	21	AL - - -
(Guill. & Per.)	738	AL - - -	<i>C. subcapitata</i> De Wild	
<i>Griffonia simplicifolia</i> Baill.	660	a L - S -	<i>C. vogelii</i> Benth.	3
<i>Hymenostegia afzelii</i> Harms	1332	a	<i>Dalbergia beudelotii</i> Stapf.		a L - - f
<i>H. aubrevillei</i> Pellegr.		<i>D. hostilis</i> Benth.		18 - - q - T
<i>Mezoneuron benthamianum</i> Baill.	118	a L - - -	<i>D. oblongifolia</i> G. Don	35	A - - - -
<i>Parkinsonia aculeata</i> L. *	93	a L - - -	<i>D. saxatilis</i> Hook.	128	a - - S -
<i>Piliostigma thonningii</i>			<i>Dalbergiella welwitschii</i>		
Milne-Redhead	123	- - - - f	(Bahl.) Bak		a - - - -
MIMOSOIDEAE			<i>Desmodium canum</i>		
<i>Acacia farnesiana</i> *	122	a L - s -	(Gmel.) Sch. & Thel.	3
<i>A. pennata</i> (L.) Wild.	48	- - - S -	<i>D. ramosissimum</i> G. Don	2
<i>Adenanthera pavonina</i> L. *	258	a L - s -	<i>D. salicifolium</i> (Poir.) DC	3	a - - S -
<i>Albizia adianthifolia</i> (Schum.)			<i>D. velutinum</i> (Willd.) DC.	3	a - - - T
W. Wight	47	a - - S -	<i>Dioclea reflexa</i> Hook.	9139	a L - s t
<i>A. ferruginea</i> (Guill. & Perr.) Benth.	87	a ? - s -	<i>Eriosema flemingoides</i> Bak.	20	a - - s -
<i>A. lebbeck</i> (L.) Benth. *	142	- ? ? ?	<i>E. glomeratum</i> (Guil. & Per.) Hoo.	14	. . . s -
<i>A. zygia</i> (DC.) J. F. Macbr.	44	a L - S -	<i>E. molle</i> Milne - Redhead	23	a - - s -
<i>Calliandra bijuga</i> *	42	- - - S -	<i>E. psoraleoides</i> (Lam.) G. Don	12	a
<i>Callbormion altissimum</i> (Hook.)	91	- - - S -	<i>Erythrina senegalensis</i> DC.	139	AL - - -
<i>Dicbrostachys cinerea</i> (L.)			<i>Galactia tenuiflora</i> (Wil.)		
Wight & Arn.	23	- - - s -	Wight & Am. *	22	- l - s -
<i>Entada mannii</i> (Oliv.) Tisserant	390	- L - S -	<i>Indigofera dendroides</i> Jacq.	3	a - - S -
<i>Entada scelerata</i> A. Chev.	60	a ? - - -	<i>Indigofera hirsuta</i> L.	2	a L - - -
			<i>Indigofera leprieurii</i> Bak.	4

Les substances secondaires des graines sont mentionnées par leur initiale : alcaloïdes (test de Mayer et test de Dragendorff), lectines (agglutination hématies de lapin), quinones, saponines (incubation et agitation). Les fortes teneurs sont indiquées par une majuscule, les faibles teneurs par une minuscule. Les tanins, terpènes et flavonoïdes sont respectivement désignés par les lettres T, t et F. Absence indiquée par -. Manque d'analyse indiquée par un point (.). Espèce introduite indexée par *.

Tableau 1.- (suite)

Espèces	Poids	Subst.
<i>Indigofera macrophylla</i> Schumm.	3	a - - -
<i>Indigofera nigricans</i> Pers.	1
<i>Indigofera nigritana</i> Hook.	1	- - - -
<i>Indigofera paniculata</i> Pers.	2	a L . . .
<i>Indigofera polysphaera</i> Bak.	2	a - - -
<i>Indigofera pulchra</i> Willd.	1	A . . .
<i>Indigofera simplicifolia</i> Lam.	2	Al - s -
<i>Lonchocarpus cyanescens</i> Benth.	189	Al - s -
<i>Lonchocarpus sericeus</i>	237	a - - -
<i>Macropitilium lathyroides</i> (L.) *	7	a - - s -
<i>Millettia chrysophylla</i> Dunn.	158
<i>M. rhodantha</i> Baill.	278.	L - - -
<i>M. zebiana</i> Harms	222	a - - - T
<i>Mucuna pruriens pruriens</i> (L.) DC.	466	Al - s -
<i>M. pruriens utilis</i> (Wight) Burck *	889	a - - s -
<i>Mundulea sericea</i> (Willd) Chev. *	61	a
<i>Nesphostylis holosericea</i> (Bak.) Vecd.	51	Al - s -
<i>Ormocarpum sennoides</i> (Willd.) DC.	29	-
<i>Pericopsis laxiflora</i> (Planch. & Benth.)	105	A - - -
<i>Phaseolus adenanthus</i> Mey *	86	a - - -
<i>Phaseolus lunatus</i> L. *	1076	- L S -
<i>Platysepalum hirsutum</i> Hepper		a L - - -
<i>Pseudarthria hookeri</i> Wight & Arn.	3	a L - - -
<i>Psophocarpus palustris</i> Desv.		- L - - -
<i>Psophocarpus tetragonolobus</i> (L.) DC. *	346	a L - - -
<i>Pterocarpus erinaceus</i> Poir.	80	a L - - -
<i>Pterocarpus santalinoides</i> DC.	2027	A - - s -
<i>Pueraria phaseoloides</i> (Roxb.) Benth. *	14	a - - s -
<i>Rhynchosia buettneri</i> Harms	54	. . - s -
<i>Rhynchosia sublobata</i> (Schum. & Thonn.)	49	- L - - -
<i>Sesbania leuportocarpa</i> DC.		A - - - -
<i>Tephrosia bracteolata</i> Guill. & Perr.	4	Al - - -
<i>Tephrosia pedicellata</i> Bak.	4	A - - - -
<i>Tephrosia platycarpa</i> Guill. & Perr.	9	A - - - -
<i>Tephrosia vogelii</i> Hook.	53	a
<i>Teramnus buettneri</i> (Harms) Bak.	7	Al - - -
<i>Uraria picta</i> (Jacq.) DC.	2	a - - - -
<i>Vigna ambacensis</i> Bak.	23	- - - - -
<i>Vigna filicaulis</i> Hepper	32
<i>Vigna multinervis</i> Hutch. & Dalz.	25	- - - - -
<i>Vigna racemosa</i> (G Don) Hutch. & Dalz.	31	a - - - -
<i>Vigna reticulata</i> Hook.	19	- - - s -
<i>Vigna stenophylla</i> Harms	20
<i>Vigna unguiculata</i> (L.) Walp.	153	A - - S -
<i>Zornia latifolia</i> Sm.	1	. - - - f

graines dépourvues d'alcaloïdes n'appartiennent pas à une catégorie taxonomique définie. A l'intérieur même d'un genre, on rencontre des espèces avec ou sans alcaloïdes dans leurs graines (ex. *Cassia*, *Rhynchosia*, *Vigna*).

L'hypothèse de Janzen (1969) suivant laquelle les grosses graines doivent être mieux défendues chimiquement que les petites ne se vérifie que partiellement dans le cas présent. En effet, les graines supérieures à 500 mg contiennent toutes des alcaloïdes, à l'exception de *Griffonia simplicifolia*, dont la forte teneur en 5-hydroxytryptophane est connue, et de *Voandzeia subterranea* protégée par son enfouissement, ou sinon fortement attaquée par *Callosobruchus subinnotatus*. Cependant les petites graines d'un poids moyen ne dépassant pas 5 mg sont, elles aussi, toutes pourvues d'alcaloïdes, du moins pour les 10 espèces examinées, de même que les graines extrêmement aplaties de *Dalbergia hostilis* et celles des gousses de *Desmodium salicifolium*, à segments monospermes. Les quinze espèces ne présentant pas d'alcaloïdes correspondent donc à des tailles intermédiaires.

Parmi les 175 espèces de Légumineuses dont on a récolté les graines entre 1981 et 1986, 85 (soit 49 %) hébergent des coléoptères séminivores. Les Caesalpinioideae et les Mimosoideae sont, relativement, les deux familles les plus attaquées : respectivement 57 % et 51 % des espèces. En comparaison, seulement 43 % des Papilionoideae ont leurs graines dévorées par des coléoptères.

La difficulté d'obtenir en masse les graines des espèces herbacées les moins courantes peut renforcer artificiellement cette différence.

Les insectes séminivores

De nombreuses familles de coléoptères séminivores sont connues pour s'attaquer aux graines de Légumineuses. Parmi elles les Bruchidae (32 espèces dans notre peuplement) et les Apionidae (14 espèces vraisemblablement) sont les plus souvent citées. Cependant,

l'analyse détaillée de l'entomocénose consommatrice de ces graines de Légumineuses révèle d'autres familles : Scolytidae (2 à 4 sp.), Anthribidae (3 sp.), Curculionidae (7 sp.), Cerambycidae (6 sp.) (tab. 2).

Le tableau 2 donne pour chaque plante-hôte le nombre d'espèces séminivores par famille de coléoptère.

Les Anthribidae et les Cerambycidae (mis à part une espèce) se rencontrent principalement dans les gousses de Caesalpinioideae et de Mimosoideae arborées. Les Apionidae n'attaquent pour leur part que des Papilionoideae herbacées. Au contraire, Bruchidae et Curculionidae se rencontrent sur les deux types de plantes.

Tableau 2. - Nombre d'espèces de coléoptères séminivores attaquant les légumineuses dans la région de Lamto.

Espèces	Api	Ant	Bru	Cer	Cur	Espèces	Api	Ant	Bru	Cer	Cur
CAESALPINIOIDEAE						<i>C. calycina</i>					1
<i>Anthonota crassifolia</i> *				1		<i>C. glauca</i>	1				
<i>A. macrophylla</i> *		1		1	1	<i>C. goreensis</i> °				1	
<u><i>Baubinia monandra</i></u>			1			<i>Crotalaria lepreurii</i> °	1				
<i>B. purpurea</i>		1				<i>C. ochroleuca</i>	1		1		
<i>B. tomentosa</i>		1				<i>C. subcapitata</i>			1		
<i>Berlinia grandiflora</i> *				1		<i>Desmodium ramosissimum</i>				1	
<u><i>Cassia alata</i></u>				2		<i>D. salicifolium</i> *				1	
<i>C. hirsuta</i>				2		<i>Dioclea reflexa</i> *					1
<i>C. podocarpa</i> *				1		<i>Eriosema glomeratum</i>	1				
<i>C. occidentalis</i>		2		1		<i>E. griseum</i>	1				
<i>C. obtusifolia</i> *				1		<i>E. molle</i>	1				
<i>C. spectabilis</i>		1		1		<i>E. psoraleoides</i>	1				
<i>C. surratensis</i>				1		<i>Indigofera dendroides</i>	1		1		
<i>Cymometra megalophylla</i> *	1			1	2	<i>I. hirsuta</i> °	1		1		
<i>Detarium senegalense</i>	1					<i>I. lepreurii</i>			1		1
<i>Dialium guineense</i> *	1		2	1		<i>I. macrophylla</i> *	1		1		
<i>Hymenostegia afzelii</i> *	1					<i>I. nigritana</i> °	2		1		
<i>Mezoneuron benthamianum</i> *				1	1	<i>I. paniculata</i>	1				
<u><i>Parkinsonia aculeata</i></u>	2					<i>I. polysphaera</i>	1		1		
<i>Piliostigma thonningii</i>	1	1		1		<i>I. pulchra</i>	1		1		
<u><i>Tamarindus indicus</i></u> §					1	<i>I. simplicifolia</i>			1		
						<u><i>I. suffruticosa</i></u> §			1		
MIMOSOIDEAE						<i>Lonchocarpus cyanesces</i> *			2		
<u><i>Acacia farnesiana</i></u>	1					<i>Mucuna pruriens</i>			1		
<i>A. nilotica</i>	?		1			<i>Nesphostylis holosericea</i>				1	
<i>A. pennata</i> *			2			<i>Pericopsis laxiflora</i>		1			
<i>Albizia adianthifolia</i> *			1	1		<i>Pseudanthria fagifolia</i>				?	
<i>A. ferruginea</i> *			2	1		<i>P. bookeri</i>				1	
<i>A. zygia</i> *			1			<i>Psophocarpus palustris</i> *				1	
<i>Calbormion altissimum</i> *	1	4		1		<u><i>P. tetragonolobus</i></u> §		1			
<i>Dichrostachys cinerea</i>	2		3			<i>Rhynchosia buettneri</i> *			1		1
<i>Entada mannii</i> *					1	<i>R. densiflora</i> *			1		
<i>E. scelerata</i> *					1	<i>R. sublobata</i>				1	
PAPILIONOIDEAE						<i>Tephrosia bracteolata</i>	1?				
<i>Abrus canescens</i>					?	<i>T. elegans</i>				2	
<i>Alysicarpus glumaceus</i> °	1					<i>Teramnus buettneri</i>				1	
<i>A. ovalifolius</i> °	1					<i>Uraria picta</i>	1				
<i>Andira inermis</i>			1			<i>Vigna ambacensis</i>	1				
<u><i>Cajanus cajan</i></u> §	1	2?				<i>V. multinervis</i>	2				
<i>Crotalaria atrorubens</i>	1					<i>V. racemosa</i>	1				
						<i>V. reticulata</i>	2				
						<i>V. unguiculata</i> §	1				

Ant: Anthribidae, Api: Apionidae, Bru: Bruchidae, Cer: Cerambycidae, Cur: Curculionidae.
Les plantes introduites sont soulignées. *: plante de forêt ou de lisière, °: plante rudérale, §: plante cultivée.

De plus nous avons récolté environ 50 espèces de Lépidoptères attaquant près de 50 plantes différentes, sans que la spécificité soit simple, et 3 espèces d'hyménoptères séminivores. Nous nous sommes concentrés sur les familles pour lesquelles une identification spécifique était actuellement possible.

RÉSULTATS

Les Bruchidae

Répandue sur tous les continents sauf l'Antarctique, la famille des Bruchidae, seule famille d'insectes strictement séminivore, a surtout été étudiée, pour les relations trophiques qu'elle entretient avec les Leguminosae, en Amérique du Nord et du Sud. Parmi les plantes-hôtes connues environ 84 % appartiennent à la famille des Leguminosae, le reste se répartissant entre Malvaceae (2 %), Combretaceae (2 %), etc. (Johnson, 1970, 1981).

Ces coléoptères comptent en Afrique 80 espèces et 13 genres (Johnson, 1981), sur un total évalué actuellement à 1300 espèces regroupées en 58 genres (Borowiec, 1987).

Analyse du peuplement

Le peuplement des Bruches inféodées aux Légumineuses de Lamto comprend 32 espèces représentant six genres et trois sous-familles (tab.3) :

- Amblycerinae : genre *Spermophagus* (1 sp.)
- Bruchinae : genres *Bruchidius* (24 sp.), *Callosobruchus* (1 sp.), *Conicobruchus* (1 sp.), *Specularius* (2 sp.)
- Pachymerinae : genre *Caryedon* (3 sp.).

Le tableau 3 montre que cette nomenclature renferme :

- 22 espèces monophages dans la zone étudiée (sauf improbable

présence sur non légumineuse)

- 4 utilisant 2 plantes-hôtes,
- 4 utilisant 3 plantes-hôtes,
- 1 se développant sur 5 plantes-hôtes,
- 1 capable d'utiliser 7 plantes-hôtes.

Lorsqu'une espèce utilise plusieurs plantes-hôtes différentes, celles-ci appartiennent en général au même genre ou à des genres voisins. Ainsi les 7 espèces sur lesquelles se développe *Caryedon cassiae*, appartiennent toutes au seul genre *Cassia* et les 5 espèces utilisées par *Conicobruchus strangulatus* sont du genre *Crotalaria*.

Dans le peuplement étudié, *Bruchidius mabwensis* se récolte régulièrement sur *Dichrostachys cinerea* mais peut aussi consommer sporadiquement une autre mimosacée : *Albizia ferruginea*. Enfin *Specularius erythraeus* est inféodé à des espèces de *Rhynchosia* mais peut passer occasionnellement sur une Papilionacée introduite : *Cajanus cajan*.

Comme il a souvent été noté, les Bruches ont donc, en plus de leur spécialisation sur un organe particulier de la plante, un comportement de spécialiste vis-à-vis de leurs plantes-hôtes. De plus, chez les séminivores "polyphages", on peut suspecter un certain isolement des populations trouvées sur une plante donnée. Il est ainsi difficile d'obtenir sur arachide une reproduction de *Caryedon serratus* (la Bruche dite "de l'arachide") si la population est issue de *Piliostigma thonningii*.

Alors que les Papilionoideae étudiées ne sont attaquées, lorsqu'elles le sont, que par une espèce de Bruche, certaines Mimosoideae et Caesalpinioideae peuvent en revanche être utilisées par plusieurs. Ainsi les graines de *Dichrostachys cinerea* et de *Cathorion altissimum* hébergent respectivement trois et quatre espèces de *Bruchidius*. De même *Dialium guineense* est attaquée par deux Bruches :

Bruchidius sp.890 et *Caryedon dialii*. Les espèces du genre *Cassia* sont consommées par *Caryedon cassiae* mais 3 d'entre elles peuvent être sporadiquement hôtes d'un *Bruchidius* (*Cassia hirsuta*) ou de *Spermophagus natalensis* (*C. alata* et *C. podocarpa*) ; il s'agit d'ailleurs pour cette bruche d'une première citation comme spermophage de Légumineuses.

Les graines d'*Abrus precatorius* sont parfois minées par une larve apode qui pourrait être une Bruche. Or *Caryopemon cruciger* (Steph., 1839) est connue pour s'attaquer en Afrique et en Asie à cette papilionacée (Decelle, 1981) mais nous ne l'avons jamais observée malgré de nombreuses récoltes de gousses d'*A. precatorius*. De même, nous n'avons pas retrouvé dans le peuplement de Lamto *Specularius impressithorax* (Pic) (= *S. erythrinae* Bridwell) espèce spécialisée dans la prédation des graines d'*Erythrinae* en Afrique (Decelle, 1975) bien que cette Bruche soit citée de pays limitrophes (Kingsolver & Decelle, 1979) et qu'*Erythrina senegalensis* soit présente à Lamto. Enfin *Penthobruchus germaini*, espèce introduite d'Amérique du Sud, acclimatée au Sénégal (Decelle, 1984) et attaquant les graines de *Parkinsonia aculeata* ne semble pas s'être étendue vers l'est.

Il est connu que les espèces introduites sont peu ou pas attractives pour les consommateurs autochtones. Southgate (1979) cite l'exemple des *Acacia* australiens introduits en Afrique du sud et qui y sont indemnes de Bruches. Plusieurs plantes introduites, indemnes à Lamto, hébergent des Bruches dans leur pays d'origine. C'est le cas de *Desmodium adscendens*, *Leucaena leucocephala*, *Mimosa pigra*, *Mimosa invisa*, *Rhynchosia minima* et *Schrankia leptocarpa* attaquées par des *Acanthoscelides*, de *Parkinsonia aculeata*, *Acacia farnesiana* consommées par des *Mimosestes* et de *Centrosema pubescens*, *Calopogonium mucunoides*,

Canavalia ensiformis et *Dioclea reflexa* dont les graines hébergent des *Caryedes* en Amérique du sud. Lorsque des plantes, voisines taxonomiquement, existent, les chances de voir des espèces introduites attaquées par des Bruches autochtones augmentent. C'est ainsi que la majorité des *Cassia* introduites hébergent les larves de *Caryedon cassiae*, Bruche répandue dans presque toute l'Afrique.

L'inverse est vrai aussi et des espèces "bruchées" en Afrique sont indemnes en Amérique du Sud comme par exemple *Crotalaria goreensis* et *Dichrostachys cinerea*. De plus certaines plantes sont à Lamto en limite de leur aire de répartition ou introduites d'autres régions d'Afrique et sont donc peu fréquentes ; c'est le cas de *Sesbania sesban* attaquée dans presque toute l'Afrique et en Inde par *Bruchidius chloroticus* (Dalm.) mais dont les graines récoltées à Lamto sont indemnes.

L'importance relative de la population de Légumineuses servant de plantes-hôtes à des Bruches est donc sensiblement différente entre les plantes autochtones et introduites : respectivement 26% (34 sur 130 espèces) et 15 % (7 sur 45 espèces). De plus parmi les 7 espèces en question on trouve trois *Cassia* et une *Indigofera* (genres bien représentés dans la région parmi les plantes-hôtes de Bruches).

Un certain nombre de genres importants par le nombre des espèces qui les représentent dans la flore de Lamto sont indemnes de Bruches : *Dalbergia* (5 sp.), *Tephrosia* (6 sp.), *Eriosema* (5 sp.) et *Vigna* (9 sp.) ; il semble que cette protection vis-à-vis des Bruchides soit généralisable à toute l'Afrique excepté pour une espèce consommable par l'homme et cultivée : *Vigna unguiculata*, attaquée en stock et dans la nature par différentes espèces de Bruches. Il est intéressant de constater que parmi les quatre genres cités ci-dessus, les trois

derniers sont en revanche fortement attaqués à Lamto par des apions.

D'après Johnson (1981), les genres *Bruchidius*, *Callosobruchus*, *Conicobruchus*, *Specularius* se développent préférentiellement sur des Papilionoideae alors que *Caryedon* se rencontre plus fréquemment dans les gousses de Caesalpinioideae (58,7 %) et Mimosoideae (37,3 %). Le genre *Spermophagus* n'attaque qu'exceptionnellement les Légumineuses et les données biologiques se rapportent plus fréquemment à des Boraginaceae, Convolvulaceae, Malpigiaceae, Malvaceae.

Dans la mosaïque forêt-savane de la région de Lamto, la récolte systématique des gousses de Légumineuses a montré les points suivants.

En dehors du genre *Bruchidius*, qui pourrait bien être polyphylétique, la relation entre genre de Bruche et famille de Légumineuse est claire. Sur Caesalpinaceae se trouvent des *Caryedon* et *Spermophagus* : genres connus ailleurs d'autres familles que des Légumineuses. Sur Mimosaceae n'existe aucun genre propre, mais 12 des 24 *Bruchidius* du peuplement. Sur Papilionaceae se rencontrent les *Callosobruchus*, *Conicobruchus* et *Specularius*.

Des trois familles de Légumineuses, les mimosacées ont proportionnellement le plus grand nombre d'espèces attaquées par des Bruchidae. En effet près de 40 % des mimosacées du peuplement étudié sont consommées par des Bruches, contre seulement 30 % des caesalpiniacées et 24% des papilionacées.

Les Bruchidae se développent aussi bien dans les graines d'arbres ou d'arbustes que d'herbacées pérennes ou annuelles, tant en savane, qu'en lisière ou en forêt.

Trois des espèces citées sont connues pour attaquer des Papilionoideae cultivées ou en stock : *Caryedon serratus* sur *Arachis hypogea* (Appert, 1954 ; Davey, 1958), *Callosobruchus rhodesianus* sur *Vigna unguiculata* et *Cajanus cajan* (Decelle, 1975, 1981), *Callosobruchus subinnotatus* sur *Voandzia subterranea* (Southgate & Pope, 1958). Cette dernière Bruche n'a pas été retrouvée dans la région de Lamto où la plante n'est pas spontanée.

Cycles biologiques

La quasi totalité des espèces étudiées pond, dans les conditions naturelles, sur des gousses vertes dont les tissus sont encore riches en eau. Cependant, au cours de leur cycle de reproduction, quelques espèces peuvent déposer leurs oeufs sur des gousses desséchées. C'est le cas de *Caryedon serratus*, *Bruchidius submaculatus*, *B. ineaci* et *B. dichrostachydis*. Pour certaines espèces nous avons noté la capacité à se reproduire au laboratoire sur des graines isolées ou des gousses sèches ; outre les quatre précédentes citons : *Bruchidius securiger*, *B. uberatus*, *B. lamtoensis*, *Callosobruchus rhodesianus* et *Caryedon cassiae*.

La ponte s'effectue, pour les espèces observées, sur des sites préférentiels. Ainsi *Conicobruchus strangulatus* dépose chaque oeuf à la base de l'épéron terminal des gousses de certaines crotalaires; *Bruchidius uberatus*, *B. leonensis*, *B. akaensis*, *B. nodieri*, *B. pilosus*, *Specularius erythraeus* et *Caryedon cassiae* pondent le long des sutures ou nervures de la gousse; enfin d'autres espèces déposent leurs oeufs sur la partie plane de la gousse : *Caryedon serratus* (Gagnepain et al., 1986), *Caryedon dialii*, *Bruchidius* sp. 888, *Bruchidius* sp.904, *B. albizarum*, *B. ealensis* et *B. lamtoensis*.

Nous avons observé les oeufs de *C. rhodesianus* le long de la suture mais aussi accrochés à la pilosité recouvrant les gousses de *Nesphostylis holosericea*. Le rôle protecteur vis-à-vis des séminivores attribué à la pilosité est donc contestable au regard de cet exemple. On trouve aussi des apions se développant dans les graines de *Tephrosia elegans* et un *Risbecoma* (Eurytomidae) dévorant les graines de *Mimosa pigrae* : deux végétaux dont les gousses sont fortement pileuses.

Les données bibliographiques manquent quant à la durée du développement des Bruchidae dans la nature. Aussi, bien qu'il soit difficile de se faire une idée précise de la durée des phases embryonnaires, larvaires et nymphales, le tableau 4 expose nos observations qui portent sur un minimum de 10 individus par espèce de bruche. Dans la nature, l'examen quotidien de gousses marquées permet de distinguer le jour de ponte, le jour d'éclosion et le jour d'émergence de la bruche. Le jour de la nymphose est connu par dissection de gousses marquées. Les temps de développement dans la nature sont longs : 40 à plus de 100 jours, suivant les espèces, de l'oeuf à l'adulte. Les données obtenues au laboratoire sont

moindres (24-45 jours). L'accélération du développement larvaire en condition de laboratoire, pourrait résulter d'une augmentation de la valeur nutritive des graines du fait de la dessiccation.

Chez les papilionacées à inflorescence groupée et floraison continue dans le temps (*Indigofera*, *Crotalaria*), les Bruches adultes (*Conicobruchus strangulatus*, *Bruchidius lineatopygus*, *B. nodieri*) visitent les fleurs de leur plante-hôte. Il est possible que les espèces attaquant les Légumineuses arborées dont la floraison est brève et synchrone, utilisent le nectar d'autres plantes (Janzen, 1975). Decelle (1960) a d'ailleurs récolté des adultes de *Bruchidius akaensis* sur des fleurs de Rubiaceae, et nous avons récolté un *Caryedon serratus* dans une inflorescence de *Parkia biglobosa*, mais ce type d'observation reste très anecdotique en savane.

Parmi les espèces de Bruches étudiées on distingue des espèces monovoltines et d'autres polyvoltines (Tab. 5).

Près de 15 % des espèces étudiées semblent être des monovoltines strictes, ce qui est donc moins exceptionnel qu'il

Tableau 4. - Durée des principales phases de développement (en jours) observés chez quelques bruches dans la nature (voir texte) ou sur graines sèches au laboratoire (*).

Espèces de Bruchidae	Durée des phases de développement (j.)		
	oeuf	larve	nymphé
<i>Bruchidius akaensis</i>	2 - 3	67 - 72	13
<i>B. albizziarum</i>	3 - 5	33 - 38	10 - 12
<i>B. dichrostachydis</i> (*)	3 - 4	25 - 27	8 - 10
<i>B. ineaci</i>	3 - 4	64 - 97	10 - 24
<i>B. lamtoensis</i> (*)	2 - 4	20 - 24	8 - 11
<i>B. leonensis</i>	2 - 6	68 - 70	10 - 14
<i>B. nodieri</i>	4 - 5	15 - 20	9 - 12
<i>B. uberatus</i> (*)	6 - 9	15 - 18	13 - 16
<i>Bruchidius</i> sp.893	??	33 - 40	11 - 15
<i>Callosobruchus rhodesianus</i> (*)	2 - 3	20 - 22	10 - 11
<i>Caryedon cassiae</i> (*)	5 - 7	19 - 30	13 - 20
<i>C. dialii</i>	3 - 4	32 - 40	14 - 17
<i>C. serratus</i> (*)	3 - 4	13 - 16	8 - 10
<i>Conicobruchus strangulatus</i>	3 - 4	16 - 26	11 - 13
<i>Specularius erythraeus</i>	5	19 - 42	13 - 16

Tableau 5. - Voltinisme des bruches de la région de Lamto.

Espèces monovoltines strictes	Espèces dont le voltinisme n'est pas connu	Espèces multivoltines par développement sur graines sèches	Espèces multivoltines par floraison continue de la plante-hôte
<i>Bruchidius</i> sp.888	<i>Bruchidius</i> sp.955	<i>Bruchidius dichrostachydis</i>	<i>Bruchidius lineatopygus</i>
<i>Bruchidius</i> sp.893	<i>Bruchidius</i> sp.961	<i>B. ineaci</i>	<i>B. lubaicus</i>
<i>Bruchidius</i> sp. 904	<i>B. akaensis</i>	<i>B. lamtoensis</i>	<i>B. pilosus</i>
<i>B. albizziarum</i>	<i>B. diversimembris</i>	<i>B. submaculatus</i>	<i>B. multivariiegatus</i>
<i>B. ealensis</i>	<i>B. leonensis</i>	<i>B. uberatus</i>	<i>Conicobruchus</i>
<i>B. ivorensis</i>	<i>B. mabwensis</i>	<i>Caryedon cassiae</i>	<i>strangulatus</i>
<i>B. multivariiegatus</i>	<i>B. schoutedeni</i>	<i>C. serratus</i>	
<i>Callosobruchus</i>	<i>B. securiger</i>		
<i>rhodesianus</i>	<i>Specularius vanderijstii</i>		
<i>Caryedon dialii</i>	<i>Spermophagus natalensis</i>		
<i>Specularius erythraeus</i>			

n'est communément admis (Southgate, 1980). Les *Bruchidius* d'*Acacia pennata*, le *Bruchidius* sp.890 de *Dialium guineense*, *Bruchidius albizziarum* et *Caryedon dialii* ne semblent pas aptes à développer plusieurs générations consécutives sur leur plante-hôte.

Les espèces polyvoltines sont bien plus fréquentes. Elles attaquent des plantes à fructification étalée sur plusieurs mois (*Indigofera hirsuta*, *Crotalaria goreensis*) ou des plantes à gousses indéhiscentes persistantes (*Piliostigma thonningii*, *Acacia nilotica*, *Cathorion altissimum*).

Il est difficile de préciser le nombre de générations en raison du chevauchement de celles-ci, induit par la variabilité des durées de développement et par la longévité des femelles fécondes.

Pour toutes les espèces le problème du passage de la saison sans gousses reste entier. En effet, les populations de Bruches doivent attendre de 4 à 11 mois, suivant les espèces, avant de retrouver des plantes-hôtes permettant de nouveau leur reproduction. Janzen (1975) note que, durant cette période il n'est pas rare de capturer les adultes au fauchage sur les fleurs. Van Tonder (1981, 1985) signale qu'elle a capturé en Afrique du Sud 27 espèces de Bruchidae

attaquant 37 espèces d'*Acacia* (sur les 41 prospectées). Alors qu'aucun de ces arbres ne fructifiait, les imagos conservaient une activité motrice à défaut d'une activité reproductrice.

A Lamto nous n'avons qu'exceptionnellement capturé des adultes de Bruches sur les fleurs ou sur des exsudats sucrés. En revanche, nous avons gardé vivants des adultes de *Caryedon dialii* et *Conicobruchus strangulatus*, dans des boîtes contenant des graines et un coton imbibé d'eau, pendant plus de sept mois sans se reproduire et apparemment sans se nourrir. Les adultes restent prostrés sous les gousses, et l'on peut penser que cette forme de quiescence, si elle se produit dans la nature, est un moyen d'assurer la pérennité de l'espèce d'une saison de reproduction à l'autre.

Par fauchage, battage des branches, broissage des écorces, et tamisage de la terre au pied des *Piliostigma thonningii*, nous avons tenté, sans succès, de retrouver des adultes de *C. serratus* dans la nature en dehors de la saison de fructification. Or le passage de cette période à l'état larvaire ou nymphal apparaît impossible puisque les graines germent ou sont détruites, dans les gousses, par les Termites ou les feux de brousse.

Les taux d'infestation

Les Bruchides sont connus pour provoquer quelquefois de forts taux d'infestation : Halevy (1974), Lamprey *et al.* (1974), Janzen (1975) citent des valeurs comprises entre 60 et 80 % pour des Bruches consommant les graines d'*Acacia* en Amérique et en Afrique. Si les espèces d'*Acacia* présentent des taux de destruction des graines importants, il faut savoir que ceux-ci sont dûs

à la succession des générations de Bruches sur les graines. En général, les taux d'attaque sont bien plus faibles et les observations données par Varaigne-Labeyrie (1978), Varaigne-Labeyrie & Labeyrie. (1980) et Janzen (1980) donnent, suivant les espèces, une fourchette de 5 à 30 %.

Le tableau 6 indique les taux d'infestation maximaux, minimaux et moyens observés durant l'étude pour les diffé-

Tableau 6. - Taux d'infestation minimal, moyen et maximal des principales espèces de Bruchidae du peuplement.

Espèces (Plante-hôte)	min.	moy.	max.
<i>Bruchidius akaensis</i>	0.1	0.3	1.1
<i>B. albizziarum</i> (<i>Albizia adianthifolia</i>)	2.7	9.5	33.9
<i>B. albizziarum</i> (<i>A. ferruginea</i>)	1.7	39.5	74.8
<i>B. albizziarum</i> (<i>A. zygia</i>)	33.0	44.0	63.3
<i>B. dichrostachydis</i>	0.4	3.8	17.2
<i>B. ealensis</i>	0.2	13.0	47.2
<i>B. ineaci</i>	0.1	0.8	4.1
<i>B. ivorensis</i> *	0.1	1.2	3.1
<i>B. lamtoensis</i>	3.2	6.3	9.1
<i>B. leonensis</i>	0.1	1.5	1.2
<i>B. lineatopygus</i> (<i>I. macrophylla</i>) *	0.2	2.2	9.6
<i>B. lineatopygus</i> (<i>I. suffruticosa</i>) *	0.1	1.0	2.5
<i>B. lubaicus</i> (<i>I. nigritana</i>) *	0.1	0.1	0.3
<i>B. lubaicus</i> (<i>I. polysphaera</i> *)	1.0	6.4	24.7
<i>B. lubaicus</i> (<i>I. pulchra</i>) *	0.1	2.2	14.9
<i>B. mabwensis</i> (<i>D. cinerea</i>)	0.2	3.8	9.9
<i>B. multivariatus</i>	0.2	1.9	7.1
<i>B. nodieri</i> *	0.1	1.8	4.8
<i>B. pilosus</i> (<i>I. dendroides</i>) *	0.1	0.7	3.8
<i>B. pilosus</i> (<i>I. dendroides</i>)	0.1	3.8	17.0
<i>B. pilosus</i> (<i>I. leprieurii</i>)	0.4	0.4	0.4
<i>B. pilosus</i> (<i>I. simplicifolia</i>) *	0.1	1.2	3.5
<i>B. schoutedeni</i>	0.1	0.7	3.0
<i>B. securiger</i>	0.1	1.3	9.1
<i>B. submaculatus</i>	0.1	1.7	4.6
<i>B. uberatus</i>	1.7	4.8	6.5
<i>B. 888</i>	2.9	7.8	21.0
<i>B. 893</i>	0.1	4.3	21.6
<i>B. 904</i>	0.5	3.6	8.3
<i>Callosobruchus rhodesianus</i>	0.8	4.8	12.5
<i>Caryedon dialii</i>	0.1	2.0	5.2
<i>Conicobruchus strangulatus</i> (<i>C. goreensis</i>) *	0.6	13.3	37.9
<i>C. strangulatus</i> (<i>C. subcapitata</i>) *	15.4	38.5	61.7
<i>C. strangulatus</i> (<i>C. ochroleuca</i>) *	1.5	33.1	81.6
<i>Specularius erythraeus</i> (<i>R. buettneri</i>)	0.8	10.7	42.8
<i>S. erythraeus</i> (<i>R. densiflora</i>)	0.4	2.7	7.3
<i>S. vanderijsti</i>	0.3	1.0	2.0

Ces taux sont calculés pour 100 gousses (*) ou pour 100 graines.

rentes Bruches. Le taux moyen ne tient donc compte des variations intra et inter-annuelles mais donne une idée moyenne de l'infestation. Nous n'avons tenu compte dans ce tableau que des espèces rencontrées régulièrement sur les Légumineuses étudiées.

On peut remarquer qu'en règle générale, les taux d'infestation sont faibles : de l'ordre de 1 à 6 % . Néanmoins pour certaines plantes l'attaque moyenne des Bruches peut être forte, ainsi *Albizia ferruginea* et *A. zygia* ont environ 40 % de leurs graines consommées, ce qui confirme les observations des auteurs précédemment cités. Au laboratoire il arrive que des stocks de

graines soient entièrement utilisés par différentes Bruches qui s'y reproduisent (*C. cassia*, *C. serratus*, *B. dichrostachydis*, *B. submaculatus*, *C. rhodesianus*). Ce type d'infestation est à l'origine des forts niveaux de destruction observés dans les stocks de Légumineuses et atteignant parfois 80 % (Caswell, 1961).

Relation pondérale entre Bruches et graines

Comme le notait Southgate (1979), il ne semble à première vue pas y avoir de relation entre la taille des Bruches et celle des graines des plantes qu'elles "parasitent" (tab. 7).

Tableau 7. - Poids sec des bruches en fonction du poids sec moyen des graines de leur plante-hôte.

BRUCHIDAE	mg bruche	LEGUMINEUSES	mg graine
<i>Bruchidius akaensis</i>	4,0	<i>Cathormion altissimum</i>	91
<i>Bruchidius albizziarum</i>	0,8	<i>Albizia adianthifolia</i>	47
<i>Bruchidius albizziarum</i>	1,4	<i>Albizia ferruginea</i>	87
<i>Bruchidius dichrostachydis</i>	1,6	<i>Dichrostachys cinerea</i>	23
<i>Bruchidius diversimembris</i>		<i>Desmodium ramosissimum</i>	2
<i>Bruchidius ealensis</i>	4,0	<i>Mezoneuron benthamianum</i>	118
<i>Bruchidius ineaci</i>	3,4	<i>Cathormion altissimum</i>	91
<i>Bruchidius ivorensis</i>	0,3	<i>Pseudarthria bookeri</i>	3
<i>Bruchidius lamtoensis</i>	2,5	<i>Entada scelerata</i>	60
<i>Bruchidius leonensis</i>	3,5	<i>Cathormion altissimum</i>	91
<i>Bruchidius lineatopygus</i>	0,8	<i>Indigofera macrophylla</i>	3
<i>Bruchidius lubaicus</i>	0,3	<i>Indigofera polysphaera</i>	2
<i>Bruchidius lubaicus</i>	0,2	<i>Indigofera pulchra</i>	1
<i>Bruchidius mabwensis</i>	1,3	<i>Albizia ferruginea</i>	87
<i>Bruchidius mabwensis</i>	1,6	<i>Dichrostachys cinerea</i>	23
<i>Bruchidius multivariiegatus</i>	0,3	<i>Desmodium salicifolium</i>	3
<i>Bruchidius nodieri</i>	2,0	<i>Indigofera hirsuta</i>	2
<i>Bruchidius pilosus</i>	1,5	<i>Indigofera dendroides</i>	3
<i>Bruchidius pilosus</i>	1,9	<i>Indigofera leprieurii</i>	4
<i>Bruchidius schoutedeni</i>	1,3	<i>Teramnus buettneri</i>	7
<i>Bruchidius securiger</i>	1,1	<i>Dichrostachys cinerea</i>	23
<i>Bruchidius submaculatus</i>	3,7	<i>Cathormion altissimum</i>	91
<i>Bruchidius submaculatus</i>	2,8	<i>Dichrostachys cinerea</i>	23
<i>Bruchidius</i> sp. 888	1,1	<i>Acacia pennata</i>	48
<i>Bruchidius</i> sp. 904	1,5	<i>Acacia pennata</i>	48
<i>Bruchidius</i> sp. 893	3,3	<i>Dialium guineense</i>	138
<i>Callosobruchus rhodesianus</i>	1,9	<i>Nesphostylis bolosericea</i>	51
<i>Callosobruchus subinotatus</i>	3,5	<i>Voandzeta subterranea</i>	936
<i>Caryedon cassiae</i>	3,2	<i>Cassia alata</i>	35
<i>Caryedon cassiae</i>	3,7	<i>Cassia hirsuta</i>	5
<i>Caryedon cassiae</i>	5,0	<i>Cassia occidentalis</i>	12
<i>Caryedon cassiae</i>	1,5	<i>Cassia surratensis</i>	21
<i>Caryedon cassiae</i>	4,6	<i>Cassia obtusifolia</i>	19
<i>Caryedon dialii</i>	6,6	<i>Dialium guineense</i>	138
<i>Caryedon serratus</i>	11,0	<i>Piliostigma thonningii</i>	123
<i>Conicobruchus strangulatus</i>	5,0	<i>Crotalaria calycina</i>	6
<i>Conicobruchus strangulatus</i>	3,9	<i>Crotalaria goreensis</i>	6
<i>Specularius erythraeus</i>	4,6	<i>Cajanus cajan</i>	98
<i>Specularius erythraeus</i>	4,1	<i>Rhynchosia buettneri</i>	54
<i>Spermophagus nateiensis</i>	3,8	<i>Cassia podocarpa</i>	33

Un examen plus attentif des résultats explique cette dissociation entre poids de Bruche et poids de graine-hôte. D'une part les poids imaginaires des Bruches, quoique variables (de 1 à 100), sont plus homogènes que les poids de graines de Légumineuses. Il en résulte que pour les plus grandes graines, la Bruche n'utilise pas la totalité de la ressource au cours de son développement. Ce qui est surtout le cas avec des graines servant à l'alimentation humaine (Arachide, poids d'angole, voandzou), mais aussi par exemple avec *Caryedon dialii*, spécialisé sur les graines de *Dialium guineense*.

Inversement la relation poids de graine poids de Bruche est biaisée lorsque dans une gousse, plusieurs graines sont utilisées successivement par une même larve, comme c'est souvent le cas au sein du genre *Indigofera*.

Lorsqu'une seule graine est utilisée, mais dans sa totalité, une Bruche adulte pèse, en poids sec, environ 2 à 4 % du poids de la graine dont elle est issue.

Si l'on se réfère à la quantité de nourriture ingérée, et non au poids unitaire moyen des graines, la relation entre poids de graine consommée et

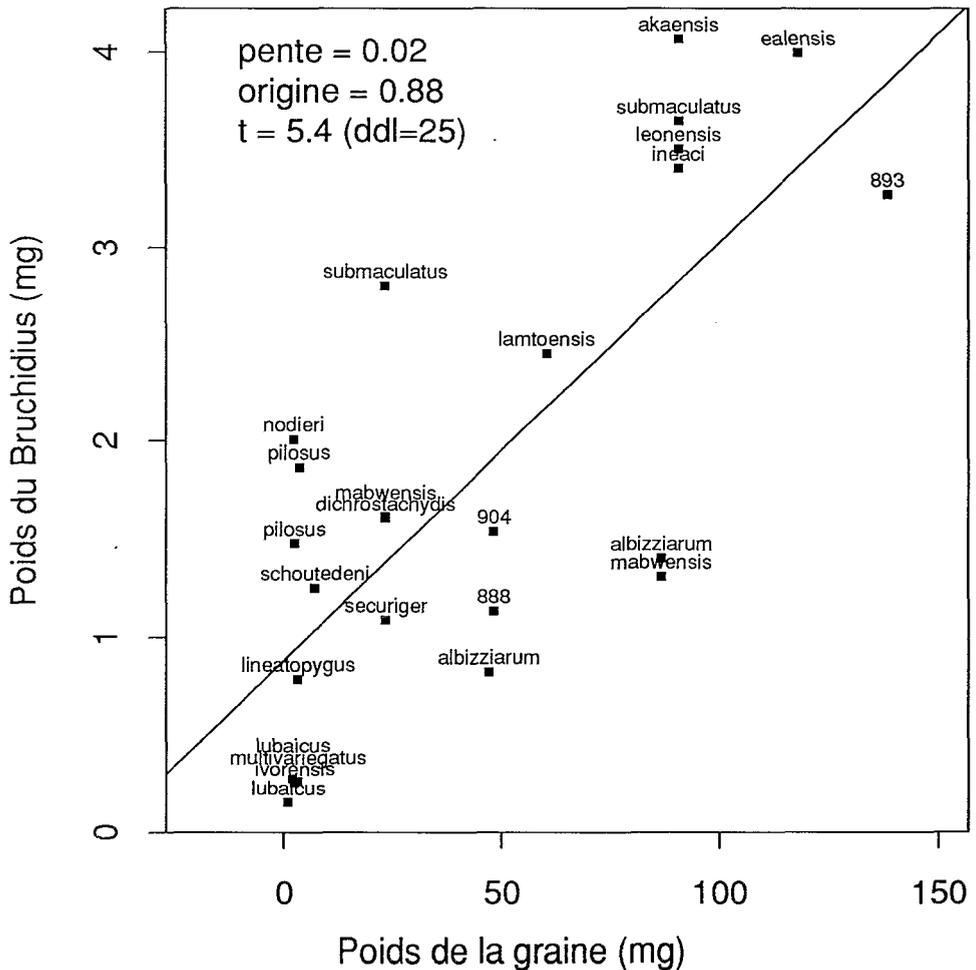


Fig 1.- Poids sec des *Bruchidius* en fonction du poids moyen d'une graine de leur plante-hôte.

poids imaginal de la Bruche devient plus nette. Cette relation tend encore à s'affiner si l'on compare entre elles les Bruches dans un même genre. La figure 1 illustre le cas des *Bruchidius*. La régression linéaire n'a pas de sens biologique simple en raison des possibilités d'utilisation de plusieurs graines chez les légumineuses à petites graines. Ceci explique l'origine de la droite qui donne un poids de bruche positif pour un poids de graine nul.

Lorsqu'une même espèce de Bruche peut se développer aux dépens de plusieurs plantes-hôtes différentes, les conséquences sur la taille imaginaire de la Bruche dépend d'une part de la quantité de nourriture, d'autre part de sa qualité. Lorsque deux plantes sont régulièrement utilisées, c'est la quantité qui prime, car l'adaptation est aussi bonne sur les deux ressources. Lorsqu'au contraire une graine n'est utilisée qu'exceptionnellement, à la suite d'un comportement de ponte atypique de la femelle, il en résulte des imagos de taille inférieure à la normale, même si les graines sont de grande taille.

Dans le premier cas on peut citer *B. albizziarum*, qui pèse 0,83 mg sur *Albizia adiantifolia* et 1,40 mg sur *Albizia ferruginea*. Les graines des deux *Albizia* pèsent respectivement en moyenne 47 et 87 mg. Dans le second cas se trouve *Caryedon cassiae* dont le poids n'est pas relié à celui des graines du *Cassia* exploité. La Bruche atteint son poids maximal sur le *Cassia* autochtone (*C. occidentalis*), qui n'a, et de loin, pas les plus grandes graines.

Confrontation aux substances secondaires

Si l'on compare les espèces de graines exploitées par des *Bruchidius* avec celles dans lesquelles aucune Bruche ne fut trouvée, on constate que cette seconde catégorie est constituée à 20 % par des graines contenant de fortes

quantités d'alcaloïdes, et à 25 % par des graines sans alcaloïdes. Le même calcul donne respectivement 24 % et 23 % pour les graines attaquées par les *Bruchidius*. La similitude des pourcentages démontre l'absence d'effet global des alcaloïdes vis à vis de ces Bruches. Ce qui ne signifie évidemment pas pour autant que tel ou tel alcaloïde soit sans effet sur une espèce particulière de Bruche.

On peut trouver des situations contrastées même dans les graines attaquées par une espèce particulière de *Bruchidius*. C'est le cas avec *B. pilosus*, dont les larves ne rencontrent, chez *Indigofera leprieurii*, aucune des substances analysées, tandis qu'elles s'accoutument des fortes teneurs en alcaloïdes et en saponines des graines d'*Indigofera dendroides*. Chez *Indigofera simplicifolia*, des lectines complètent cette panoplie des substances secondaires sans pour autant entraver le développement larvaire de *B. pilosus*. Il n'en reste pas moins que *B. pilosus* se rencontre uniquement sur des *Indigofera*. Autrement dit, la composition chimique variée des graines attaquées, rend d'autant plus frappante le ciblage taxonomique de la Bruche sur des espèces voisines dans un même genre de Légumineuse.

Le rôle des saponines n'est pas plus apparent que celui des alcaloïdes. En effet, 40 % des graines attaquées par les *Bruchidius* contiennent des saponines, tandis que ce pourcentage est de 38 % dans les graines indemnes d'attaques de Bruches.

Seules les lectines montrent une tendance qui pourrait aller dans le sens d'une protection puisque le pourcentage de graines avec lectines est sensiblement plus élevé dans celles qui sont indemnes de Bruches (56 % avec lectines) que dans celles qui peuvent héberger des *Bruchidius* (39 % avec lectines).

Les quinones ne se trouvent que dans les graines du genre *Cassia*, mais *Caryedon cassiae* s'accommode aussi bien de leur présence (dans *C. alata*, *C. surratensis*, *C. obtusifolia* et *C. hirsuta*) même en forte teneur (*C. occidentalis*), que de leur absence (dans *C. podocarpa* et *C. spectabilis*).

Enfin, les quelques graines où furent trouvés des terpènes et des tanins n'hébergent pas de Bruche, mais il se trouve que la seule exception, *Acacia nilotica* occupé par *Bruchidius uberatus*, comme ailleurs en Afrique (Van Tonder, 1985) correspond justement à des gousses utilisées traditionnellement pour le tannage du cuir !

Deux conclusions peuvent être tirées. D'une part le choix des femelles au moment de la ponte peuvent masquer les relations entre les larves et la composition des aliments, d'autre part, les substances secondaires n'agissent pas globalement sur les Bruches en tant que famille chimique. Lorsqu'elles agissent c'est au niveau moléculaire spécifique, mais la présence ou l'absence d'une molécule secondaire quelconque ne suffit pas à déterminer la possibilité ou l'impossibilité d'utilisation d'une ressource par une larve.

Les Anthribidae

Peuplement et biologie

Dans le peuplement étudié, 3 espèces d'Anthribides se développent aux dépens des graines de Légumineuses. Elles appartiennent aux deux genres *Araecerus* (une espèce) et *Exechesops* (deux espèces) (tab.2).

Araecerus coffeae F. (= *A. fasciatus* Deg.) s'attaque au minimum à 18 des espèces végétales échantillonnées : 10 Caesalpinioideae, 5 Papilionoideae et 3 Mimosoideae. La proportion des pieds attaqués étant faible, on est assuré que

la liste des plantes-hôtes possibles dans le peuplement des Légumineuses de la région, sans compter les autres plantes, reste incomplète.

A. coffeae se comporte comme un généraliste opportuniste (tab.2). On le trouve en effet aussi bien sur des essences introduites, où il peut même être fréquent, comme sur *Acacia farnesiana*, *Bauhinia tomentosa* et *Cassia spectabilis*, que sur des essences locales, comme *Dialium guineense* et *Cathormion altissimum*. Ce résultat ne contredit pas la règle d'une plus forte utilisation des graines locales par les séminivores africains car l'origine de cet Anthribide n'est pas claire tant il est cosmopolite et polyphage. Une seconde espèce du même genre existe dans le Pacifique. Toutes les Légumineuses de la région de Lamto seraient donc également "exotiques" pour cet Anthribidae

A. coffeae utilise aussi bien des plantes indemnes de Bruches (*Parkinsonia aculeata*, *Andira inermis*) que des espèces fortement "bruchées" (*Dichrostachys cinerea*, *Cathormion altissimum*). Les premières étant introduites, et les secondes autochtones.

Un des critères d'utilisation de la plante-hôte pourrait être la taille de la graine. Aucune Légumineuse dont le poids moyen d'une graine est inférieur à 23 mg ne semble convenir au développement (un seul individu, recueilli sur *C. occidentalis* dont le poids moyen d'une graine est de 12,2 mg, fait exception).

L'oviposition a été observée sur gousses vertes. Les oeufs sont insérés par la femelle dans les tissus végétaux et la larve se développe aux dépens de graines plus ou moins hydratées (observations faites sur *A. farnesiana*). La durée de développement est d'environ 50 à 70 j., rarement moins. Toutes nos tentatives de reproduction

en laboratoire à partir d'individus prélevés à Lamto ont échoué.

Les espèces du genre *Exechesops* ont, au contraire, un comportement de spécialiste. En effet *E. quadrituberculatus* Fahr. semble ne se développer que sur deux Papilionaceae autochtones (*Lonchocarpus cyanescens* et *Pericopsis laxiflora*), tandis que *E. monstrosus auritus* Jordan vit aux dépens de trois Caesalpiniaceae : *Dialium guineense*, *Parkinsonia aculeata* et *Cassia occidentalis*. Enfin, *E. monstrosus monstrosus* Pasc., a été récolté dans la Mimosaceae *Dichrostachys cinerea*. Ce n'est probablement pas un hasard si quatre des six Légumineuses où furent trouvés des *Exechesops*, conviennent aussi à *A. coffeae*.

Il existe un problème taxonomique dans ce genre *Exechesops* puisqu'on est amené à accorder une valeur subs spécifique à différentes "formes" sympatriques. Les limites de variation de chaque espèce étant mal connues, il se pourrait aussi que nous soyons en présence d'un complexe d'espèces, dont les plantes-hôtes différentes assureraient l'isolement reproductif.

La ponte se fait sur gousses vertes pour *E. quadrituberculatus*. Nous avons pu observer les mâles et les femelles accouplés et très actifs en fin d'après-midi sur les gousses de *Lonchocarpus cyanescens* en savane. De même cette espèce pond sur les gousses vertes de *Pericopsis laxiflora*. Le cycle biologique sur les graines sèches de cette dernière plante semble durer de 60 à 75 jours. Au laboratoire *E. quadrituberculatus* a pu se développer aux dépens des gousses mûres.

Les taux d'infestation

A. coffeae, *E. monstrosus* et *E. quadrituberculatus* présentent des taux d'attaques relativement faibles, en général inférieurs à 3 % des graines.

Néanmoins la dernière espèce peut détruire près de 10 % des graines de *Pericopsis laxiflora* en fin de fructification (septembre-octobre).

La présence des Anthribidae, en particulier *A. coffeae* et *E. monstrosus*, est irrégulière dans nos récoltes par contre *E. quadrituberculatus* est présent dans la quasi totalité des récoltes de *Pericopsis laxiflora* et de *Lonchocarpus cyanescens*.

Confrontation aux substances secondaires

Si les *Exechesops* n'attirent pas de commentaire particulier puisque leur spécificité trophique étroite rappelle celle des Bruches, en revanche *A. coffeae* donne l'exemple d'un insecte apte à se développer dans des conditions trophiques particulièrement variées.

Cette remarquable polyphagie soulève le problème de la détoxification des nombreuses substances secondaires que la population de larves rencontre dans les graines de ses plantes-hôtes (Acide dichrostachynique, canavanine...).

Dans le peuplement de Légumineuses analysé ici, il s'avère en effet capable de se développer aussi bien dans des graines dépourvues de toutes les substances analysées (*Detarium senegalense*), qu'en présence de n'importe laquelle de ces familles chimiques : alcaloïdes dans *Baubinia purpurea* et *Hymenostegia afzelii*; flavonoïdes dans *Ptilostigma thonningii*; saponines dans *Cathormion altissimum*, *Dichrostachys cinerea* et *Lonchocarpus cyanescens*; lectines et tanins condensés dans *Cynometra megalophylla*; alcaloïdes et lectines dans *Baubinia tomentosa*, *Cajanus cajan*, *Parkinsonia aculeata* et *Psophocarpus tetragonolobus*; alcaloïdes et saponines dans *Antho-notha macrophylla*; piperidine alcaloïdes et saponines dans *Cassia spectabilis*;

alcaloïdes, quinones et saponines dans *Cassia occidentalis*; alcaloïdes, lectines et saponines dans *Acacia farnesiana*; indole alcaloïde, L.Dopa et saponines dans *Mucuna pruriens*.

Pour autant qu'il s'agisse réellement d'une seule et même entité génétique, *A. coffeae* a été recensé aux dépens de multiples denrées tropicales, déshydratées ou non, le plus souvent fort éloignées des Légumineuses, dont le café, d'où le nom spécifique donné par Fabricius 1881, le cacao, le manioc,... (Delobel & Tran, sous presse).

Contrairement à la polyphagie qui ne s'exprime chez certaines bruches que dans les conditions de stockage, (*Callosobruchus maculatus*, *C. sinensis*), cette capacité de développement larvaire dans des contextes trophiques diversifiés à l'extrême correspond à des conditions naturelles.

DISCUSSION

L'échantillonnage des gousses de Légumineuses dans la région de Lamto montre qu'approximativement une espèce sur deux permet le développement de Coléoptères séminivores. En poursuivant plusieurs années le même type d'échantillonnage, on a progressivement allongé la liste floristique et faunistique, mais la proportionnalité des deux est restée stable. Les Papilionoideae sont en moyenne les moins touchées, sauf dans le cas des Apionidae qui montrent une prédilection exclusive pour cette famille parmi les Légumineuses du peuplement (mais on en rencontre aussi sur des Composées de la savane).

Sur les 175 Légumineuses fructifiées récoltées en 5 ans, 55 (31 %) hébergent des Bruches. Les pourcentages établis par famille s'élèvent à 50 % pour les Caesalpinioideae (dont presque la moitié appartient au genre *Cassia* et

correspondent à une seule espèce de *Caryedon*), 39 % pour les Mimosoideae et 24 % pour les Papilionoideae. Suivant l'hypothèse de Janzen (1969) cette différence pourrait s'expliquer par le fait que les Papilionoideae produisent en majorité des graines petites ou moyennes et que la réduction de la taille des graines permet à la plante d'échapper à la prédation des séminivores. On peut voir aussi dans les Papilionoideae herbacées annuelles, des ressources moins prédictibles que les plantes pérennes pour ce qui est du lieu; mais elles sont plus prédictibles pour ce qui est du cycle. On peut y voir aussi un artefact d'échantillonnage, car le plus grand nombre de pieds prélevés dans le cas des herbacées ne compense pas facilement la masse importante de graines récoltables sur un seul arbre.

On peut trouver plusieurs espèces de Bruches dans les gousses de quelques Caesalpinioideae et Mimosoideae arborées. Il semble que la cohabitation soit alors possible, contrairement à ce qui se passe pour les chenilles séminivores, dont la présence dans une même gousse est incompatible avec d'autres larves d'insectes. Inversement, différentes espèces de plantes hébergent parfois une même espèce de Bruche. Il s'en suit souvent des différences de taille imaginal. Les formes les plus petites résultent soit d'une taille de graine plus petite (ce qui pose un problème de déterminisme de la mue imaginal) soit d'une difficulté de développement lorsque la plante utilisée est inhabituelle (comme *Caryedon serratus* sur *Baubinia rufescens*).

La majorité des Bruches présente au moins deux générations par an; mais quelques espèces sont monovoltines. Dans tous les cas se pose le problème irrésolu du mode de vie imaginal, et des biotopes refuges, durant la saison des pluies, lorsque l'alimentation larvaire manque.

Aucun déterminisme chimique simple n'explique la présence ou l'absence de bruches dans les graines. Restent les déterminismes multiples qui peuvent résulter de facteurs indépendants, parmi lesquels chaque facteur particulier se distingue mal du "bruit de fond" des autres. Il est plus probable même, que les stratégies de défense soient alternatives plus qu'indépendantes. C'est à dire que l'investissement consenti pour un système suppose l'économie d'un autre. En prenant une analogie chez les vertébrés, on comprend bien que la carapace de la tortue et la vélocité du lièvre puissent être considérées comme des stratégies défensives alternatives et que l'examen d'un seul facteur de protection ne fournisse aucune relation globale avec l'intensité de la prédation.

On constate toutefois la parenté taxonomique entre plantes attaquées par une même espèce de bruche. On peut en déduire que l'invasion d'une plante cultivée à partir d'un insecte inféodé à une plante sauvage apparentée n'est pas liée à une réduction des toxines comme le suggère Credland (1990). Une fois contournée, une défense chimique peut devenir "un mal nécessaire", au même titre que l'adaptation à la sécheresse par exemple.

Enfin les facteurs attractifs (oviposition) et phagostimulants (ingestion larvaire) constituent un autre élément à prendre en considération dans une interprétation globale des relations plantes-insectes, et plus particulièrement Légumineuses-Séminivores (Gokhale & Srivastaga, 1973; Buttery *et al.*, 1984). Il suffit qu'une plante ne soit pas attractive pour une femelle de séminivore pour se trouver protégée. Or l'attraction est non seulement très spécifique dans la majorité des cas, mais de plus ne concerne qu'un organe de la plante (la gousse), à une étape précise (juvénile le plus souvent) de son développement. Cette ponte aurait-elle

lieu, les capacités d'ingestion et de digestion d'une nourriture particulière restent soumises à des contraintes, étrangères à la présence d'un "poison" particulier.

Mieux vaudrait comparer la relation graine-séminivore à une relation hôte-parasite, où, chez les spécialistes monophages, l'analogie avec un système clé-serrure rendrait mieux compte de la réalité qu'une interprétation mettant un antagonisme en jeu. Pour les généralistes, disposant en quelque sorte d'un "passe-partout", la nécessité d'une défense est mieux perceptible, mais leur limitation numérique dépend aussi du niveau trophique supérieur. L'hypothèse d'une moins bonne utilisation des ressources chez ces généralistes ayant, depuis longtemps, été battue en brèche.

Dans ce modèle biologique, les espèces polyphages n'ont pas la possibilité de diversifier leurs ressources afin de rester en dessous du niveau de toxicité de chacune des molécules actives. On peut faire l'hypothèse que cette raison explique le faible nombre de généralistes dans ces conditions, cependant ils existent et s'avèrent aptes à affronter des systèmes chimiques très variés.

REMERCIEMENTS

Les récoltes furent effectuées pour la majorité par P. Sawadogo Sadaré souvent orienté dans ses choix grâce à l'excellente connaissance du milieu de R. Vuattoux, Directeur de la station de Lamto (Université d'Abidjan). La détermination des Légumineuses a été réalisée avec l'aide de MM. A. Assi et J.P. Brun. Les Anthribidae et Bruchidae furent identifiés respectivement par MM. R. Frieser et J. Decelle. Les analyses chimiques furent conduites pour partie au laboratoire d'entomologie d'Orsay, et pour partie par le laboratoire de phytochimie du Centre ORSTOM de

Cayenne. Le financement de l'étude a été assuré par le Laboratoire CNRS-ECOTROP.

RÉFÉRENCES

- Appert, J. 1954. La bruche des arachides. *Bull. agronomique S.T.A.T.* 13: 181-190.
- Borowiec, L. 1987. The genera of seed-beetles (Col. Bruchidae). *Polskie Pismo Entomo.*, 57: 3-207.
- Bouquet, A. 1970. *Sur des plantes médicinales du Congo-Brazzaville*: Uvariopsis, Pauridiantha et Diospyros... Thèse Pharmacie, Université de Paris. 176 p.
- Buttery, R.G., Kamm, J.A. & Ling, L.C. 1984. Volatile components of red clover *Trifolium pratense* leaves flowers and seed pods possible insect attractants. *J. agric. food chem.* 32 : 254-256.
- Caswell, G.H. 1961. The infestation of cowpeas in the western regions of Nigeria. *Trop. Sci.* 3: 154-158.
- Credland, P.F. 1990. Biotype variation and host change in bruchids: causes and effects in the evolution of bruchid pests. In K.Fujii et al. (eds.) *Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution*. Kluwer Academic Publishers, the Netherlands: 271-287.
- Davey, P.M. 1958. The groundnut bruchid. *Caryedon gonagra* (F.). *Bull. ent. Res.* 49: 385-404.
- Decelle, J. 1960. Bruchidae (Col. Phytophagoidea). *Expl. Parc Natl Garamba Miss. A. de Saeger*, 18: 45-74.
- . 1975. Les coléoptères Bruchidae d'Angola. *Publicoens cult. Co. Diam. Angola.* 89: 13-32.
- . 1981. Une nouvelle espèce africaine de *Caryopemon* Jekel, 1855. *Revue Zool.afr.* 95 : 727-731.
- . 1984. Les coléoptères Bruchidae de l'archipel du Cap Vert (Insecta : Coleoptera). *Forsch. Inst. Senckenberg.* 68: 49-55.
- Delobel, A., Tran M. (sous presse). Les coléoptères des denrées alimentaires entreposées dans les régions chaudes. ORSTOM/CTA. 390 p.
- Devineau, J.-L. 1984. *Structure et dynamique de quelques forêts tropicales de l'ouest africain (Côte d'Ivoire)*. Thèse Univ. Paris VI. Trav. rech. Lamto (RCD). 5: 294 p.
- Gagnepain, C., Gillon, Y. & Leroux, J.M. 1986. *Caryedon serratus* (Col. Bruchidae) principal insecte consommateur des gousses de *Piliostigma thonningii* (Caesalpinaceae) en savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)*. 22 : 457-467.
- Gillon, Y. 1986. Coévolution cumulative et coévolution substitutive. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.* 7(1): 27-36.
- Gokhale, V.G. & Srivastaga, B.K. 1973. French bean seed coat as an ovipositional attractant for the pulse beetle *Callosobruchus maculatus*. *Experientia*, 29 : 630-631.
- Halevy, G. 1974. Gazelles and seed beetles. *Israel. J. Bot.* 23: 120-126.
- Janzen, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23: 1-27.
- . 1975. Interactions of seed and their insect predators/ parasitoids in a tropical deciduous forest. In Price P.W. (ed.) *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*. Plenum Press, New York. 154-186.
- . 1976. *The interaction of seed predators and seed chemistry*. Colloques internationaux, Tours, 13-17 sept. 1976, Editions du CNRS, Paris, n° 265. 415-428.
- . 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *J. Ecol.* 68: 929-952.
- Johnson, C.D. 1970. Biosystematics of the Arizona, California, and Oregon species of the seed beetle genus *Acanthoscelides* Schilsky (Coleoptera : Bruchidae). *Univ. Calif. Pubs Ent.* 59: 1-116.
- . 1981. Seed beetle host specificity and the systematics of the légumino-sae. In R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.) *Advances in Legume Systematics*, Part 2. Kew. 995-1027.
- . 1990. Coevolution of Bruchidae and their hosts: evidence, conjecture, and conclusions. In K.Fujii et al. (eds.) *Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution*. Kluwer Academic Publishers, the Netherlands. 181-187.
- Kingsolver, J. M. & Decelle, J. 1979. Host associations of *Specularius impressithorax* (Pic) (Insecta : Coleoptera : Bruchidae) with species of *Erythrina* (Fabales : Fabaceae). *Ann. Mo. bot. gdn.* 66: 528-532.
- Lamprey, H. F., Halevy, G. & Makacha, S. 1974. Interactions between *Acacia* bruchid seed beetles and large herbivores. *E. Afr. Wildl. J.* 12: 81-85.
- Monard, A. 1982. *Contribution à l'étude des défenses chimiques (alcaloïdes) des Légumineuses vis-à-vis des Insectes séminivores. Région de Lamto - Côte*

- d'Ivoire. DEA d'Ecologie, Univ. Paris VI. 47 p.
- Paech, F. & Tracey, M. V. (eds) 1955. *Moderne methoden der Pflanzenanalyse*. Springer Verlag, Berlin & New-York.
- Rasplus, J.-Y. 1988. *La communauté parasitaire des Coléoptères séminivores de Légumineuses dans une mosaïque forêt-savane en Afrique de l'Ouest (Lamto - Côte d'Ivoire)*. Thèse Univ. Paris XI. 437 p.
- Robinson, T. 1979. The evolutionary Ecology of Alkaloids. In : Rosenthal G.A. & Janzen D.H. (eds.) *Herbivores, their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press. 413-448.
- Roland, J.C. 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : données préliminaires sur le cycle annuel de la végétation herbacée. *Terre & Vie*. 21 : 228-248.
- Southgate, B.J. 1979. Biology of the Bruchidae. *A. Rev. Ent.* 24: 449-473.
- . 1980. Univoltine and multivoltine cycles their signifiante. *Series Ent.* 19: 17-22.
- Southgate, B.J. & Pope, R.D. 1958. The groundnut seedbeetle, a study of its identity and taxonomic position. *Ann. Mag. nat. Hist. London*. 10(12): 669-672.
- Van Tonder, S.J. 1981. *The systematics of some South african Acacia inhabiting Bruchidae (Coleoptera)*. M. Sc. Thesis Univ. Orange Free State. 150 p.
- . 1985. Annotated records of southern african Bruchidae (Coleoptera) associated with Acacias, with a description of new species. *Pytophyllactica*, 17: 143-148.
- Varaigne-Labeyrie, C. 1978. *Etude des relations entre les caractéristiques morphologiques et la phénologie des gousses de Légumineuses d'une part et la contamination par des coléoptères Bruchidae en zone semi-aride*. DEA Université Tours. 73 p.
- Varaigne-Labeyrie, C. & Labeyrie, V. 1980. First Data on Bruchidae which attack the pods of legumes in Upper Volta, of which eight species are man consumed. *Series Ent.* 19: 83-97.

(Manuscrit reçu le septembre 1991, revu le 21 mai 1992, accepté le 26 mai 1992)