

ÉVOLUTION D'UNE SPÉCIALISATION SAISONNIÈRE CHEZ *DROSOPHILA ERECTA* (DIPT., DROSOPHILIDAE)

Bernard RIO (*), Guy COUTURIER (*), Françoise LEMEUNIER (**)
& Daniel LACHAISE (**)

(*) ORSTOM, BP V51, Abidjan, Côte-d'Ivoire

(**) Laboratoire de Biologie et Génétique Évolutives du CNRS, F-91190 Gif-sur-Yvette.

Mots-clés : *Drosophila erecta*, *Pandanus*, spécialisation saisonnière, options allocatives des générations, hybridations, inversions chromosomiques, phénologie de la fructification.

Summary. — Further evidence are given of the status of specialist of *Drosophila erecta*. The *erecta*-*Pandanus* association is perennial but not permanently obligatory. The records on *erecta* lead to the concept of "seasonal specialization". Rather than a species status, specialization appears to be a generation-dependent allocative option. Those generations appearing when *Pandanus* fruits are available, are strictly and obligatorily dependent on *Pandanus* for breeding, whereas those starved of *Pandanus* fruit display, all things considered, more opportunistic behavior. Regarding the very low level of population size in those generations starved of *Pandanus*, one can expect that the energetic cost paid by the transitional generations is high. This likely explains why the specialization strategy has been selected for and since maintained. The populations of *P. candelabrum* show a patchy riparian distribution in the Ivory Coast involving a discrete distribution in the populations of *erecta*. Nevertheless, no differences were evidenced at the chromosomal and reproductive levels. Between-patch synchronism in fruiting in the overall southern Ivory Coast provides a short-term predictability for the benefit of four to five consecutive generations of *erecta*. When this short-term predictability drastically decreases, the strict specialization pattern of the *Drosophila* is no longer maintained. However, perenniality of the status of specialist at the species level is likely accounted for by long-term predictability due to yearly periodicity in *Pandanus* fruiting. Therefrom, it can be more clearly understood why specialization, as issue of an evolutionary pathway, does not necessarily lead to a dead end.

Résumé. — La biologie de *Drosophila erecta* (sous-groupe *melanogaster*) et la phénologie de la production de syncarpes de sa plante-hôte *Pandanus candelabrum* (Monocotylédone, Pandanacées) ont été étudiées pendant trois années consécutives en basse Côte-d'Ivoire. Les résultats obtenus permettent de confirmer le statut de spécialiste de *D. erecta* et le caractère pérenne mais non permanent de son association avec *Pandanus*. La spécialisation apparaît comme une option allocative saisonnière (capacité d'orienter différemment l'allocation des ressources d'une saison à l'autre) plutôt que comme une caractéristique constante de l'espèce. Si les générations qui disposent des fruits de *Pandanus* dépendent obligatoirement et exclusivement de cette plante-hôte pour leur reproduction, celles qui en sont privées apparaissent capables d'adopter un comportement de ponte sensiblement plus opportuniste. La taille très faible des effectifs des générations de transition suggère que l'exploitation de plantes-hôtes autres que *Pandanus* doit représenter un coût énergétique excessivement élevé dû, par exemple, à la nécessité de détoxifier les toxines qu'elles pourraient renfermer. Ainsi pourrait s'expliquer pourquoi l'option «spécialiste» a pu être sélectionnée et se maintenir. Les populations de *Pandanus* sont distribuées de façon discontinue le long des cours d'eau, aussi les populations de *erecta* n'ont-elles que peu d'intergradations entre elles. Aucune différence n'a cependant été mise en évidence en ce qui concerne leurs inversions chromosomiques et leur isolement reproductif. L'option de la spécialisation peut se restaurer chaque année parce que les populations de *Pandanus* fructifient de façon synchrone sur l'ensemble de la basse Côte-d'Ivoire.

Manuscrit accepté le 2.III.1983.

29 NOV 1983

O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

235

N° : 3996ex1

Cote : B

B3996 ex 1

ce qui confère à la plante-hôte une prévisibilité à court terme pour quatre à cinq générations consécutives de *erecta*. En revanche, c'est la prévisibilité à long terme, résultant de la périodicité annuelle de la fructification de la plante-hôte, qui assure la pérennité du statut de spécialiste au niveau de l'espèce. L'exemple de *D. erecta* montre que la spécialisation n'est pas nécessairement une impasse évolutive.

Selon la théorie des interactions plante-animal, telle qu'elle a été formulée par Feeny (1975 et 1976) et Rhoades & Cates (1976), la condition préalable susceptible de promouvoir l'évolution de la spécialisation chez un insecte phytophage repose sur la prévisibilité de la plante-hôte. Le terme « prévisibilité » recouvre une notion complexe faisant intervenir simultanément les caractéristiques démographiques et dynamiques des populations de l'insecte et des populations de sa plante-hôte. Parmi les premières interviennent la taille de l'individu, sa durée de vie, la vitesse de renouvellement des générations, la stratégie de reproduction, la capacité de dispersion, le comportement de recherche du site de ponte; parmi les secondes, se trouvent le temps pendant lequel le substrat végétal reste exploitable par l'insecte, le mode de distribution, la distance moyenne entre les individus, la phénologie de la production de fruits, le synchronisme inter-arbre de la fructification, la panoplie des substances allélochimiques « défensives ». Aussi, la prévisibilité d'une plante dans l'espace et dans le temps ne veut-elle rien dire si on ne précise pas à quel organisme animal elle se rapporte. Une population de plantes peut offrir des prévisibilités tout à fait différentes pour les divers organismes animaux qui l'exploitent conjointement.

Une femelle en quête de site de ponte n'aura avantage à consacrer un certain potentiel énergétique à la recherche de cette plante particulière que si la probabilité qu'elle a de la trouver par unité de temps est grande. De plus, cette femelle n'aura avantage à rechercher sélectivement cette plante-hôte particulière et à dédaigner les autres que si la chance de survie de chacun de ses descendants s'en trouve accrue de façon appréciable. On devrait donc s'attendre à ce que les ressources d'une espèce spécialisée soient beaucoup plus prévisibles que chacune de celles exploitées par une espèce généraliste. Grâce à un comportement de recherche et de ponte plus ou moins opportuniste, le généraliste peut en effet exploiter toute ressource susceptible de se présenter, y compris celles de moindre valeur nutritionnelle (Pianka, 1974; Feeny, 1975 et 1976; Rhoades & Cates, 1976).

En corollaire, on devrait donc pouvoir, en toute logique, déduire de la spécialisation d'un organisme animal phytophage certaines caractéristiques des populations de sa plante-hôte, ou tout au moins certaines tendances (densité, disponibilité, phénologie de la fructification).

Nous avons cherché à vérifier les prédictions de la théorie chez *Drosophila erecta* Tsacas & Lachaise 1974, une espèce afro-tropicale de Drosophilidae particulièrement intéressante parce qu'elle est l'une des huit espèces étroitement apparentées du sous-groupe *melanogaster* et parce qu'elle est spécialisée dans le choix de ses sites de ponte.

Lemeunier (1979) a montré que *Drosophila erecta* ne donne aucun hybride avec les cinq autres espèces du sous-groupe *melanogaster* avec lesquelles elle coexiste sur le continent africain. Il faut comprendre par là qu'elle vit en sympatrie (même localité géographique) avec celles-ci mais, dans la très grande majorité des cas, pas en syntopie (plantes-hôtes différentes). Avec *D. mauritiana*, espèce endémique à l'île Maurice et qui a conservé les plus grandes potentialités d'hybridation avec les autres espèces du sous-groupe, elle ne donne pas davantage d'hybride si ce n'est de façon très exceptionnelle et dans des conditions d'absence de choix dans le sens femelle *erecta* × mâle *mauritiana* qui peut conduire à de rares hybrides femelles, toujours stériles.

D. erecta a été découverte en 1971, dans une forêt galerie hygrophile située près de Lamto dans la Côte-d'Ivoire pré-forestière (Tsacas & Lachaise, 1974). Sa présence coïncidait avec l'apparition de fruits mûrs de *Pandanus candelabrum* P. Beauv. et son absence avec leur disparition (Lachaise & Tsacas, 1974; Lachaise, 1974). Toutes les émergences attribuées à *D. erecta* provenaient des seuls fruits de *Pandanus*. Aussi *D. erecta* était-elle considérée comme une espèce spécialisée. On était cependant en droit de se demander si le caractère spécialiste de *D. erecta* était propre à toutes les populations de cette espèce ou seulement à la population locale de Lamto?

Le but de ce travail était triple : d'une part, confirmer le statut de spécialiste de *D. erecta* et le caractère pérenne de son association avec *P. candelabrum*; d'autre part rechercher dans la phénologie de la fructification du *Pandanus* des éléments de prévisibilité susceptibles d'avoir

conduit la *Drosophile* à ce statut de spécialiste; finalement, chercher à savoir si l'isolement géographique des populations de *D. erecta* est suffisant pour avoir engendré un début de divergence génétique entre elles.

Matériel et méthodes

Il n'existe dans la littérature aucune étude consacrée spécifiquement à *Pandanus candelabrum*. Aussi ne disposons-nous d'aucun élément concernant la phénologie de la fructification de cette monocotylédone. Cela nous a amené dans un premier temps à prospecter les sites à *Pandanus* puis à suivre certains d'entre eux pendant trois années consécutives (1980-81-82).

L'ensemble des observations ont été effectuées dans les zones forestière et pré-forestière de Côte-d'Ivoire d'où proviennent aussi les trois souches de *D. erecta* utilisées dans les tests d'hybridation, respectivement : — Lamto, juin 1971 (Gif 154-1, souche-type); — Grand-Bassam, mars 1980 (Gif 220-5); — Lamto, mars 1981 (Gif 232-1). La souche type de Lamto était issue d'un petit nombre de femelles inséminées alors que les souches plus récentes de Grand-Bassam et de Lamto ont été fondées à partir de plusieurs dizaines de femelles fécondées. Précisons cependant que, pour les trois souches, les femelles fondatrices utilisées provenaient de larves qui s'étaient développées dans un seul et unique syncarpe.

Les tests d'hybridation sont réalisés dans des conditions « d'absence de choix ». Dix femelles vierges d'une population sont mises en présence de dix mâles vierges du même âge de l'autre population dans une boîte-pondoir. Le milieu de culture utilisé est le milieu standard à base de farine de maïs et de glucose. Le croisement réciproque est réalisé dans les mêmes conditions. Les deux séries de tests sont répétées vingt fois. La fertilité des hybrides est contrôlée par des croisements en retour avec le sexe approprié issu de la souche parentale.

Les arrangements chromosomiques sont étudiés à partir des chromosomes polytènes des glandes salivaires de larves à maturité (3^e stade). Les glandes sont disséquées dans du Ringer, fixées dans un mélange d'acide propionique/alcool 100, puis colorées par l'orcéine-carmin-propionique. Elles sont ensuite écrasées entre lame et lamelle puis observées en contraste de phase.

RÉSULTATS

LA PLANTE-HÔTE

1) Biogéographie

Pandanus candelabrum est une monocotylédone de la famille des Pandanacées. L'herbier du laboratoire de Phanérogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris comprend des échantillons de *P. candelabrum* provenant du Sénégal, du Mali, du Fouta Djallon en Guinée, de Sierra Leone, du Libéria, de Côte-d'Ivoire, du sud et du nord du Nigeria, du Cameroun et du Gabon. Hutchinson & Dalziel (1968) font état d'une distribution très semblable. Dalziel (1937) la mentionne encore de la Gambie, du Ghana et du Togo. Schmitz (1971) et Schnell (1976 p. 423) signalent aussi sa présence dans la végétation forestière édaphique du Shaba au Zaïre. La distribution géographique de *P. candelabrum* paraît donc essentiellement guinéo-congolaise (Guillaumet, 1967 p. 200), pour autant qu'il s'agisse bien d'une seule et même espèce dans tous ces pays (fig. 1). En effet, contrairement à Madagascar où le genre *Pandanus* est représenté par environ 70 espèces toutes endémiques (Guillaumet, 1973), la flore de Pandanacées de l'Afrique continentale reste très mal connue. Selon Stone (1973) il existerait de 20 à 24 espèces de *Pandanus* dans la région afro-tropicale, dont 9 à l'ouest du Rift et plus que 3 en Afrique occidentale à l'ouest de la cordillère camerounaise. Mais Stone (loc. cit.) lui-même reconnaît que le statut de nombre d'entre elles demeure incertain. Pour cette raison, d'autres auteurs tels que Hutchinson & Dalziel (1968) ne reconnaissent, en revanche, qu'une seule et unique espèce *P. candelabrum* pour l'Afrique occidentale, Cameroun compris. Il est vrai que la systématique des *Pandanus* cherche encore ses bases (Stone, 1967; Hutchinson & Dalziel, 1968).

2) Habitat

Pandanus candelabrum forme des fourrés impénétrables, aussi bien le long des cours d'eau que dans les estuaires, les lagunes et les marécages littoraux de l'ouest africain. Particulièrement tolérante aux variations de la salinité, cette espèce de *Pandanus* peut pénétrer les mangroves d'eau saumâtre où elle se mêle aux espèces typiques de la mangrove telles que le

palétuvier *Rhizophora racemosa* (Schnell, 1971, p. 836). Ainsi, dans les régions de forêt humide sur le bord des lagunes de Côte-d'Ivoire et le long des estuaires de basse Guinée, *Pandanus candelabrum* participe à la constitution de groupements floristiques intermédiaires entre ceux des marécages d'eau douce et ceux des mangroves côtières. Ces formations forestières d'eau saumâtre sont souvent appelées «formations à *Pandanus*». Dans les marécages d'eau douce qui se sont constitués dans les bas-fonds de marigots, *P. candelabrum* est associé de façon typique à des *Raphia*, des rotins, *Phoenix reclinata* et à des Aracées.

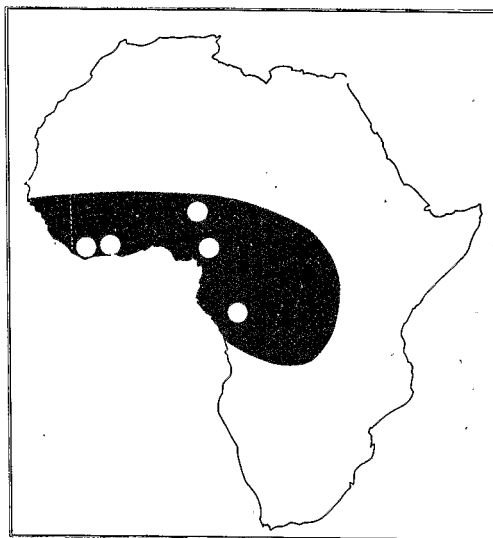


Fig. 1 : Répartition guinéo-congolaise de *Pandanus candelabrum* (noir) et de *Drosophila erecta*, (disques blancs).

3) Les stations d'études en Côte-d'Ivoire

Quatre stations situées en Côte-d'Ivoire ont fait plus particulièrement l'objet d'observations répétées pendant trois années consécutives (1980, 81, 82). Des syncarpes de *Pandanus* ont pu être collectés dans chacune d'elles (fig. 2).

— Site 1 : *Grand-Bassam*. Populations de *Pandanus* ourlant les étangs littoraux saumâtres en arrière du cordon lagunaire situé entre Abidjan et Grand-Bassam (fig. 3). La plupart des pieds sont submergés aux saisons des pluies. Ces étangs «à *Pandanus*» sont inclus dans une cocoteraie. La présence dans cet habitat de nombreux villages de pêcheurs lui confère un caractère «domestique» certain. Cette population est relativement isolée, d'un point de vue géographique, des populations les plus proches situées dans les mangroves de l'embouchure de la Komoué.

— Site 2 : *Lamto*. Petite «population» de *Pandanus* localisée dans une forêt galerie mésophile d'un marigot temporaire affluent du Bandama à proximité de la station écologique de Lamto dans la zone des savanes guinéennes du V Baoulé. Les *Pandanus* y sont associés à une raphiale dégradée à *Raphia gigantea* qui se développe sur sol noir amphibolitique (fig. 3 e & f). Le marigot dans le lit duquel reposent les racines-échasses des *Pandanus* est qualifié de «marigot salé» à cause de ses caractéristiques physico-chimiques particulières. Au niveau du site à *Pandanus*, la dureté magnésienne (130 ppm) dépasse légèrement la dureté calcique (110 ppm); l'alcalinité atteint 450 ppm et par voie de conséquence le pH devient nettement basique pH 8 (Bertrand & Forge, 1975). Cette station à *Pandanus* est celle dont le relevé botanique est donné dans Lachaise & Tsacas (1974).

— Site 3 : *Tai*. Fourré monospécifique très dense et étendu de *Pandanus* au confluent du Cavally et d'un marigot sur la berge libérienne du fleuve en face de Tai. Rares sont les plantes qui peuvent s'insérer dans de tels fourrés impénétrables; on n'a guère observé qu'un seul *Ficus* (*F. ovata*), de surcroît épiphyte, comme seul élément hétérospécifique (fig. 3 b, c, d, g, h).

— Site 4 : *Sakré*. Les *Pandanus* de cette station sont regroupés en deux îlots de végétation situés dans des marécages de part et d'autre de la piste à 10 kilomètres au sud du village de Sakré, proche du Cavally. Il s'agit de formations marécageuses typiques à *Raphia*, rotin et Aracées (*Rhaphidophora africana*).

D'autres stations localisées et visitées ont permis de préciser les caractéristiques phénologiques des *Pandanus* mais aucune récolte de fruits n'y a été effectuée jusqu'à présent.

— Site 5 : *Vodelobly*. Marécage à *Pandanus* et bambous à 32 kilomètres au nord de Tai.

— Site 6 : Tabouatien. Peuplement mixte de *P. candelabrum* et de *Ficus* (*F. asperifolia* lianescent et *F. lutea*) sur des îlots sableux et granitiques dans la zone inondable du Bandama en amont de son confluent avec le Nzi (fig. 3i).

D'après Aké Assi (communication personnelle), Guillaumet (1967) et nos propres observations, des populations de *P. candelabrum* sont encore signalées des lagunes côtières de Grand-Lahou à Grand-Bassam, d'Aboisso, de Lakota et de Divo. On en trouve aussi tout le long du Bandama avec notamment une population très dense à son confluent avec le Nzi au sud de la station 5. Dans le vaste marécage d'eau douce du Parc National d'Asagny, de nombreuses populations (ou clones) de *Pandanus* disséminées sont associées aux *Raphia*, palmiers à huile, Aracées, *Uapaca* et aux nombreuses plantes aquatiques qui couvrent cette région.

Le long du cours du Sassandra on en trouve encore de petites formations sur les atterrissements sableux ceinturés de plages de vases. Il est fréquent aussi dans toute la région du Bas-Cavally, en particulier à Grabo, où il est lié aux sols hydromorphes des berges et des bas-fonds. Il est finalement encore présent dans le nord du pays en pleine zone soudanaise dans les forêts galeries.

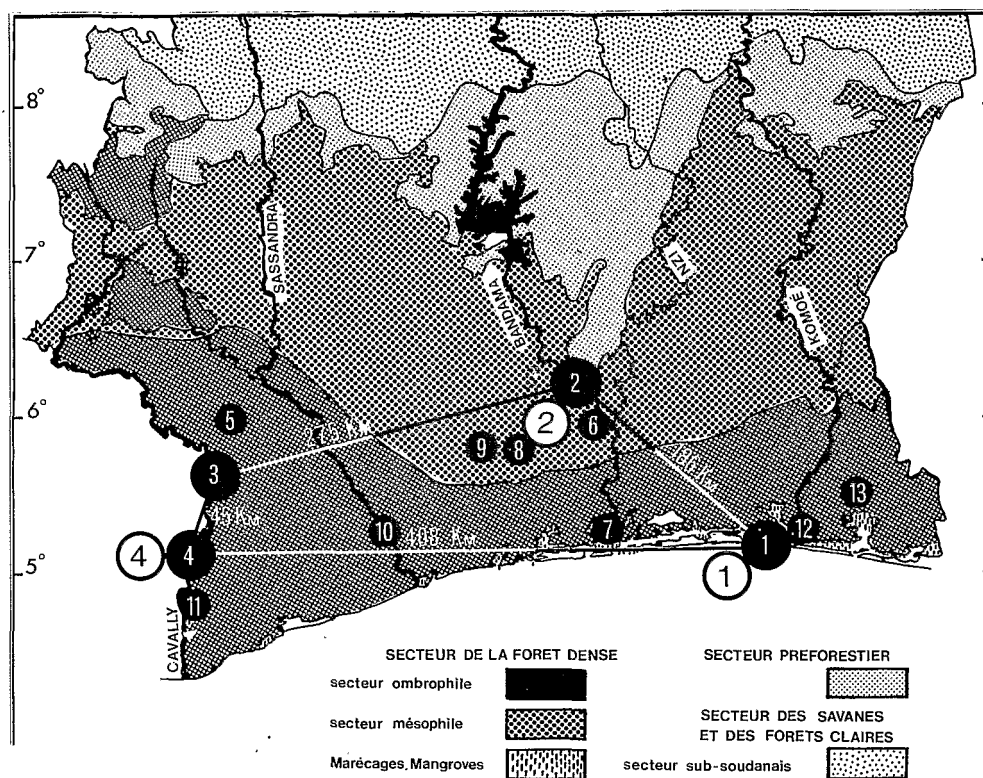
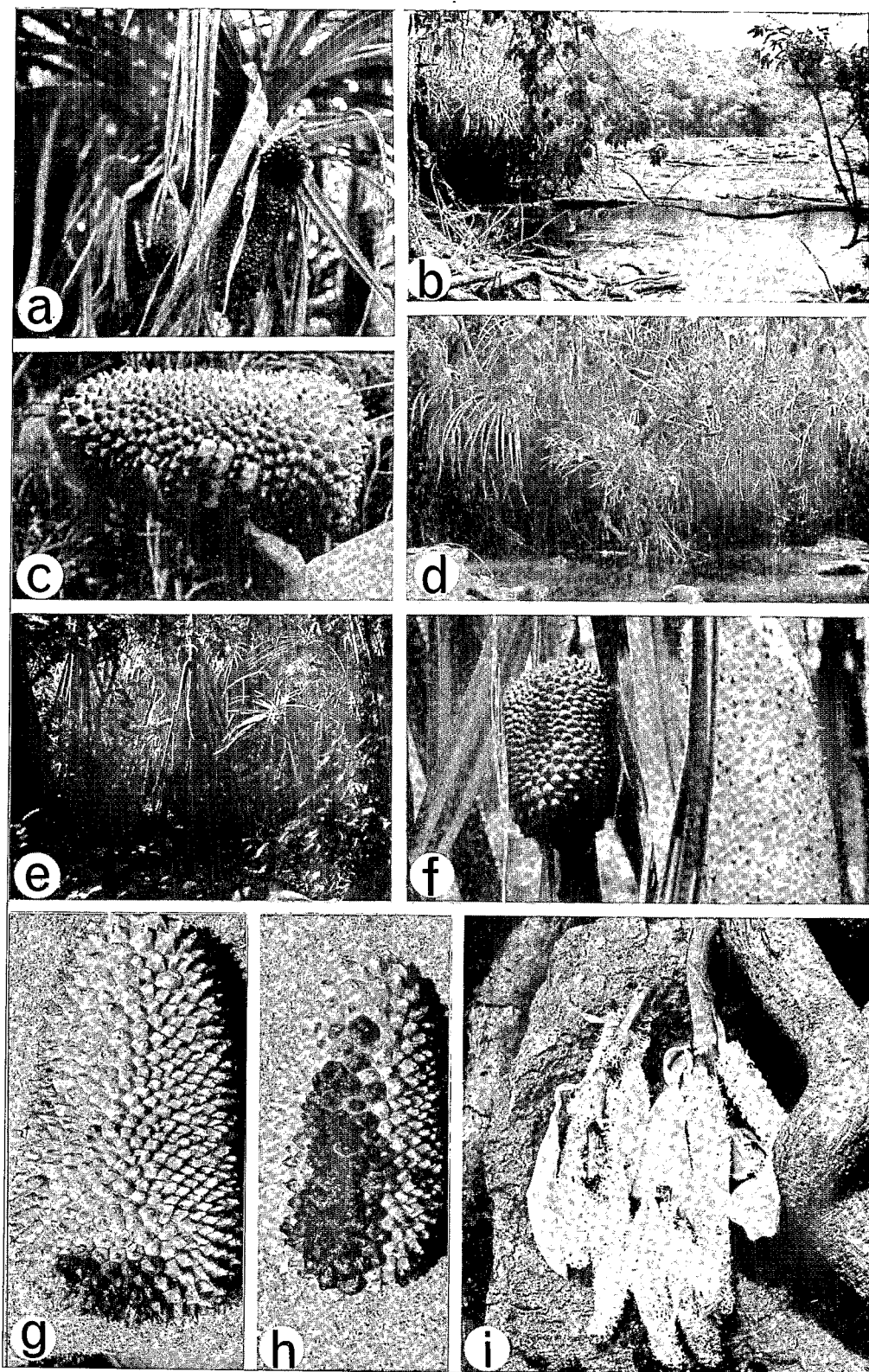


Fig. 2 : Répartition des populations de *Pandanus candelabrum* et de *Drosophila erecta* en Côte-d'Ivoire : 1, Grand-Bassam; 2, Lamto; 3, Taï; 4, Sakré; 5, Vodelobly; 6, Tabouatien; 7, Asagny; 8, Divo; 9, Lakota; 10, Bas-Sassandra; 11, Grabo; 12, Bas-Komoé; 13, Aboisso.

(Grands disques noirs) : les localités où *P. candelabrum* a fructifié de façon synchrone en 1980, 81 ou 82; (petits disques noirs) : sites à *Pandanus* ayant fait l'objet d'observations mais dont aucun syncarpe n'a encore pu être analysé; (disques blancs) : les trois sites où *D. erecta* a émergé des syncarpes de *Pandanus*, simultanément pour (1) et (4) en 1980. Fond de carte de végétation redessiné et simplifié d'après Y. Monnier (1978).

4) Phénologie

La figure 4 résume les observations sur la phénologie de la production de syncarpes de *Pandanus*. Le temps d'immaturation des syncarpes a été suivi en continu dans deux stations (Lamto et Grand-Bassam). Dans les deux autres stations (Taï et Sakré) localisées dans le bassin du Cavally, les données, bien que discontinues, corroborent les résultats obtenus dans les stations



précidentes. Aussi peut-on raisonnablement considérer que la période de croissance du syncarpe est identique dans toutes les localités de basse Côte-d'Ivoire.

La maturation du syncarpe n'intervient qu'après une période de temps particulièrement longue d'environ cinq mois et demi. Le jeune syncarpe immature se maintient plusieurs mois sans montrer d'accroissement de taille notable. Certains syncarpes avortent avant d'avoir atteint la taille maximale. La phase de croissance proprement dite se déclenche ensuite rapidement. La maturation différée des fruits apparaît comme une caractéristique fondamentale du cycle reproductif des *Pandanus*.

En revanche la durée de la période de floraison n'est pas connue avec précision. Toutefois, les inflorescences mâles sont généralement observables de la mi-septembre à la fin du mois d'octobre sur l'ensemble de la Côte-d'Ivoire dans les zones forestière et pré-forestière (fig. 3 i). Ajoutons que l'un de nous a pu constater la production synchrone d'inflorescences mâles sur le site de Tabouatien en Côte-d'Ivoire (21 septembre 1981) et dans les nombreuses populations de *Pandanus* qui peuplent les zones marécageuses de Libreville au Gabon (1^{er} octobre 1981). Rien n'est connu du mode de pollinisation des *Pandanus*; on ne sait pas même s'il relève de l'anémophilie ou de l'entomophilie.

Le phénomène le plus intéressant que nous ayons pu observer, en ce qui concerne la phénologie de *P. candelabrum*, est le remarquable synchronisme de la production de syncarpes dans les quatre localités de la Côte-d'Ivoire éloignées pour certaines d'entre elles de plusieurs centaines de kilomètres (fig. 1). Le synchronisme s'est répété durant trois années consécutives (1980-81-82). Ainsi, en 1980, *P. candelabrum* a produit des syncarpes matures de façon concomitante de fin février à début mai dans quatre sites, Grand-Bassam, Lamto, Taï, Sakré, distants respectivement à vol d'oiseau de 186, 275, 45 et 408 kilomètres (fig. 3). En 1981, les mêmes populations de *Pandanus*, Grand-Bassam, Lamto et Taï (Sakré n'a pas été contrôlé en 1981), ont de nouveau produit de façon synchrone et à la même période (fin février-début mars) des syncarpes matures. En 1982, pour la troisième année consécutive, la maturation des syncarpes de *Pandanus* est intervenue simultanément dans deux sites prospectés, Grand-Bassam et Lamto (Taï et Sakré n'ont pas été contrôlés en 1982) là-encore dans la période fin février-mars. Le retard apparent du site de Sakré sur les autres en 1980 s'explique en réalité par l'étalement dans le temps de la production de syncarpes matures au sein de chaque population. On a constaté, en effet, que les arbres d'une même population pouvaient présenter un décalage phénologique qui se traduisait par la production continue de syncarpes matures pendant une période avoisinant deux mois.

Si la production de syncarpes matures a obéi ces trois dernières années à une périodicité prévisible, il est vraisemblable que cela n'est pas une règle absolue. Les conditions climatiques jouent certainement un rôle fondamental dans le déclenchement du cycle reproductif des *Pandanus*. Cela se traduirait par un nombre variable de cycles reproductifs par année. Deux fructifications consécutives s'étaient ainsi produites dans la population de *Pandanus* de Lamto au cours d'un cycle annuel, l'une s'achevant en septembre 1970, la suivante conduisant à des syncarpes matures en avril 1971. En revanche, aucune fructification n'a été observée sur le site de Grand-Bassam pendant 15 mois consécutifs d'avril 1977 à juin 1978. Cette absence de fruits pourrait cependant aussi venir de ce que les *Pandanus* étaient alors encore sexuellement immatures comme c'est le cas de ceux du Parc National d'Asagny. Selon Aké Assi (communication personnelle), les *Pandanus* ne commenceraient en effet à fructifier qu'à l'âge de quinze ans, pour autant que l'on puisse généraliser les observations faites sur les espèces horticoles de *Pandanus* du jardin botanique d'Abidjan.

Les quelques informations fournies par l'herbier du laboratoire de Phanérogamie du Muséum nat. Hist. nat. de Paris suggéreraient que la périodicité de la fructification de *P. candelabrum* varie d'une zone climatique à une autre sur l'ensemble de sa aire de distribution Guinéo-congolaise. Toutefois, une périodicité prévisible et un synchronisme de la fructification entre

Fig. 3 : *Pandanus candelabrum* en Côte-d'Ivoire. — (a) : Site 1 (Grand-Bassam), zone de la forêt dense humide littorale; remarquer la variation de la forme des syncarpes portés par le même arbre. — (b, c, d, g, h) : Site 3 (Taï), zone de la forêt dense humide; (b) : population de *P. candelabrum* localisée à la confluence d'un marigot avec le Cavally sur sa berge libérienne, au fond forêt dense humide sur la rive ivoirienne; (c, g, h) : syncarpes formés de l'accolement de centaines de drupes coniques à différents stades de décomposition; (d) : fourré dense monospécifique à *P. candelabrum*. — (e-f) : Site 2 (Lamto), zone des savanes guinéennes; (e) : forêt galerie mésophile d'un marigot temporaire affluent du Bandama; (f) : syncarpe en place sur l'arbre; remarquer la forme pluri-lobée de sa section. — (i) : Site 6 (Tabouatien), zone des savanes guinéennes, berge du Bandama; inflorescences mâles.

îlots à *Pandanus* seraient la règle au sein de chacune d'elle. Rappelons qu'il n'est pas encore certain qu'il s'agisse bien de la même espèce de *Pandanus* dans les différentes zones climatiques. Ces conclusions corroboreraient cependant les observations faites par Guillaumet (comm. pers.) à Madagascar où les *Pandanus* ne présenteraient aussi qu'une seule période de fructification par an, variable selon les régions climatiques.

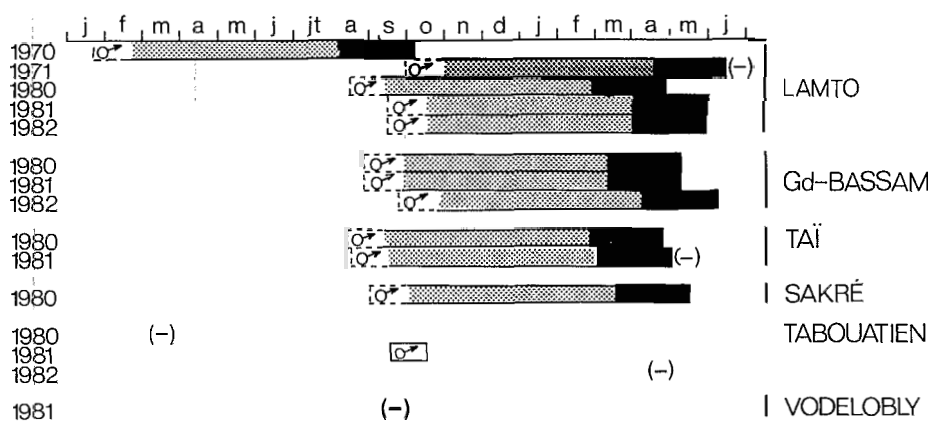


Fig. 4 : Phénologie de la production de syncarpes chez *Pandanus candelabrum* en Côte-d'Ivoire. En pointillé : la phase de croissance du syncarpe; en noir : la phase, consécutive à la chute du syncarpe à maturité, pendant laquelle il reste exploitable en tant que gîte larvaire par les *Drosophilidae*. Les traits continus des histogrammes indiquent des observations réelles, les traits discontinus des extrapolations. ♂ : inflorescences mâles; (-) : observation négative indiquant à la fois l'absence d'inflorescences et de syncarpes sur la plante comme au sol.

LA DROSOPHILE

1) Nouvelles captures de *Drosophila erecta*

Les syncarpes de *Pandanus candelabrum* du site de Lamto étaient jusqu'à présent les seuls gîtes larvaires connus de *Drosophila erecta*. Aucune émergence de cette espèce n'avait été obtenue ces dix dernières années, en dépit d'une recherche intensive dans l'ensemble de la région afro-tropicale au cours de laquelle une centaine d'espèces de *Drosophilidae* ont été obtenues par émergences de 46 familles de plantes-hôtes réparties en 87 genres (Lachaise & Tsacas, 1983; Lachaise, 1983).

Or, dans trois des quatre localités où des syncarpes à maturité tombés au sol ont pu être collectés en 1980, 81 et 82 (Grand-Bassam, Lamto, Sakré), ceux-ci se sont révélés héberger d'importantes populations larvaires de *D. erecta* (Tableau I). L'étude simultanée d'un nombre important d'autres gîtes larvaires, en particulier dans la forêt sempervirente de Taï et dans les savanes de Lamto, a clairement montré que *erecta* utilisait les syncarpes de *Pandanus* comme gîte larvaire exclusif pendant les phases de fructification. *Drosophila erecta* apparaît ainsi comme une espèce étroitement spécialisée aux *Pandanus* à la différence des autres espèces affines du sous-groupe *melanogaster* (Tableau II).

Hors période de fructification de *Pandanus*, des captures d'adultes isolés de *erecta* ont pu être faites à Lamto et à Taï en Côte-d'Ivoire, mais aussi dans diverses localités montagneuses de l'ouest-Cameroun jusqu'à 2000 mètres d'altitude (plateau de Kounden; massif de la Haute Nguemba). Mais, dans tous les cas, elle devient extrêmement rare dès que s'achève la période de fructification des *Pandanus*. Les populations de *erecta* doivent alors se maintenir pendant dix mois, dans le cas d'une seule et unique fructification annuelle, ou de quatre à cinq mois dans celui de deux fructifications annuelles. Sur près de 2.10^5 individus capturés par piège appâté à la banane tous les mois au cours d'un cycle annuel dans les savanes de Lamto (1970-71), seize individus seulement appartenant à *erecta* ont pu être capturés entre deux fructifications de *Pandanus*. Sept d'entre eux ont été piégés dans trois habitats de savane ouverte ou arbustive et neuf dans la forêt galerie du Bandama (Tableau III). La seule présence de ces individus — aussi

isolés soient-ils — à une période où aucun *Pandanus* n'est en fructification dans les environs suggère que la population de *D. erecta* peut se maintenir sur d'autres ressources même si ses effectifs sont réduits de façon drastique. Cela serait attesté par l'obtention à Lamto de deux individus par émergence, l'un de sycone de *Ficus sur*, l'autre du bourgeon terminal du palmier Rônier.

TABLEAU I

Nombre d'individus de *Drosophila erecta* et de neuf autres espèces de Drosophilidae obtenues par émergence des syncarpes de *Pandanus candelabrum* dans quatre localités de Côte-d'Ivoire.

	LAMTO			GD-BASSAM	TAI	SAKRE	TOTAL
	avril	mars	mai	avril	février	avril	
	1971	1981	1982	1980	1980	1980	
<i>Drosophila erecta</i>	97	80	14	243	-	193	627
<i>D. melanogaster</i>	-	-	202	62	-	254	518
<i>D. ananassae</i>	-	-	13	-	-	-	13
<i>D. malerkotliana</i>	3	10	12	133	-	-	158
<i>D. nov. sp. aff. malerkotliana</i>	-	-	-	-	-	2	2
<i>D. fraburu</i>	-	-	-	-	-	1	1
<i>D. iri</i>	-	-	-	-	148	-	148
<i>D. latifasciaeformis</i>	1	-	51	3126	102	111	3391
<i>Zaprionus collarti</i>	-	-	29	41	-	-	70
<i>Zaprionus sepsoides</i>	-	-	-	-	7	-	7

TABLEAU II

Comparaison du nombre d'individus de *Drosophila erecta* et de quatre autres espèces du sous-groupe *melanogaster* obtenus par émergence à partir des syncarpes de *Pandanus candelabrum* et d'autres plantes hôtes (le nombre d'espèces de ces dernières est indiqué entre parenthèses) dans la région afro-tropicale.

	<i>Pandanus candelabrum</i>	autres ind. (hôtes)	Total ind. (hôtes)
<i>Drosophila erecta</i>	627	2 (2)	629 (3)
<i>Drosophila melanogaster</i>	518	928 (20)	1446 (21)
<i>Drosophila teissieri</i>	-	38 (9)	38 (9)
<i>Drosophila yakuba</i>	-	691 (25)	691 (25)
<i>Drosophila simulans</i>	-	12 (3)	12 (3)

TABLEAU III

Captures d'individus adultes de *Drosophila erecta* et de trois autres espèces du sous-groupe *melanogaster* au cours d'un cycle annuel (1970-1971) à Lamto à partir de pièges appâtés à la banane ou par fauchage sur fruit de *Pandanus* dans leur habitat naturel.

		S	D	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	Total	
Fruits de <i>Pandanus</i>		XXXXXXXX							XXXXXX							
<i>D. yakuba</i>	piège	112	54	214	168	92	-	60	206	56	29	102	429	2234	3756	
<i>D. teissieri</i>	piège	4	2	7	1	1	-	1	20	8	-	-	4	59	107	
<i>D. melanogaster</i>	piège	72	-	-	116	40	279	-	-	10	2	3	11	165	698	
<i>D. erecta</i>	piège	-	-	-	-	-	-	-	-	6	1	8	1	-	16	
<i>D. erecta</i>	<i>Pandanus</i>	4R							249							
		297														

2) Succession écologique

Le syncarpe de *Pandanus* n'est exploitable comme gîte larvaire par les Drosophilidae qu'une fois tombé au sol et le reste pendant environ deux mois. Aussi, la « durée de vie » de la ressource excède-t-elle de beaucoup le temps de génération de l'insecte qui l'exploite. Il en résulte que, au moins théoriquement, plusieurs générations pourraient se succéder sur la même unité de

ressource. En réalité le phénomène est limité parce que la ressource évolue. Les larves des premières générations sont, elles-mêmes, en grande partie responsables de la transformation de leur propre substrat trophique qu'elles rendent impropres à l'exploitation par les générations ultérieures. Autrement dit, chaque génération de larves compromet les chances de succès de la génération suivante de sa propre espèce sur la même unité de ressource et en revanche favorise l'arrivée d'autres espèces. Les conséquences au niveau du maintien de la population de *D. erecta* restent cependant limitées dans la mesure où les syncarpes produits par les différents pieds d'une même population de *Pandanus* tombent au sol avec un léger décalage de quelques jours, de sorte que chaque génération de Drosophiles peut trouver dans les environs immédiats une ressource à un stade favorable. Ainsi, 4 ou 5 générations de *D. erecta* peuvent se succéder lors d'une phase de fructification d'un même «îlot» à *Pandanus*.

Pour les raisons évoquées, *D. erecta* n'exploite qu'une partie du gradient de ressource que représentent les différentes phases de vieillissement du syncarpe. Elle commence à pondre dans les stades précoces en même temps qu'un certain nombre d'espèces opportunistes et colonisatrices, comme *D. melanogaster*, *D. malerkotliana* et *Zaprionus collarti*, ou d'espèces ripicoles comme *D. fraburu* et *D. iri*. Le décalage des émergences des adultes de ces différentes espèces s'explique totalement par les différences du temps de développement de leurs stades juvéniles : $9,0 \pm 0,2$ jours chez *D. malerkotliana*, $9,1 \pm 0,1$ jours chez *D. erecta*, $9,3 \pm 0,1$ jours chez *D. melanogaster*, $10,7 \pm 0,2$ jours chez *D. iri* et $12,9 \pm 0,1$ jours chez *Z. collarti* (Lachaise, 1983).

A un stade plus avancé de la décomposition du syncarpe, les émergences de *erecta* et des autres espèces précédentes cessent. C'est à partir de ce moment qu'une nouvelle espèce *D. latifasciæformis* apparaît. Les adultes de cette *Scaptodrosophila* sortent encore du syncarpe plus de deux semaines après les dernières émergences de *erecta*. Les raisons du retard de l'émergence de cette *Scaptodrosophila* par rapport aux autres Drosophilidae sont doubles : d'une part le temps de développement des stades juvéniles est bien plus long que chez toutes les autres espèces qui se reproduisent sur *Pandanus* (15 jours en moyenne), d'autre part les femelles pondent préférentiellement sur des substrats très dégradés. Il en résulte, au moins au laboratoire, que le premier effort de reproduction est différé sur une période de temps très longue et qu'il intervient chez des femelles relativement âgées.

La succession écologique de différentes espèces de Drosophilidae sur une même unité de ressource est un phénomène assez général en Afrique tropicale où les ressources à durée de vie longue sont nombreuses (Lachaise & al., 1982).

Au sein d'un même syncarpe, certains groupes de drupes évoluent plus rapidement

TABLEAU IV

Succession des émergences des différentes espèces de Drosophilidae sur le syncarpe de *Pandanus candelabrum* en fonction de son stade de vieillissement.

Grand-Rassam : trois syncarpes récoltés le 24 avril 1980

	25 avril															Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
<i>D. erecta</i>	61			95	54											211
<i>D. melanogaster</i>	11			21	26						1					59
<i>D. malerkotliana</i>	10			56	41											106
<i>Z. collarti</i>	1			16	17						2					36
<i>D. latifasciæformis</i>					275				88	1478		1076		112	2941	
Total	83			188	413				88	1481		1076		112	3353	

Sakré : un syncarpe récolté le 9 mai 1980

	13 mai															1 juin					Total	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20		
<i>D. nov.sp.aff.malerkotliana</i>	2																					2
<i>D. fraburu</i>	1																					1
<i>D. erecta</i>				27														1				28
<i>D. latifasciæformis</i>				21					6					28	20	12	6	12	6			111
Total	3			48					6					28	20	13	6	12	6			142

que d'autres, ce qui a pour effet de produire une micro-mosaïque de drupes à différents stades de décomposition. Au moment du chevauchement des émergences de *D. erecta* et de *D. latifasciaeformis* chacune de ces espèces peut émerger de groupes de drupes distincts; il en résulte temporairement un remarquable partage intra-ressource (fig. 3 g-h).

3) Hybridation et cytogénétique

Croisées entre elles, les populations de *D. erecta* d'origines différentes se révèlent parfaitement inter-fécondes sans réduction de fertilité dans les deux sexes. Toutefois, nous n'avons pas contrôlé, dans le cadre de cette étude préliminaire, l'éventualité d'un début d'isolement pré-zygotique d'ordre comportemental.

La description des chromosomes polytènes de *D. erecta* a été effectuée en utilisant les cartes de *D. melanogaster* comme référence (Bridges, 1935; Lefevre, 1976). Cela n'a été possible que grâce aux analogies visibles d'emblée : reconnaissance immédiate des extrémités permettant d'identifier les chromosomes, établissement des séquences de chacun des bras à la manière d'un puzzle, toutes les sections observées chez *D. melanogaster* étant présentes mais dans un ordre différent.

La description des chromosomes de la souche type de *D. erecta* (154-1) publiée antérieurement (Lemeunier & Ashburner, 1976; Lemeunier, 1979) sera résumée brièvement ci-dessous. Le chromosome X de *D. erecta* diffère de celui de *D. melanogaster* par 3 inversions paracentriques.

Le bras 2L du chromosome 2 de *D. erecta* diffère de celui de *D. melanogaster* par une inversion péricentrique et 3 inversions paracentriques.

Le bras 3L du chromosome 3 de *D. erecta* diffère de celui de *D. melanogaster* par 4 inversions paracentriques successives. Le bras 3R du chromosome 3 de *D. erecta* diffère de *D. melanogaster* par 2 inversions paracentriques successives.

En résumé, *D. erecta* diffère par un petit nombre d'inversions (15 environ) de *D. melanogaster*. Elle se trouve ainsi être l'espèce chromosomiquement la plus proche de *D. melanogaster*, au sein du sous-groupe *melanogaster*, hormis les espèces homoséquentielles (*D. simulans*, *D. mauritiana* et *D. sechellia*) qui ne diffèrent de *D. melanogaster* que par une seule inversion paracentrique.

— *Présence ou non d'inversions chez D. erecta* : les espèces endémiques africaines du sous-groupe *melanogaster* se divisent en espèces monomorphes et en espèces polymorphes. *D. erecta*, *D. mauritiana* et *D. sechellia* font partie des espèces monomorphes tandis que *D. yakuba*, *D. teissieri* et *D. orena* sont des espèces polymorphes (Lemeunier & Ashburner, 1976 et 1983).

A chaque fois qu'une souche nouvelle d'une espèce est rapportée au laboratoire, la présence ou l'absence d'inversions est prouvée en croisant les femelles vierges de la souche-type aux mâles de la souche nouvelle à étudier (souche 220.5). Ces croisements ont été effectués à diverses reprises et à chaque fois une vingtaine de larves ont été examinées. Aucune inversion n'a pu être détectée dans la souche nouvelle. Ces données confirment celles préalablement obtenues pour les 4 souches de *D. erecta* disponibles au laboratoire.

DISCUSSION

Les résultats présentés dans cette note permettent de confirmer le statut de spécialiste de *Drosophila erecta* et le caractère pérenne mais non permanent de son association avec *Pandanus candelabrum* en Côte-d'Ivoire. Il aura donc fallu attendre une dizaine d'années, en dépit de missions fréquentes en Afrique tropicale, pour s'en assurer. Si, en effet, *D. erecta* avait été retrouvée de façon occasionnelle dans la zone soudanaise autour de Zaria au nord du Nigéria (récolte de J.C. Deeming rapportée par Tsacas, 1979), dans les montagnes de l'ouest-Cameroun (Tsacas, 1979; Lachaise, 1979; Tsacas & al., 1981) et dans le district de Boko au Congo (J. Voudibio, sous-pressé), aucun gîte larvaire n'avait été découvert pendant ce long laps de temps. Aussi, l'obtention de plus de 600 individus par émergence à partir de syncarpes de *Pandanus* récoltés dans trois localités éloignées de Côte-d'Ivoire prend-elle toute sa signification.

La question de la spécialisation de *erecta* était jusqu'alors demeurée ouverte pour la simple raison que cette espèce se reproduisait « trop facilement » (pour une espèce spécialisée) au laboratoire sur milieu standard. Deux explications sont possibles : ou bien la composition de ce milieu axénique standard (farine de maïs + levure) rappelait celle du syncarpe de *Pandanus*,

ou bien *erecta* n'était pas aussi spécialisée qu'on le pressentait ou plutôt pas spécialisée comme on l'imaginait. Si le milieu standard était proche du syncarpe de *Pandanus* sur le plan biochimique, on ne comprendrait alors pas pourquoi de la multitude d'espèces africaines communes (une soixantaine) qui s'élevèrent sur le premier il n'y en ait que 4 ou 5 qui se reproduisent régulièrement sur le second dont la biomasse utile est considérable (4 kg). Par ailleurs, nos résultats montrent sans équivoque l'étroite association qui existe entre *erecta* et *Pandanus*. Aussi, sommes-nous conduits à considérer le statut de spécialiste de *erecta* sous un angle qui n'est pas celui de la dépendance stricte et obligatoire.

Toutes nos observations s'accordent à suggérer que *erecta* se comporte comme un spécialiste chaque fois que l'opportunité d'une fructification de *Pandanus* le permet. Dans le cas contraire, elle semble avoir conservé la capacité d'adopter un mode d'exploitation des ressources différent (comportement de recherche du site de ponte sensiblement plus opportuniste, par exemple) lui permettant de se maintenir jusqu'à la fructification suivante, qui n'intervient quelquefois que 8 à 10 mois plus tard. La « rareté » de *erecta* durant cette longue période de transition suffit à montrer que le coût de cette nouvelle option allocative doit être particulièrement élevé. Ce qui justifie sans doute d'une part que l'option « spécialiste » ait pu être sélectionnée et d'autre part qu'elle puisse se maintenir.

Ce que révèle *D. erecta* conduit donc à une conception assez originale de la notion de spécialiste : seules les générations disposant des fruits de la plante-hôte sont des spécialistes stricts alors que celles qui en sont privées deviennent, toutes proportions gardées, plus généralistes. L'exemple de *erecta* est, sans doute, très répandu parmi les insectes phytophages dits spécialisés. Chez les seuls *Drosophilidae*, une même « spécialisation saisonnière » se retrouve chez deux espèces du groupe *Drosophila fima* (*abron*, *fima*) inféodées pour leur reproduction aux sycones de *Ficus* ou encore chez *Zaprionus badyi* inféodé aux fleurs de *Rothmannia* et de *Crinum* qui toutes s'élevèrent (plus ou moins facilement) sur milieu standard au laboratoire (Lachaise & Tsacas, 1983).

Devenue option reproductive saisonnière, la spécialisation n'apparaît plus nécessairement comme une impasse évolutive.

Lorsqu'il s'agit de tirer des conclusions à partir de données phénologiques, les observations paraissent toujours insuffisantes. Les nôtres, qui n'échappent pas à ce reproche, portent cependant sur trois années consécutives. Des émergences de *erecta* ont été obtenues dans trois des quatre localités étudiées. Elles suggèrent que la production de syncarpes de *Pandanus* obéit à une périodicité régulière au moins dans cette région climatique de basse Côte-d'Ivoire. Ces caractéristiques phénologiques confèrent à la plante-hôte une certaine prévisibilité dans le temps pour *erecta*. Mais celle-ci ne s'exerce cependant qu'à très long terme. En effet, compte tenu du temps moyen de renouvellement des générations, qui chez *erecta* est de 13,4 jours en moyenne (Lachaise, 1983), l'exploitation des *Pandanus* ne concerne au maximum que quatre à cinq générations sur les 27 à 28 générations potentielles par an. Il se pourrait, cependant, que le renouvellement des générations s'effectue plus lentement entre deux fructifications de *Pandanus* et qu'en conséquence le nombre de générations qui se succèdent durant la période de transition soit bien plus limité.

En revanche, à cause du synchronisme inter-populations de la production de syncarpes de *Pandanus*, ces derniers représentent pour les quatre ou cinq générations concernées de *erecta* une ressource hautement prévisible dans l'espace et dans le temps.

La relation entre la prévisibilité de la plante-hôte et la spécialisation du phytophage apparaît donc comme un phénomène complexe. Lorsque la plante-hôte devient prévisible, en tant que gîte larvaire, pour plusieurs générations consécutives de la *Drosophile*, la spécialisation pour laquelle *erecta* présente sans doute des adaptations génétiques peut alors s'instaurer avec profit malgré tout ce que cela implique comme changements aux niveaux comportemental, trophique et démographique. La valeur adaptative de chacun des descendants ne se trouve vraisemblablement améliorée que chez les générations confrontées à une même ressource à forte prévisibilité. Lorsque la prévisibilité à court terme disparaît, la spécialisation n'est plus maintenue.

Au niveau de l'espèce c'est, en revanche, la prévisibilité à long terme qui lui confère son statut pérenne de spécialiste. Un hiatus portant sur une vingtaine de générations privées de fruits de *Pandanus* ne compromet pas les aptitudes génétiques de *erecta*. Aussi, une périodicité annuelle dans la fructification de la plante-hôte apparaît-elle compatible avec le maintien de la spécialisation chez un organisme phytophage qui, lui, renouvelle ses générations 20 à 25 fois plus vite. S'il arrive que des conditions climatiques exceptionnelles permettent deux fructifications consécutives de

Pandanus au cours d'un cycle annuel (comme cela s'est produit à Lamto en 1970-71), la prévisibilité de la plante-hôte ne peut qu'en être accrue et la spécialisation de la *Drosophile* renforcée.

Les observations faites sur le terrain suggèrent que les populations de *erecta* changent de mode de distribution selon que les *Pandanus* sont ou non en fruits. D'aggrégative en présence des syncarpes, elle devient aléatoire lorsqu'ils disparaissent. La question demeure, cependant, de savoir si la raréfaction de *erecta* n'est que la conséquence d'un effet de dilution ou si elle résulte d'une chute réelle des effectifs. Quoi qu'il en soit, la concentration des individus de *erecta* dans les « îlots » à *Pandanus*, lors de la fructification, impose aux populations de la *Drosophile* une distribution discrète (discontinue) avec peu — voire pas — d'intergradations entre elles.

Compte tenu des observations que nous avons pu faire de la répartition géographique des populations de *Pandanus candelabrum* en Côte-d'Ivoire, il ne fait aucun doute que de nombreux autres sites à *Pandanus* et par corollaire de populations de *D. erecta* devaient se trouver en position géographique intermédiaire entre les stations étudiées. Il n'en demeure cependant pas moins que les populations de *D. erecta* sont géographiquement séparées les unes des autres. Aussi pouvait-on penser que le flux génique liant ces populations les unes aux autres était plus restreint que chez les espèces apparentées du sous-groupe *melanogaster* dotées d'un comportement généraliste. Un début de différenciation génétique aurait pu en résulter. Les résultats des hybridations (inter-fécondité sans réduction de fertilité dans les deux sexes) ne traduisent pas cette éventualité.

Plus intéressant, parce que plus plausible comme indice d'isolement, était la possibilité d'une variation des arrangements géniques d'une population à l'autre. Dans un premier temps, nous avons pu vérifier que la souche de *erecta* originaire de Taï était dépourvue de tout polymorphisme d'inversion, comme cela avait été montré pour la souche de Lamto (Lemeunier, 1979). Dans un deuxième temps, nous avons cherché à savoir si l'arrangement des gènes des chromosomes polytènes de ces deux populations monomorphes présentait quelques différences. Cela se serait alors traduit chez les larves des hybrides de première génération par l'apparition d'inversions hétérozygotes. Or, les souches de Lamto et de Taï se sont révélées parfaitement homoséquentielles.

Si ces premiers résultats ne corroborent pas l'hypothèse d'une divergence génétique entre populations de *erecta*, ils ne l'invalident pas non plus.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier J.L. Guillaumet et L. Tsacas pour la lecture critique qu'ils ont bien voulu faire du manuscrit, les deux lecteurs anonymes pour leurs remarques pertinentes, L. Aké Assi pour les informations qu'il nous a confiées sur les *Pandanus* de Côte-d'Ivoire ainsi que R. Letouzey pour nous avoir montré les échantillons de *P. candelabrum* de l'herbier du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Addenda. — Une nouvelle mission en Côte-d'Ivoire, effectuée du 17 février au 17 mars 1983, après que le manuscrit ait été remis à l'éditeur, a permis de confirmer la validité de nos conclusions. En dépit des conditions exceptionnellement sévères de la grande saison sèche couvrant fin 1982 et début 1983, les populations de *Pandanus candelabrum* de quatre sites (Grand-Bassam, Lamto, Taï-Cavally et Sakré) ont, pour la quatrième année consécutive, fructifié de façon synchrone, rigoureusement à la même période que les trois années précédentes. Selon nos hypothèses, les syncarpes de *Pandanus* devaient atteindre la maturité vers la mi-février et commencer à tomber au sol avant la mi-mars, époque où l'on devait de ce fait logiquement assister à l'apparition de *Drosophila erecta*. Or, nos prévisions se sont parfaitement réalisées puisque, outre le remarquable synchronisme phénologique, la capture d'adultes de *D. erecta* sur syncarpes de *Pandanus* a été effective à Lamto et surtout à Taï-Cavally, une localité où elle n'avait pas encore été obtenue. Des fragments de syncarpes provenant de cette même localité ont produit par émergence 38 individus de *D. erecta*, ce qui porte à 665 le nombre d'individus de cette *Drosophila* spécialisée jamais obtenus par émergence à partir de son *Pandanus*-hôte.

AUTEURS CITÉS

- Bertrand, J.Y. & Forge, P. 1975. — Note préliminaire sur le marigot salé, affluent du Bandama (Lamto, Côte-d'Ivoire). — *Bull. liais. rech. Lamto* : 20-28.
- Bridges, C.B., 1935. — Salivary chromosome maps. — *J. Hered.*, 26 : 60-64.
- Dalziel, J.M., 1937. — The useful plants of west tropical Africa. The crown agents for the colonies, London.
- Feeny, P., 1975. — Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. — pp. 3-19, in "Coevolution of Animals and Plants", eds L.E. Gilbert & P.H. Raven. Univ. Texas Press, Austin & London.
- 1976. — Plant apparency and chemical defense. — pp. 1-40, in «Biochemical Interaction between Plants and Insects», eds J.W. Wallace & R.L. Mansell, *Recent Adv. Phytochem.*, 10. Plenum, New York & London.

- Guillaumet, J.L., 1967. — Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte-d'Ivoire). — *Mém. ORSTOM*, 20, 247 pp.
- 1973. — Formes et développement des «*Pandanus*» malgaches. — *Webbia*, 28 : 495-518.
- Hutchinson, J. & Dalziel, J.M., 1968. — Flora of west tropical Africa. Vol. III.1, F.N. Hepper, ed., The crown agents for overseas governments and administrations, Millbank, London.
- Lachaise, D., 1974. — Les drosophilidae des savanes préforestières de la région tropicale de Lamto (Côte-d'Ivoire). I. Isolement écologique des espèces affines et sympatriques; rythmes d'activité saisonnière et circadienne; rôle des feux de brousse. — *Ann. Univ. Abidjan*, 7 : 7-152.
- 1979. — Spéciation, Coévolution et Adaptation des populations de drosophilides en Afrique tropicale. — *Thèse de Doctorat d'État*, Université de Paris VI.
- 1983. — Reproductive allocation in tropical Drosophilidae : further evidence on the role of breeding-site choice. — *Am. Nat.*, 122 (sous-presse).
- Lachaise, D. & Tsacas, L., 1974. — Les drosophilidae des savanes préforestières de la région tropicale de Lamto (Côte-d'Ivoire). II. Le peuplement des fruits de *Pandanus candelabrum* (Pandaniacées). — *Ann. Univ. Abidjan*, 7 : 153-192.
- 1983. — Breeding-Sites in Tropical African Drosophilids. — In "The Genetics and Biology of *Drosophila*", eds. M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson, Vol. 3d. Academic Press, New York and London.
- Lachaise, D., Tsacas, L. & Couturier, G. 1982. — The Drosophilidae Associated with Tropical African Figs. — *Evolution*, 36 : 141-151.
- Lefèvre, G., Jr., 1976. — A photographic representation and interpretation of the polytene chromosomes of *Drosophila melanogaster* salivary glands. — In "The Genetics and Biology of *Drosophila*", eds. M. Ashburner & E. Novitski, Vol. 1a. Academic Press, New York and London.
- Lemeunier, F., 1979. — Phylogénie des espèces de *Drosophila* du sous-groupe *melanogaster* analysée par des méthodes cyrologiques et génétiques. *Thèse de Doctorat d'État*, Université de Paris VI.
- Lemeunier, F. & Ashburner, M., 1976. — Relationships within the *melanogaster* species subgroup of the genus *Drosophila* (*Sophophora*). II. Phylogenetic relationships between six species based upon polytene chromosome banding sequences. — *Proc. R. Soc. Lond. B*, 193 : 275-294.
- 1983. — Relationships within the *melanogaster* species subgroup of the genus *Drosophila* (*Sophophora*). IV. The chromosomes of two new species. — *Chromosoma* (in press).
- Monnier, Y., 1978. — Végétation. — pp. 16-18, in «Atlas de Côte-d'Ivoire», eds P. Vennetier, G. Laclavere, A.F. Barry-Battesti. Les Atlas Jeune Afrique, Éditions J.A., Paris.
- Pianka, E.R., 1974. — Evolutionary Ecology. — Harper & Row, New York, Evanston, San Francisco, London.
- Rhoades, D.F. & Cates, R.G., 1976. — Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. — pp. 168-213, in "Biochemical Interaction between Plants and Insects, eds J.W. Wallace & R.L. Mansell, *Recent Adv. Phytochem.*, 10. Plenum, New York & London.
- Schmitz, A., 1971. — La végétation de la plaine de Lubumbashi (Haut-Katanga). — *Publ. I.N.E.A.C., sér. Sci.*, 113 : 388 pp.
- Schnell, R., 1971. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les problèmes généraux. Vol. II : Les milieux; les groupements végétaux. Gauthier-Villars, Paris : 951 pp.
- 1976. — La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. In «Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux», Vol. 3, Gauthier-Villars, Paris, 459 pp.
- Stone, B.C., 1967. — Carpel number as a taxonomic criterion in *Pandanus*. — *Amer. Jour. Bot.*, 54 : 939-944.
- 1973. — A synopsis of the African species of *Pandanus*. — *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 60 : 260-272.
- Tsacas, L., 1979. — Contribution des données africaines à la compréhension de la biogéographie et de l'évolution du sous-groupe *Drosophila* (*Sophophora*) Sturtevant (Diptera, Drosophilidae). — *C. R. Soc. Biogéogr.*, 480 : 29-51.
- Tsacas, L. & Lachaise, D., 1974. — Quatre nouvelles espèces de la Côte-d'Ivoire du genre *Drosophila*, groupe *melanogaster*, et discussion de l'origine du sous-groupe *melanogaster* (Diptera : Drosophilidae). — *Ann. Univ. Abidjan*, 7 : 195-211.
- Tsacas, L., Lachaise, D. & David, J.R., 1981. — Composition and Biogeography of the Afrotropical Drosophilid Fauna. — pp. 197-259, in "The Genetics and Biology of *Drosophila*", eds M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson, J.R., Vol. 3a. Academic Press, London & New York.
- Vouidibio, J. — Recherches sur les Drosophilidae du Mayombe. I. Inventaire préliminaire des espèces. La forêt de Dimonika 1. — (sous presse).