INFLUENCE DU CHOIX ALIMENTAIRE SUR LA FÉCONDITÉ ET LE DÉVELOPPEMENT LARVAIRE DES *CARYEDON* DES LÉGUMINEUSES (COLEOPTERA : BRUCHIDAE) AU SÉNÉGAL

Alex DELOBEL, Maurice TRAN & Mbacké SEMBENE

Institut de Recherche pour le Développement / Institut de Technologie Alimentaire, B.P. 2765, Dakar, Sénégal

Résumé. – Les espèces ouest-africaines du genre *Caryedon* Schönherr se nourrissent au stade larvaire des graines de Combretaceae et de Légumineuses. Cette étude rend compte de la fécondité des femelles de six espèces inféodées aux Caesalpinioideae et aux Mimosoideae en présence des graines de 15 espèces de Légumineuses, en l'absence de choix. Le développement des larves issues de ces pontes est analysé, et comparé aux résultats d'échantillonnages de graines réalisés dans la zone sahélienne. Chez 3 des 6 espèces de *Caryedon*, la fécondité des femelles est plus élevée en présence de leurs hôtes naturels que de graines n'appartenant pas à leur spectre alimentaire, tandis qu'aucune différence n'est observée chez les trois autres espèces. Les performances larvaires sont très variables. Dans la majorité des cas, les larves meurent au premier stade, souvent dans le tégument. Dans un certain nombre de cas, la larve parvient à achever son développement post-embryonnaire dans des graines qui lui sont étrangères, ce qui témoigne d'une disjonction entre préférence des femelles et possibilités de développement larvaire. La prise de nourriture dans des graines de Mimosoideae (sauf celles de *Prosopis africana*) provoque la mort des larves de *Caryedon* des Caesalpinioideae ; cependant l'inverse n'est pas vrai, ce qui suggère la possibilité que le régime ancestral des *Caryedon* des Légumineuses ait été constitué d'espèces primitives de Mimosoideae.

Abstract. – **Influence of food choice on fecundity and larval development in Leguminosae feeding *Caryedon* (Coleoptera : Bruchidae) in Senegal**. – In West Africa, larvae of the genus *Caryedon* Schönherr feed in the seeds of Combretaceae and Leguminosae. The present study is an account of the fecundity of six species feeding in Leguminosae (Caesalpinioideae and Mimosoideae) in a no-choice situation. The development of larvae is analyzed and compared with the results of seed sampling throughout the Sahelian region. In three of the six *Caryedon* species, fecundity is higher in the presence of their usual host seeds than in the presence of seeds which are not part of their diet. No difference exists in the other three species. Larval performance is quite variable. In most cases, larvae die in the first instar, often within the seed coat. In a number of cases, they manage to complete their development in seeds which are not part of their normal diet, indicating a lack of agreement between preference of the females and possibilities of larval development. Feeding in the seeds of Mimosoideae, except those of *Prosopis africana,* causes the death of larvae of all Caesalpinioideae feeders. The reverse is not true, which suggests that the ancestral diet of Leguminosae feeders in the genus *Caryedon* may have consisted of primitive Mimosoideae seeds.

On connaît le rôle central joué par la constitution chimique des végétaux (nutriments et substances allélochimiques) dans l'évolution de la spécificité alimentaire des insectes aussi

Manuscrit accepté le 10-I-2000.

bien que son rôle actuel dans le maintien ou la variation des spectres alimentaires. Des désaccords subsistent cependant sur la place qu'il faut accorder à d'autres facteurs (ennemis naturels, écologie de la plante, contraintes génétiques entre choix du site de ponte et performance larvaire, etc.) et à la manière dont la chimie des plantes et l'évolution des insectes ont pu s'influencer mutuellement (PESSON, 1980 ; GILLON, 1986 ; THOMPSON, 1988). Certains auteurs considèrent la spécialisation alimentaire comme résultant de l'exploitation d'avantages sélectifs dans l'utilisation de la nourriture (découverte de l'hôte et reconnaissance des partenaires sexuels facilitées, réduction du coût de l'adaptation à des composés secondaires multiples, protection contre des ennemis naturels polyphages) ; une autre hypothèse présente au contraire la spécialisation comme un « cul-de-sac évolutif », où aboutiraient des espèces prédisposées génétiquement à la spéciation, donc à l'isolement reproductif (BERNAYS & GRAHAM, 1988 ; BERENBAUM, 1990). Le sens de l'évolution, que l'on suppose généralement aller de la polyphagie vers la sténophagie, est lui-même discuté (JERMY, 1984 ; FUTUYMA & MORENO, 1988 ; JOHNSON *et al.*, 1996 ; THOMPSON, 1998).

La plupart des espèces de Bruchidae sont dotées d'un régime alimentaire étroitement spécialisé, et la spécificité envers une sous-famille, un genre ou un groupe d'espèces botaniques est la règle (JOHNSON, 1980, 1981). En Afrique occidentale, la moitié des dix-huit espèces connues de *Caryedon* Schönherr vit dans des graines de Légumineuses : quatre sur Caesalpinioideae, cinq sur Mimosoideae, l'autre moitié dans des fruits de Combretaceae. Le régime alimentaire de ces bruches est caractérisé par un degré de spécialisation élevé puisqu'on ne rencontre leurs larves dans la nature que dans les graines d'un nombre réduit de plantes hôtes, appartenant à un seul genre (espèces monophages) ou à des genres très voisins (espèces oligophages) (PREVETT, 1965 ; DELOBEL *et al.*, 1995 ; DELOBEL, 1997).

Comme chez tous les insectes dont les larves ne recherchent pas activement leur nourriture, l'expression actuelle du résultat de l'évolution concomitante plantes/insectes repose probablement dans une large mesure chez les *Caryedon* sur le choix du site de ponte par la femelle. La liaison entre gènes de préférence (choix de la plante-hôte lors de la phase d'oviposition) et gènes de performance (survie et vitesse de développement de la larve, poids et fécondité de la descendance) est une hypothèse souvent admise (BUSH & DIEHL, 1982 ; VIA, 1986 ; FUTUYMA & MORENO, 1988 ; ERNST, 1993 ; BJÖRKMAN, 1997). Pourtant, l'adéquation entre le choix par la femelle du site de ponte et le succès du développement larvaire n'est pas toujours démontrée. D'une part, des travaux comme ceux de WASSERMAN & FUTUYMA (1981) et FOX (1993) sur *Callosobruchus maculatus* ou JAENIKE (1989) sur *Drosophila tripunctata* montrent une corrélation faible ou nulle entre préférence de la femelle et survie ou développement larvaire. D'autre part, il est de multiples exemples de plantes non exploitées (parce qu'elles contiennent des substances répulsives envers la femelle) alors qu'elles conviennent au développement larvaire des insectes (BERNAYS & CHAPMAN, 1987), ou inversement de plantes toxiques dépourvues de substances répulsives (voir par exemple JOHNSON *et al.*, 1996).

Dans la nature, les femelles de *Caryedon longispinosus auct.* commettent des « erreurs » en déposant leurs œufs sur des graines de plantes qui ne font pas partie de leur spectre d'hôtes actuel, et qui ne donnent pas lieu à un développement post-embryonnaire normal (DELOBEL *et al.*, 1995). Plus étonnant encore, il arrive à la femelle de *Caryedon acaciae* (Gyllenhal), qui pond normalement au sol sur les graines d'*Acacia sieberiana*, de déposer une partie de ses œufs sur des cailloux présentant une taille, une forme et une texture proches des graines de son hôte habituel (DELOBEL, non publié). Un tel comportement, d'une grande importance dans une perspective évolutive, a été mis en évidence chez d'autres Bruchidae (JOHNSON, 1988 ; SIEMENS *et al.*, 1991), et tout laisse à penser que sa fréquence est loin d'être négligeable. Pour que le spectre d'hôtes d'espèces ayant ce type de comportement ne soit pas en constant élargissement, il est nécessaire qu'il soit maintenu dans des limites strictes par des mécanismes provoquant soit l'évitement par les larves (barrière physique, substances déterrentes), soit leur mort ou la production d'adultes inféconds dans les graines ne faisant pas partie du spectre trophique de l'espèce.

Le présent travail est une tentative d'analyse de ces mécanismes au sein d'un complexe d'espèces sympatriques provenant du Sénégal. Nous avons cherché, par des expériences

FICHE DESCRIPTIVE

A joindre à tout envoi de document

à: Fonds Documentaire ORSTOM
Cellule de Collecte
72, route d'Aulnay
93143 BONDY cedex

Auteur(s) : A. DELOBEL, TRAN M., SEMBENE M.

Titre original	Influence du choix alimentaire sur la fécondité et le développement larvaire des *Caryedon* des Légumineuses (Coleoptera: Bruchidae) au Sénégal. Annales de la Société entomologique de France 36 (1): 61-73.
Titre en Anglais	Influence of food choice on fecundity and larval development in Leguminosae feeding *Caryedon* (Coleoptera : Bruchidae) in Senegal
Mots clés matières (10 au plus)	arachide, bruche, Sénégal, ponte, graine, régime alimentaire, légumineuse, développement larvaire
Résumé en français (150 mots maximum)	Cette étude rend compte de la fécondité de six espèces de *Caryedon* inféodées aux Caesalpinioideae et aux Mimosoideae en présence des graines de 15 espèces de Légumineuses. Chez 3 espèces de *Caryedon*, la fécondité est plus élevée sur graines de leurs hôtes naturels, mais ce n'est pas le cas chez les trois autres. Dans la majorité des cas, la larve meurt au premier stade, souvent dans le tégument. Dans certains cas, la larve parvient à achever son développement dans des graines "étrangères", ce qui témoigne d'une disjonction entre préférence des femelles et performance larvaire. La possibilité que le régime ancestral des *Caryedon* des Légumineuses ait été constitué d'espèces primitives de Mimosoideae est discutée.
Résumé en Anglais	The present study is an account of the fecundity of six species of Caesalpinioideae and Mimosoideae feeding *Caryedon* in the seeds of 15 Leguminous species. In 3 Caryedon species, fecundity is higher in the presence of their usual host seeds, but it is not the case in the other 3 species. In most cases, larvae die in the first instar, often within the seed coat. In a number of cases, they manage to complete their development in seeds, which are not part of their normal diet, indicating a lack of agreement between preference of the females and possibilities of larval development. The possibility that the ancestral diet of Leguminous feeders in the genus Caryedon may have consisted of primitive Mimosoideae seeds is discussed.

conduites au laboratoire et par des échantillonnages sur le terrain, à mettre en évidence les limites de la plasticité du spectre trophique de quelques espèces de *Caryedon* afin de comprendre la nature de cette plasticité, simple « bruit de fond » ou réalité plus profonde, ancrée dans l'évolution elle-même.

Nous limitons volontairement notre propos à l'étude des relations entre bruches et graines ; les femelles n'ont cependant des graines à leur disposition qu'après la déhiscence des gousses ou leur désagrégation. Pendant une partie de l'année, c'est donc sur des gousses, parfois même avant leur maturation complète (GAGNEPAIN & RASPLUS, 1989), qu'a lieu la ponte. La nature des mécanismes liant les femelles de *Caryedon* aux gousses de Légumineuses reste à élucider.

Matériel biologique et méthodes

Trois clades ont été identifiés au sein du genre *Caryedon* (SILVAIN & DELOBEL, 1998) : l'un associé aux Combretaceae, les deux autres aux Légumineuses Mimosoideae et Caesalpinioideae. Les *Caryedon* des Combretaceae constituent un groupe phylogénétiquement très individualisé par rapport aux *Caryedon* des Légumineuses, et la ponte des espèces appartenant à ce groupe s'est avérée impossible sur graines de Légumineuses (DELOBEL, non publié). Nous avons choisi parmi les deux clades inféodés aux Légumineuses trois espèces appartenant au groupe des *Caryedon* des Mimosoideae : *C. excavatus auct.* ; *C. longispinosus auct., C. mauritanicus auct.*, et trois espèces appartenant au groupe des *Caryedon* des Caesalpinioideae : *C. pallidus* (Olivier), *C. crampeli* (Pic), *C. serratus* (Olivier). Nous avons estimé le spectre trophique de ces six espèces d'après des données bibliographiques (NONGONIERMA, 1978 ; DECELLE, 1979 ; DELOBEL *et al.*,1995) et par des récoltes complémentaires de graines des plantes-hôtes en différentes régions du Sénégal réalisées entre 1995 et 1999.

Nous avons étudié la ponte et le développement de ces six espèces de *Caryedon* sur les graines de 15 espèces de Légumineuses. Sept d'entre elles appartiennent à la sous-famille des Caesalpinioideae (cinq espèces indigènes : *Bauhinia rufescens, Cassia occidentalis, C. sieberiana, Piliostigma reticulatum, Tamarindus indica* et deux espèces introduites : *Delonix regia* et *Parkinsonia aculeata*) ; sept sont des Mimosoideae indigènes (*Acacia macrostachya, A. nilotica, A. raddiana, A. senegal, A. sieberiana, Faidherbia albida* et *Prosopis africana*) ; *Arachis hypogaea,* l'arachide, plante d'origine américaine, appartient à la sous-famille des Papilionoideae. Six plantes-hôtes possèdent des gousses déhiscentes ou partiellement déhiscentes : *A. macrostachya, A. raddiana, A. senegal, A. sieberiana, C. occidentalis, D. regia.* Les neuf autres ont des gousses indéhiscentes. A l'issue de leur développement, les larves quittent généralement leur hôte pour construire un cocon de nymphose dans le sol ; une partie des larves tisse cependant ce cocon à l'intérieur de la graine ou de la gousse.

Les gousses ont été récoltées à maturité dans la région de Kaolack, au Sénégal. Après écossage, ne sont gardées que les graines présentant une taille et une forme normales (les graines rongées par un insecte, avortées ou malformées sont rejetées) ; elles sont ensuite conservées à –18°C jusqu'à une semaine avant utilisation. Pour chaque espèce végétale, 10 graines sont disséquées et le poids de leurs parties constitutives (tégument, endosperme et embryon) est mesuré.

Les insectes ont été récoltés, généralement au stade larvaire, dans les graines de leurs plantes-hôtes dans les régions de Thiès et Kaolack pendant les saisons sèches de 1996 et 1997, et maintenus en élevage sur graines de *Bauhinia rufescens (C. crampeli), Cassia occidentalis (C. pallidus), Arachis hypogaea (C. serratus), Faidherbia albida (C. excavatus), Acacia raddiana (C. longispinosus), A. senegal (C. mauritanicus).*

Cinq femelles de chaque espèce, âgées de moins de 48 heures et préalablement accouplées, sont mises en présence de 20g de graines dans une boîte de Pétri de 9 cm de diamètre, sans eau ni nourriture. L'expérience se déroule à température ambiante, entre 21 et 31°C et 45 à 95% d'humidité relative. Trois répétitions sont effectuées. La fécondité est mesurée à la mort des femelles, au bout de 2 à 4 semaines en général, par comptage des œufs blancs (éclos) et translucides (infertiles, consommés par les femelles ou morts). Une graine est considérée comme « infestée » si une larve néonate a pénétré dans la graine ou a au moins tenté de le faire en laissant à la surface du tégument la trace de ses mandibules.

Une partie des œufs est déposée sur la paroi des boîtes de Pétri : 2,6% chez *C. crampeli*, 13,2% chez *C. pallidus*, 7,2% chez *C. serratus*, 4,2% chez *C. excavatus*, 2% chez *C. longispinosus* et 5% chez *C. mauritanicus*. Si ces chiffres fournissent une indication de la capacité de ces espèces à s'affranchir du substrat végétal, ils nous renseignent peu sur la réponse des femelles à la présence de la plante-hôte. Nous ne tenons donc pas compte de ces œufs dans l'analyse qui suit.

Les graines portant des œufs éclos sont maintenues dans les mêmes conditions que précédemment pendant 90 jours ou jusqu'à la sortie des larves du 4e et dernier stade, suivie du tissage du cocon. L'émergence des adultes est considérée comme critère nécessaire et suffisant du succès du développement préimaginal. Un échantillon de 30 graines infestées mais n'ayant produit aucun adulte est disséqué sous la loupe binoculaire afin de déterminer par mensuration de la largeur de la capsule céphalique le stade atteint par les larves au moment de leur mort ; la position de la capsule céphalique par rapport aux différentes parties constitutives de la graine est relevée.

RÉSULTATS

L'endosperme, constitué de polysaccharides, est partiellement ou entièrement consommé par la larve des *Caryedon* ; il est présent dans les graines de Caesalpinioideae (sauf *T. indica*) et chez *P. africana*. Par contre le tégument est toujours délaissé, si l'on excepte le tunnel creusé par la larve néonate pour atteindre l'embryon. Le poids de matière consommable (tab. 1) est donc la somme des poids de l'endosperme et de l'embryon ; il est plus variable chez les Caesalpinioideae que chez les Mimosoideae, tandis que l'arachide se distingue par un poids consommable particulièrement élevé.

Tableau 1. – Poids frais et poids de matière consommable (mg) des graines des différentes espèces testées. Le poids frais correspond au poids moyen d'une graine mesuré à partir d'un échantillon de 120 à 320 g de graines ; lepoids consommable est une moyenne mesurée sur 10 graines.

	Poids frais	Poids consommable
A. macrostachya	80,3	59,8
A. nilotica	167,4	72,5
A. raddiana	77,3	36,9
A. senegal	74,8	50,8
A. sieberiana	191,6	81,3
F. albida	100,1	69,6
P. africana	143,3	87,1
B. rufescens	104,8	59,3
C. occidentalis	16,7	12,9
C. sieberiana	111,9	74,1
Delonix regia	436,4	224,9
P. aculeata	89,2	46,6
P. reticulatum	117,6	68,9
T. indica	390,2	261,5
A. hypogaea	473,9	458,7

Dans les conditions expérimentales, *C. longispinosus* est l'espèce la plus féconde, *crampeli* et *pallidus* les moins fécondes (tab. 2). Chaque lot de graines de Mimosoideae reçoit en moyenne 61 œufs, chaque lot de graines de Caesalpinioideae 69 œufs (pour 5 femelles ; différence non significative). Il n'existe pas de corrélation significative entre la fécondité des *Caryedon* et le poids des graines qui leur sont offertes (pour les six espèces ensemble, $r = 0,088$; la meilleure corrélation individuelle est obtenue par *C. longispinosus* : $r = 0,28$; valeur critique à $P = 0,05$ et 13 d.d.l. : 0,51).

La comparaison des pontes selon la sous-famille botanique montre que chez *C. serratus* la fécondité est significativement plus élevée ($P<0,01$) en présence de graines de Caesalpinioideae que de Mimosoideae ; pour les autres espèces, on n'observe pas de différence significative. La situation est plus tranchée si l'on examine les fécondités en présence de graines exploitées ou non dans la nature (tab. 3). Les 6 espèces ont une fécondité plus élevée en présence de graines qu'elles exploitent dans la nature ; cependant la différence n'est significative que pour 3 d'entre elles : *C. crampeli, pallidus* et *longispinosus*. Le phénomène est particulièrement marqué chez *C. pallidus*, dont les femelles pondent environ 4 fois plus sur *C. occidentalis* que sur l'ensemble des autres graines.

Tableau 2. – Fécondité des femelles de 6 espèces de *Caryedon* en présence de graines de 15 espèces de Légumineuses et pourcentages de graines « infestées », c'est-à-dire contenant une larve ou montrant en surface des signes de morsure. La fécondité correspond au nombre moyen d'œufs déposés par 5 femelles de bruche en présence de 20g de graines (moyennes de 3 répétitions). Les moyennes suivies d'une même lettre ne sont pas significativement différentes entre elles au seuil P = 0,05 (test de Newman-Keuls).

	C. crampeli		*C. pallidus*		*C. serratus*		*C. excavatus*		*C. longispinosus*		*C. mauritanicus*		Toutes bruches
	Pontes	% graines infestées	Pontes	% graines infestées	Pontes	% graines infestées	Pontes	% graines infestées	Pontes	% graines infestées	Pontes	% graines infestées	Pontes
A. macrostachya	1,4	*<1*	13	*2*	12,3	*5*	56	*12*	42	*11*	81	*22*	34,3 e
A. nilotica	19,3	*13*	9	*5*	22	*11*	77,7	*30*	130,3	*49*	90,7	*21*	58,2 cde
A. raddiana	29,7	*11*	46,7	*2*	78	*15*	82	*20*	178,3	*60*	118,7	*31*	88,9 ab
A. senegal	14,3	*2*	15,3	*<1*	15,3	*5*	69,7	*15*	103,3	*25*	75,3	*31*	48,9 de
A. sieberiana	12,3	*11*	16	*2*	21,3	*9*	78	*46*	186	*94*	55	*34*	61,4 bcde
F. albida	41	*21*	40	*6*	49,7	*20*	97,7	*14*	79	*24*	126,3	*39*	72,3 abcd
P. africana	28	*13*	0,7	*<1*	72	*8*	113,7	*34*	124,3	*48*	64,7	*18*	67,2 bcd
B. rufescens	44,7	*20*	0,7	*<1*	65,3	*25*	169	*48*	178,7	*68*	129,7	*30*	98,0 a
D. regia	35	*59*	33,7	*<1*	182,3	*<1*	22,3	*<1*	2	*<1*	64,7	*<1*	56,7 cde
C. occidentalis	9	*1*	77,3	*13*	3	*<1*	36,3	*3*	52	*2*	29,7	*1*	34,6 e
C. sieberiana	49	*21*	23	*3*	50	*26*	115	*34*	154,7	*62*	117,7	*34,3*	84,9 abc
P. aculeata	22,3	*17*	34	*1*	146	*9*	140,3	*<1*	74,7	*4*	41	*4*	76,4 abc
P. reticulatum	37,3	*16*	2,7	*1*	51,3	*29*	120,7	*39*	136	*52*	87,7	*47*	72,6 abcd
T. indica	32,3	*43*	15	*5*	72,3	*74*	119,7	*79*	74	*42*	47	*33*	60,1 bcde
A. hypogaea	16,7	*9*	0	*0*	87,7	*61*	54,3	*67*	84,7	*19*	19,3	*29*	36,3 e
Toutes graines	26,2 c		21,8 c		61,9 b		90,2 ab		106,7 a		76,6 ab		

La fécondité des *Caryedon* exploitant dans la nature des Légumineuses à gousses déhiscentes (*C. longispinosus, C. mauritanicus* et *C. pallidus*) est en moyenne de 68,3 œufs pour 5 femelles, valeur non significativement supérieure à celle des *Caryedon* exploitant des gousses indéhiscentes (*C. crampeli, C. excavatus* et *C. serratus*) : en moyenne 59,4 œufs pour 5 femelles.

Tableau 3. – Fécondité moyenne des femelles de 6 espèces de *Caryedon,* soit en présence de graines de Légumineuses exploitées par les bruches dans la nature, soit en présence de graines non exploitées. Les chiffres sont les moyennes établies pour 5 femelles de bruche en présence de 20 g de graines (moyennes de 3 répétitions). Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre d'espèces de Légumineuses testées.

	Graines exploitées		Graines non exploitées	
C. crampeli	39,8*	(4)	20,7*	(11)
C. pallidus	77,3**	(1)	17,4**	(14)
C. serratus	65,3	(5)	60,2	(10)
C. excavatus	97,7	(1)	89,6	(14)
C. longispinosus	178,3***	(1)	102,9***	(14)
C. mauritanicus	82,3	(3)	75,1	(12)

* : différence significative au seuil P=0,05 ; ** : différence significative au seuilP=0.01 ;
*** : différence significative au seuil P=0.001 (test de Newman-Keuls)

Le développement post-embryonnaire s'interrompt avant le stade nymphal dans 61% des cas (55 sur 90). Dans la majorité des situations (48 cas sur 90), la mort survient au cours du 1er stade, tandis que dans les 7 autres cas certaines larves atteignent les 2e, 3e ou 4e stades (tab. 4). Notons que l'on n'observe aucun cas d'agression entre larves du 1er stade, et très rare-

Tableau 4. – Stade ultime de développement atteint par les différentes espèces de *Caryedon* dans les graines de 15 espèces de Légumineuses. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre moyen d'adultes obtenus pour 100 graines infestées (lots de 5 femelles sur 20 g de graines, 3 répétitions).

	Caryedon crampeli	***Caryedon pallidus***	***Caryedon serratus***	***Caryedon excavatus***	***Caryedon longispinosus***	***Caryedon mauritanicus***
A. macrostachya	lv1 (emb)	lv1 (tég)	lv1(tég-emb)	lv1 (emb)	lv2	**AN**(83)
A. nilotica	lv1 (tég-emb)	lv1 (tég)	lv1(tég-emb)*	lv1 (tég)	**AL**(56)	lv4***
A. raddiana	lv1 (emb)	lv1(tég)	lv1 (tég-emb)	lv1 (emb)	**AN**(90)	lv3
A. senegal	lv1 (emb)	lv1(emb)	lv1(emb)	**AL**(5)	lv1 (tég-emb)*	**AN**(58)
A. sieberiana	lv2	lv1 (tég)	lv1(tég-emb)	lv1 (tég)	**AL**(50)	lv1 (tég-emb)
F. albida	lv1(tég-emb)	lv1 (tég)	lv1 (emb)	**AN**(85)	lv1 (tég)	lv2
P. africana	**AN** (84)	lv2	**AN-AL**(3)*	lv1 (tég)	lv1 (tég-emb)	lv1 (tég-endo)
B. rufescens	**AN**(69)	lv1 (tég)	**AN**(83)	lv3	**AL**(11)	lv1 (endo-emb)
D. regia	lv1 (tég)	lv1 (tég)	lv1 (tég)	lv1 (tég)	lv1 (tég)	lv1 (tég)
C. occidentalis	**AL**(23)	**AN**(89)	lv1 (endo-emb)	lv1 (tég-endo)	lv1 (tég-endo)	lv1(endo-emb)
C. sieberiana	**AN**(95)	**AL**(93)	**AN**(44)	**AL**(10)	**AL**(40)	**AL**(27)
P. aculeata	lv1 (tég)	lv1 (tég)	**AL**(13)	lv1 (tég)	**AL**(100)	lv1 (tég)
P. reticulatum	**AN**(74)	**AL**(67)	**AN**(90)	**AL**(14)	**AL**(35)	lv2
T. indica	lv1 (emb)	lv1 (tég)	**AN**(89)	lv1 (tég-emb)	**AL**(4)	lv1(tég-emb)
A. hypogaea	**AL**(45)	**AL****	**AN**(94)	**AL**(51)	**AL**(54)	**AL**(23)

lv1, 2, 3, 4 : premier, second, troisième et quatrième stades larvaires. **AN** : adultes observés dans la nature. **AL** : adultes obtenus au laboratoire en situation de non-choix. Localisation de la capsule céphalique de la larve du 1er stade au moment de sa mort : tég - dans le tégument de la graine ; endo - dans l'endosperme ; emb - dans l'embryon (les larves des stades 2, 3 et 4 meurent toujours dans l'embryon).
* : relation signalée dans la littérature, mais non observée par nous.
** : aucune ponte observée ; l'infestation artificielle permet un développement complet jusqu'à l'imago.

ment entre larves plus âgées, ce qui exclut pratiquement tout biais lié à l'existence d'une compétition interlarvaire. Parmi toutes les bruches mortes au cours du 1er stade larvaire dans l'en-

semble des graines (hormis *D. regia* et *P. aculeata*), 61% ont la capsule céphalique au niveau du tégument ou de l'endosperme ; 39% ont atteint l'embryon. Dans 26% des couples bruche-Légumineuse chez lesquels la mort des larves se produit au 1er stade, c'est l'ensemble des larves qui meurt dans le tégument ; dans 57% des cas, une partie de celles-ci meurt dans le tégument ou l'endosperme tandis que les autres meurent dans l'embryon ; ce n'est que dans 17% des cas que la mort de la totalité des larves se produit dans l'embryon. Au total, le développement post-embryonnaire parvient à son terme dans 35 cas sur 90. Dans 14 cas (tab. 4, indication « AN »), il s'agit d'une relation bruche-Légumineuse dont l'existence est connue dans la nature, mais dans les 21 autres cas (tab. 4, indication « AL »), il s'agit d'une situation inédite, observée uniquement au laboratoire. Les graines de *C. sieberiana* et *A. hypogaea* permettent le développement des six espèces de *Caryedon* ; celles de *A. macrostachya, A. raddiana* et *F. albida* ne permettent le développement que de l'espèce qui les exploite dans la nature ; celles de *D. regia* s'opposent à toute pénétration. Les autres graines permettent le développement d'au moins une espèce qui ne leur est pas associée dans la nature.

Le couple *C. serratus-P. africana* pose un problème particulier : son existence a été signalée en Gambie par CONWAY (1983). Cependant DELOBEL *et al.* (1995), dans une région du Sénégal frontalière de la Gambie, n'ont pas obtenu *C. serratus* mais *C. crampeli* des gousses de *P. africana*. Le fait que CONWAY ne mentionne pas l'existence de *C. crampeli* laisse supposer une possible confusion entre ces deux espèces. D'autre part, plusieurs tentatives d'élevage de *C. serratus* sur gousses de *P. africana* au laboratoire se sont révélées infructueuses. Ces échecs pourraient être liés à l'épaisseur inhabituelle du parenchyme de la gousse de *P. africana*, et au faible taux (3%) de succès du développement larvaire constaté lors des élevages sur graines. Dans deux autres cas, le développement larvaire est impossible au laboratoire, alors que la relation est signalée dans la littérature, ce qui laisse supposer soit une erreur d'identification, ce qui est probablement le cas de *C. serratus* sur *A. nilotica,* mentionné par EL ATTA (1993) et SINGAL & TOKY (1990), soit une erreur de manipulation, dans le cas de *C. longispinosus* sur *A. senegal*, mentionné par NONGONIERMA (1978).

Sur graines de *Delonix regia* et *Parkinsonia aculeata*, l'éclosion se produit généralement à travers la paroi latérale du chorion. La grande majorité des larves néonates quitte la surface de la graine et meurt sans être parvenue à entamer la cuticule, même si dans un petit nombre de cas, on constate que celle-ci a été rongée très superficiellement (en particulier chez *C. crampeli*). Seul un faible pourcentage des larves néonates de *C. longispinosus* et *C. serratus* parvient à traverser le tégument de *P. aculeata* pour atteindre l'embryon.

DISCUSSION

Influence de la nature de la graine sur la fécondité

Il convient de noter tout d'abord que la comparaison des fécondités des six espèces de *Caryedon* sur les graines de chaque espèce végétale doit être examinée avec prudence car les valeurs obtenues dépendent du choix des Légumineuses utilisées et de l'état physiologique des femelles. Il faut aussi tenir compte de l'origine des populations, en particulier de l'hôte sur lequel elles ont été prélevées (JAENIKE, 1990), et de leur origine géographique (voir par exemple OFUYA & CREDLAND, 1995), qui risquent fort d'avoir une influence sur le comportement des femelles au laboratoire.

L'effet de la graine-hôte sur la fécondité des femelles a été décrit chez plusieurs bruches des Légumineuses alimentaires (bibliographie dans HAMRAOUI & REGNAULT-ROGER, 1995). Dans le genre *Caryedon*, cet effet apparaît d'importance variable selon les espèces : très marqué chez *C. pallidus*, il est au contraire faible, voire inexistant chez *C. serratus, C. excavatus* et *C. mauritanicus.* On peut supposer que chez ces trois espèces il n'y a pas identification de la graine-hôte ou encore que les mécanismes empêchant ou retardant le dépôt des œufs en l'absence du substrat adéquat sont insuffisants. *C. serratus, C. excavatus* et *C. mauritanicus* sont ainsi des candidats potentiels à l'élargissement de leur spectre trophique. L'absence d'effet de

la graine d'arachide sur la fécondité de *C. serratus*, espèce oligophage, a effectivement été démontrée (DELOBEL, 1989) ; en revanche, l'hypothèse ne se vérifie pas dans le cas de *C. excavatus* et *C. mauritanicus*, qui sont monophages.

Il est vraisembable que le spectre de molécules allélochimiques perçu par les femelles joue un rôle majeur dans la reconnaissance des graines-hôtes. Cependant, des caractéristiques physiques peuvent être à l'origine des différences de fécondité observées, en particulier la taille des graines (JANZEN, 1977). L'absence de corrélation constatée entre poids de la graine et fécondité ne doit pas cacher la possibilité que, dans des cas extrêmes, la taille de la graine ait une influence réelle. C'est ainsi que les graines de *C. occidentalis,* qui sont très petites, mais aussi les graines d'arachide qui sont très grosses, reçoivent généralement un faible nombre d'œufs. De manière similaire, les graines de deux Caesalpinioideae indigènes non étudiées ici, *Cassia mimosoides* et *Cassia nigricans*, ne sont attaquées dans la nature par aucun *Caryedon*. La taille réduite de ces graines (qui pèsent respectivement 3,7 et 5,2 mg) est probablement un facteur déterminant du rejet des femelles.

La texture de surface du tégument semble d'une importance mineure : des graines à cuticule particulièrement lisse comme celles de *C. sieberiana* et *D. regia* ne reçoivent pas moins d'œufs que d'autres au tégument moins lisse ou plus tourmenté comme *T. indica* ou *A. macrostachya*. Certaines observations (RAINA, 1971 ; NWANZE & HORBER, 1976) montrent néanmoins que des différences de rugosité ou d'ornementation du tégument induisent entre cultivars de pois chiche ou de niébé des différences de fécondité (y compris en l'absence de choix) chez des femelles de *Callosobruchus maculatus* (F.). Il est donc possible que l'éventail de textures tégumentaires offert aux femelles dans nos expériences ne soit pas suffisamment large pour révéler des différences de fécondité.

Notons enfin que l'utilisation de graines, et non de gousses, au cours de cette expérimentation ne semble avoir que peu ou pas d'effet sur la fécondité des espèces qui ne disposent dans la nature de graines que tardivement, après désagrégation de la paroi des gousses. Ceci milite en faveur de la nature chimique davantage que physique des mécanismes en jeu dans l'identification des gousses et des graines.

Influence de la nature des graines sur le développement larvaire

Nos résultats font apparaître deux types de situations au regard des relations existant entre les observations de terrain et les possibilités de développement larvaire au laboratoire.

Situations d'accord entre données de terrain et de laboratoire :

C'est le cas de 76% des couples bruche-Légumineuse (68 sur 90). Pour 14 de ces couples (tab. 4), le développement larvaire s'accomplit normalement dans les deux situations : les taux de succès du développement larvaire au laboratoire sont compris entre 69 et 95%, sauf dans le cas de *C. serratus* sur graines de *Cassia sieberiana*, où 44% des graines infestées produisent un adulte. Ce score relativement faible est à mettre en relation avec l'existence chez *C. serratus* de populations liées à l'hôte nettement différenciées. Les populations utilisées au cours de cette étude provenaient de l'arachide et étaient donc étroitement apparentées à celles du *Piliostigma*, mais très éloignées génétiquement de celles du *Cassia* (SEMBÈNE & DELOBEL, 1998).

Pour 54 couples bruche-Légumineuse, on constate l'échec du développement post-embryonnaire au laboratoire comme dans la nature ; le plus souvent, cet échec peut être attribué au tégument. Le tégument séminal des Légumineuses, riche en tanins et en lignine, est souvent présenté comme une « barrière » de nature chimique ou mécanique contre la pénétration des larves de bruches non adaptées (RAINA, 1971 ; DOBIE *et al*, 1990 ; BOUGHDAD *et al.*, 1986). Les graines de *D. regia* et à un moindre degré celles de *P. aculeata*, deux espèces exogènes, sont caractérisées par la compacité de la couche tégumentaire externe ou couche de Malpighi. Les graines de *P. aculeata* présentent en certaines zones une couche de Malpighi moins compacte, qu'une faible proportion de larves néonates de *C. serratus* et *C. longispinosus* parviennent à traverser. Cette observation est à rapprocher de celle faite par JOHNSON (1979) sur *Stator*

vachelliae, dont les hôtes sont des *Acacia*, et qui se développe parfois sur *P. aculeata* : de 640 œufs récoltés au Vénézuela sur les graines de cette Caesalpinioideae, ont émergé 2 adultes de *S. vachelliae*.

Le fait que le développement des six espèces de *Caryedon* est possible dans des graines sectionnées de *D. regia* (DELOBEL, non publié) montre que chez cette Légumineuse, comme vraisemblablement chez *P. aculeata*, le tégument de la graine joue effectivement le rôle d'une barrière physique. Le même résultat est obtenu par JANZEN (1977) avec *Callosobruchus maculatus*. La notion de dureté est néanmoins relative : deux espèces de bruches parviennent à traverser le tégument de *P. aculeata* alors que les autres échouent.

Dans les cas où la mort intervient alors que la larve du 1er stade est entièrement engagée dans l'endosperme ou dans les tissus embryonnaires, on peut supposer que le tégument n'a pas joué un rôle de barrière, soit que la larve ait succombé à l'absorption d'une toxine localisée dans l'embryon, soit que ce dernier n'ait pas répondu aux exigences physiologiques de la larve (présence de phagodéterrents, absence de phagostimulants, déséquilibre nutritionnel). Le fait que peu de larves meurent aux 2e et 3e stades suggère une plus grande sensibilité du 1er stade larvaire aux différents antimétabolites (GOULD, 1984 ; BOWERS & PUTTICK, 1988).

Situations de désaccord entre données de terrain et de laboratoire :

C'est le cas de 24% des couples bruche-Légumineuse (22 sur 90) (tab. 4). Dans un seul cas, la relation entre l'insecte et sa plante-hôte a été observée dans la nature, alors que le développement post-embryonnaire n'a pu être mené à son terme dans les conditions du laboratoire (le développement larvaire a cependant atteint le 4e stade) : nous avons obtenu deux spécimens de *C. mauritanicus* de graines d'*A. nilotica* provenant de Bandia (région de Thiès). Ce sont les deux seuls exemplaires de cette espèce obtenus de cet hôte parmi les 36 échantillons représentant environ 12 000 graines prélevées en zone sahélienne par NONGONIERMA (1978) et nous-mêmes depuis 1995. Deux hypothèses semblent pouvoir être avancées pour expliquer cette situation : d'une part on peut s'attendre à ce qu'existe une variabilité importante entre populations d'acacias ; d'autre part, la capacité à atteindre le stade imaginal dans les graines d'*A. nilotica* peut constituer un caractère trop rare chez les populations de *C. mauritanicus* pour être facilement détecté sur un échantillon réduit.

Dans les 21 autres cas où le développement est possible au laboratoire, mais non observé dans la nature, les taux de succès sont souvent plus faibles que sur les hôtes habituels, mais pas dans tous les cas, comme le montrent les exemples de *C. longispinosus* sur *A. nilotica*, de *C. pallidus* sur *C. sieberiana* et *P. reticulatum*, de *C. crampeli* sur *C. sieberiana*. On constate cependant l'émergence d'individus de taille anormalement petite sur graines de *Cassia sieberiana* (*C. excavatus, C. longispinosus* et *C. mauritanicus*) et *Cassia occidentalis* (*C. crampeli*). La pauvreté en nutriments, la présence de substances antiphagostimulantes, inhibitrices de la digestion ou toxiques à des concentrations sublétales sont susceptibles de provoquer un ralentissement du développement larvaire et la production d'adultes de petite taille. Les individus de *C. pallidus, C. excavatus, C. longispinosus* et *C. mauritanicus* obtenus de graines d'arachide sont au contraire inhabituellement grands.

Relations entre spectre trophique et phylogénie

Le fait que *C. serratus* et *C. longispinosus,* ou *C. crampeli* et *C. pallidus,* dont la parenté phylogénétique a été mise en évidence par l'analyse morphologique et moléculaire (SILVAIN & DELOBEL, 1998), aient le même spectre trophique fondamental pour les Caesalpinioideae (en particulier leur capacité à se développer dans des graines de *T. indica*), semble une confirmation de l'hypothèse selon laquelle le spectre fondamental des insectes phytophages reflète une situation ancestrale.

Les larves de *C. crampeli, C. pallidus* et *C. serratus*, trois espèces essentiellement inféodées aux Caesalpinioideae, peuvent se développer avec succès sur 17 hôtes, les trois espèces inféodées aux Mimosoideae sur un nombre à peu près équivalent d'hôtes. Cependant, les trois *Caryedon* des Caesalpinioideae possèdent au total 11 hôtes naturels, tandis que ceux des Mimosoideae n'en possèdent que quatre, ce qui traduit chez ces derniers une plus grande

spécificité de la relation avec leurs hôtes. Les mécanismes permettant aux Caesalpinioideae d'éviter d'être exploitées par les *Caryedon* des Mimosoideae s'exercent très probablement au niveau de la découverte et de l'acceptation de l'hôte par les femelles. Si l'on accepte l'idée que la perte des capacités digestives des larves à utiliser des hôtes ancestraux se produit beaucoup plus lentement que les changements de préférence des femelles (SCRIBER, 1984), l'observation qui précède pourrait sembler conforme à une ancestralité du régime « césalpinioïde » (consom-

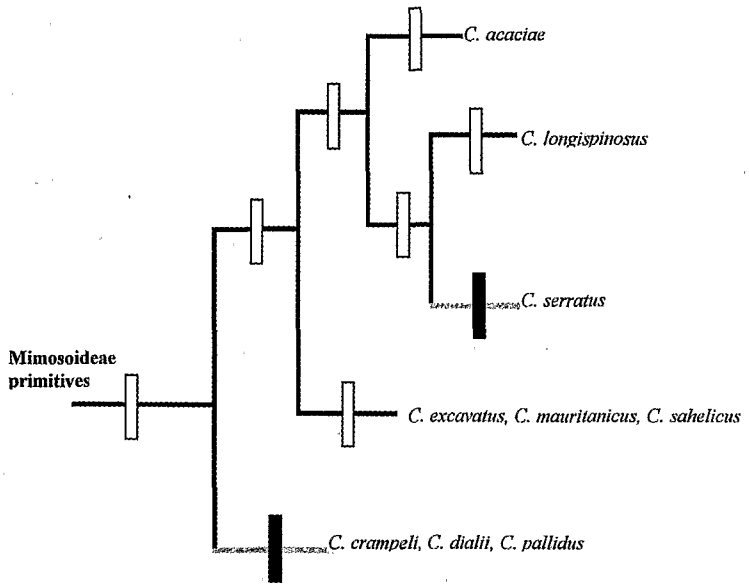

Fig. 1, relations hypothétiques schématisées (d'après SILVAIN & DELOBEL, 1998) entre *Caryedon* des Caesalpinioideae et des Mimosoideae (*C. albonotatum*, qui constitue une exception non résolue, a été omis). Les lignes noires représentent le régime alimentaire de type « mimosoïde », les lignes grises celui de type « césalpinioide ». Les barres verticales blanches représentent l'état plésiomorphe du régime, les barres noires son état apomorphe.

mation de Caesalpinioideae et de *P. africana*) chez les *Caryedon*. Une hypothèse phylogénétique couramment admise fait des Caesalpinioideae un groupe ancestral par rapport aux Mimosoideae (DOYLE, 1995) et des acacias un genre évolué par rapport à d'autres Mimosoideae comme les *Prosopis* (VASSAL, 1975). Selon l'hypothèse phylogénétique émise par SILVAIN & DELOBEL (1998) au sujet des *Caryedon* des Légumineuses, ce scénario suppose une transformation du régime ancestral « césalpinioïde » vers un régime « mimosoïde » impliquant un ancêtre commun aux *Caryedon* des Mimosoidae, puis une réversion au régime « césalpinioïde » pour le seul *C. serratus*. Cependant, le scénario inverse (caractère ancestral du régime « mimosoïde ») ne nécessite pas l'hypothèse d'une réversion mais de deux transformations convergentes du régime « mimosoïde » au régime « césalpinioïde », l'une chez l'ancêtre des *Caryedon* des Caesalpinioideae, l'autre pour *C. serratus* (fig. 1). La faiblesse des défenses chimiques chez les Caesalpinioideae est un élément qui milite fortement en faveur du second scénario : en dehors de *C. occidentalis*, dont les graines renferment des teneurs élevées en quinones, GILLON *et al.* (1992) ne relèvent dans les genres *Bauhinia, Cassia, Piliostigma, Tamarindus,* que de faibles teneurs en antimétabolites. Au contraire, les Mimosoideae, en particulier les acacias, sont caractérisées par des teneurs élevées en diverses substances secondaires susceptibles de jouer le rôle de défense chimique contre les insectes séminivores. En raison des affinités existant entre *C. crampeli* et *C. serratus* d'une part et *Prosopis africana* d'autre part, on peut supposer qu'un ancêtre des Mimosoideae proche des *Prosopis* actuels a pu jouer un rôle charnière dans la différenciation des *Caryedon* des Caesalpinioideae. Les teneurs élevées des graines de *C. occidentalis* en quinones pourraient expliquer les liens forts qui existent entre celles-ci et les femelles de *C. pallidus*.

Dans le cas de l'arachide, hôte récent de *C. serratus* (DELOBEL, 1995), on peut supposer qu'en raison de sa fructification endogée cette Légumineuse a pu évoluer à l'abri des prédateurs et ainsi ne pas développer les molécules allélochimiques rencontrées chez les espèces à fructification épigée. Cette hypothèse paraît corroborée par le fait que les six espèces de *Caryedon* présentent un développement post-embryonnaire satisfaisant sur arachide. Le fait que la performance de *C. serratus* sur arachide est supérieure à celle des autres espèces n'est peut-être que le reflet de l'adaptation ancienne à l'arachide de la souche que nous avons utilisée.

CONCLUSION

L'adéquation souvent observée chez les insectes entre l'attractivité des différents sites de ponte possibles et leur qualité en tant que support de développement larvaire serait principalement le résultat d'une covariation génétique entre préférence des femelles et performance larvaire. Cependant, la comparaison chez plusieurs espèces de *Caryedon* des deux spectres trophiques, fondamental (au laboratoire) et réalisé dans la nature, nous montre que le lien existant entre possibilité de développement larvaire et préférence de ponte chez les espèces étudiées n'est qu'approximatif. Sur 90 couples bruche-Légumineuse étudiés au laboratoire, la femelle joue un rôle décisif dans les 35 situations où la larve est physiologiquement capable de se développer dans une graine donnée. Parmi ces 35 couples bruche-Légumineuse, il y a adéquation entre préférence et performance dans 13 cas, tandis que dans 22 cas l'hôte n'est pas exploité dans la nature. Dans les 55 autres cas, tout développement larvaire est impossible, mais on ne peut, dans l'état actuel de nos connaissances, évaluer dans quelle mesure les femelles évitent ce "mauvais choix" dans la nature.

Les différentes situations de disjonction constatées entre le choix de la femelle et les possibilités de développement larvaire peuvent certes s'expliquer par des problèmes méthodologiques : d'une part, hormis de rares exceptions (JOHNSON, 1988 ; DELOBEL *et al.*, 1995), seules les infestations donnant lieu à un développement post-embryonnaire normal sont observées dans la nature. L'évaluation ainsi obtenue des cas réels de pontes sur hôtes « inhabituels » s'en trouve très probablement minorée. Il est d'autre part possible, quoique peu probable vu le grand nombre d'échantillonnages réalisés (DELOBEL *et al.*, 1995), que des cas d'infestation par une espèce inhabituelle aient échappé à l'observation. Les disjonctions observées peuvent aussi s'expliquer par des arguments de nature écologique, principalement par l'absence de concordance spatiale entre les bruches et leurs hôtes. Il faut distinguer ici Caesalpinioideae et Mimosoideae. Les Mimosoideae ont des répartitions géographiques relativement étroites, parfois totalement disjointes. Mais les Caesalpinioideae *C. occidentalis*, *P. reticulatum* et *T. indica* ont une répartition qui couvre pratiquement l'ensemble du territoire sénégalais, si bien que l'on peut difficilement évoquer une discordance spatiale entre ces trois espèces de Légumineuses et les autres. On notera d'ailleurs l'absence apparente de relation entre la vaste distribution géographique de *T. indica* (largement représenté en Afrique et sur le continent asiatique) et la largeur de son spectre parasitaire. On pourrait évoquer aussi l'absence de concordance temporelle entre bruches et graines : cet argument doit être rejeté car les périodes de fructification des différentes espèces se situent toutes entre novembre et avril, et se recouvrent largement. *Bauhinia rufescens*, *C. occidentalis* et *T. indica* ont même des périodes de fructification couvrant toute l'année lorsque les conditions climatiques et édaphiques sont favorables. On peut ainsi considérer que c'est l'absence d'attractivité, ou l'attractivité insuffisante des graines et/ou des gousses envers les femelles qui constitue l'élément majeur permettant d'expliquer les relations trophiques actuellement observées entre Légumineuses et bruches du genre *Caryedon*.

La singularité de la bruche de l'arachide, *C. serratus*, réside dans l'identité presque parfaite qui existe chez cette espèce entre spectre fondamental et spectre réalisé. Ceci traduit une capacité particulièrement élevée des femelles de cette espèce à exploiter au mieux les ressources disponibles, mais peut également s'interpréter comme une capacité de discrimination entre hôtes possibles particulièrement faible. C'est sans doute la raison pour laquelle *C. serratus* est la seule espèce de *Caryedon* rencontrée jusqu'à présent dans les stocks d'arachide.

Remerciements – Les auteurs remercient le personnel du Laboratoire de Protection des Stocks de l'I.T.A. à Dakar, ainsi que Pascal Danthu (ISRA-Productions Forestières) pour leur aide dans la réalisation de ce travail. Ils remercient également B. Delobel (INRA, Villeurbanne), J. Bitsch (Université P. Sabatier, Toulouse) et deux lecteurs anonymes, pour leurs commentaires et corrections.

LITTÉRATURE CITÉE

BERENBAUM M.R., 1990. – Evolution of specialization in insect-umbellifers associations. – *Annual Review of Entomology,* **35** : 319-343.

BERNAYS E. & CHAPMAN R., 1987. – The evolution of deterrent responses in plant-feeding insects. – *In* : *Perspectives in chemoreception and behavior* : R.F. Chapman, E.A. Bernays & J.G. Stoffolano (eds), New York : 159-173.

BERNAYS E. & GRAHAM M., 1988. – On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. – *Ecology,* **69** : 886-892.

BJÖRKMAN C., 1997. – A dome-shaped relationship between allelochemical concentration and insect size. – *Biochemical Systematics and Ecology,* **25** : 521-562.

BOUGHDAD A., GILLON Y. & GAGNEPAIN C., 1986. – Influence du tégument des graines mûres de *Vicia faba* sur le développement larvaire de *Callosobruchus maculatus.* – *Entomologia Experimentalis et Applicata,* **42** : 219-223.

BOWERS M.D. & PUTTICK G.M., 1988. – Response of generalist and specialist insects to qualitative allelochemical variation. – *Journal of Chemical Ecology,* **14** : 319-334.

BUSH G.L. & DIEHL S.R., 1982. – Host shifts, genetic models of sympatric speciation and the origin of parasitic insect species. – Proceedings of the 5th international Symposium on Insect-Plant Relationships , Wageningen (Pays-Bas) : 297-305.

CONWAY J.A., 1983. – Notes on the biology and ecology of the groundnut seed beetle *Caryedon serratus* (Ol.) under field conditions in Senegambia. – *Tropical Stored Products Information,* **45** : 11-13.

DECELLE J., 1979. – Insects of Saudi Arabia. Coleoptera : Fam. Bruchidae. – *Fauna of Saudi Arabia,* **1** : 318-330.

DELOBEL A., 1989. – Influence des gousses d'arachide (*Arachis hypogea*) et de l'alimentation imaginale sur l'ovogenèse, l'accouplement et la ponte chez la bruche *Caryedon serratus.* – *Entomologia Experimentalis et Applicata,* **52** : 281-289.

— 1995. – The shift of *Caryedon serratus* Ol. from Caesalpiniaceae to groundnuts took place in West Africa (Coleoptera : Bruchidae). – *Journal of Stored Products Research,* **31** : 101-102.

— 1997. – Deux nouvelles espèces de *Caryedon* consommatrices des graines de *Terminalia macroptera* (Combretaceae) au Sénégal (Coleoptera, Bruchidae). – *Bulletin de la Société Entomologique de France,* **102** : 391-396.

DELOBEL A., DELOBEL H., TRAN M., SEMBENE M. & HAN H.S., 1995. – Observations sur les relations trophiques entre les bruches du genre *Caryedon* (Coléoptères, Bruchidae) et leurs plantes hôtes sauvages au Sénégal. – *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire Cheikh Anta Diop, Dakar, série A* , **48** : 79-88.

DOBIE P., DENDY J., SHERMAN C., PADGHAM J., WOOD A. & GATEHOUSE A.M.R., 1990. – New sources of resistance to *Acanthoscelides obtectus* and *Zabrotes subfasciatus* in mature seeds of five species of *Phaseolus.* – *Journal of Stored Products Research,* **26** : 177-186.

DOYLE J.J., 1995. – DNA data and legume phylogeny : a progress report. – *In* : *Advances in Legume Systematic 7 : Phylogeny* : M. Crisp & J.J. Doyle (eds), Royal Botanic Gardens, Kew, Grande-Bretagne : 11-30.

EL ATTA H.A., 1993. – The effect of *Caryedon serratus* Olivier on viability and germination of seeds of *Acacia nilotica* (L.) in the Sudan. – *Forest Ecology and Management,* **57** : 169-177.

ERNST W.H.O., 1993. – Food consumption, life history and determinants of host range in the bruchid beetle *Specularius impressithorax* (Coleoptera : Bruchidae). – *Journal of Stored Products Research,* **29** : 53-62.

FOX C.W., 1993. – A quantitative genetic analysis of oviposition preference and larval performance on two hosts in the bruchid beetle, *Callosobruchus maculatus.* – *Evolution,* **47** : 166-175.

FUTUYMA D.J. & MORENO G., 1988. – The evolution of ecological specialization. – *Annual Review of Ecology and Systematics,* **19** : 207-233.

GAGNEPAIN C. & RASPLUS J.Y., 1989. – *Caryedon serratus* and its parasitoids in the savanna around Lamto, Ivory Coast. – *Entomophaga,* **34** : 559-567.

GILLON Y., 1986. – Coévolution cumulative et coévolution substitutive. – *Acta Oecologica, Oecologia Generalis,* **7** : 27-36.

GILLON Y., RASPLUS J.Y., BOUGHDAD A. & MAINGUET A.M., 1992. – Utilisation de Légumineuses par un peuplement de Bruchidae et d'Anthribidae en zone de mosaïque forêt-savane. – *Journal of African Zoology,* **106** : 421-443.

GOULD F., 1984. – Mixed function oxydases : A devil's advocate position. – *Ecological Entomology,* **9** : 29-34.

HAMRAOUI A. & REGNAULT-ROGER C., 1995. – Oviposition and larval growth of *Acanthoscelides obtectus* Say in regard to host and non-host plants from leguminosae family. – *Journal of Applied Entomology,* **119** : 195-199.

JAENIKE J., 1989. – Genetic population structure of *Drosophila tripunctata* : Patterns of variation and covariation of traits affecting ressource use. – *Evolution,* **43** : 1467-1482.

— 1990. – Host specialization in phytophagous insects. – *Annual Review of Ecology and Systematics,* **21** : 243-273.

JANZEN D.H., 1977. – How southern cowpea weevil larvae (Bruchidae, *Callosobruchus maculatus*) die on nonhost seeds. – *Ecology,* **58** : 921-927.

JERMY T., 1984. – Evolution of insect/host plant relationships. – *The american Naturalist,* **124** : 609-630.

JOHNSON C.D., 1979. – Coevolution of *Cassia* (Leguminosae) and its seed beetle predators (Bruchidae). – *Environmental Entomology,* **8** : 1059-1064.

— 1980. – The use of host preferences as taxonomic characters of bruchid beetles (Coleoptera : Bruchidae) feeding in the seeds of *Cassia.* – *Journal of the Kansas Entomological Society,* **53** : 27-34.

— 1981. – Interactions between bruchid (Coleoptera) feeding guilds and behavioural patterns of pods of the Leguminosae. – *Environmental Entomology,* **10** : 249-253.

— 1988. – The possible beginning of adaptation to a new host by bruchid beetles in Venezuela. – *Biotropica,* **20** : 80-81.

JOHNSON K.S., SCRIBER J.M. & NAIR M., 1996. – Phenylpropenoid phenolics in sweetbay *Magnolia* as determinants of host use in Saturniid silkmoths (*Callosamia*). – *Journal of Chemical Ecology,* **22** : 1955-1969.

NONGONIERMA A., 1978. – *Contribution à l'étude biosystématique du genre Acacia Miller (Mimosaceae) en Afrique occidentale.* – Thèse Doctorat d'Etat, Univ. Dakar, Tome 2 , tableaux, 314 p.

NWANZE K.F. & HORBER E., 1976. – Seed coats of cowpeas affect oviposition and larval development of *Callosobruchus maculatus.* – *Environmental Entomology,* **5** : 213-218.

OFUYA T.I. & CREDLAND P.F., 1995. – Responses of three populations of the seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (F.) to seed resistance in selected varieties of cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. – *Journal of Stored Products Research,* **31** : 17-27.

PESSON P., 1980. – A propos de l'instinct botanique des insectes : un aspect de la co-évolution des plantes et des insectes. – *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), **16** : 435-452.

PREVETT P.F., 1965. – The genus *Caryedon* in Northern Nigeria, with description of six new species. – *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), **1** : 523-547.

RAINA A.K., 1971. – Comparative resistance to three species of *Callosobruchus* in a strain of chickpea (*Cicer arietinum* L.). – *Journal of Stored Products Research,* **7** : 213-216.

SCRIBER J.M., 1984. – Host plant suitability. – *In* : *Chemical Ecology of Insects* : W.J. Bell & R.T. Cardé (eds), Chapman & Hall Ltd : 159-202.

SEMBENE M. & DELOBEL A., 1998. – Genetic differentiation of groundnut seed-beetle populations in Senegal. – *Entomologia experimentalis et applicata,* **87** : 171-180.

SIEMENS D. JOHNSON C.D. & WOODMAN R.L., 1991. – Determinants of host range in bruchid beetles. – *Ecology,* **72** : 1560-1566.

SILVAIN J.F. & DELOBEL A., 1998. – Phylogeny of West African *Caryedon* (Coleoptera : Bruchidae) : congruence between molecular and morphological data. – *Molecular Phylogenetics and Evolution,* **9** : 533-541.

SINGAL S.K. & TOKY O.P., 1990. – Carry-over of bruchid, *Caryedon serratus* (Olivier) from field to stores through seeds of *Acacia nilotica* (L.) in India. – *Tropical Pest Management,* **36** : 66-67.

THOMPSON J.N., 1988. – Coevolution and alternative hypotheses on insect/plant interactions. – *Ecology,* **69** : 893-895.

— 1998. – The evolution of diet breadth : monophagy and polyphagy in swallowtail butterflies. – *Journal of Evolutionary Biology,* **11** : 563-578.

VASSAL J., 1975. – Histologie comparée des téguments séminaux dans quelques espèces d'Acacias africaines. – *Boissiera,* **24** : 285-297.

VIA S., 1986. – Genetic covariance between oviposition preference and larval performance in an insect herbivore. – *Evolution,* **40** : 778-785.

WASSERMAN S.S. & FUTUYMA D.J., 1981. – Evolution of host plant utilization in laboratory populations of the southern cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus* Fabricius. – *Evolution,* **35** : 605-617.

ANALYSE D'OUVRAGE

R. PACE. – **Insectes Coléoptères, Staphylinidae Aleocharinae.** Paris : Faune de Madagascar, 1999, 89 : 267 p., 667 fig. [Prix : 350 FF]

La série « Faune de Madagascar » vient de s'enrichir d'un 89e fascicule. Consacré aux Aleocharinae de la Grande Ile, celui-ci sera le bienvenu auprès de ceux (trop rares !) qui se penchent sur cette vaste sous-famille. En effet, la seule synthèse taxonomique sur les Aleocharinae malgaches date de 100 ans et depuis cette époque aucun travail d'ensemble n'a été réalisé.

L'ouvrage commence par un historique de la récolte des Aléochariens dans la sous-région malgache suivi d'un historique de l'étude des récoltes effectuées. On ne peut que constater au vu de cette énumération le faible nombre de récolteurs et de travaux consacrés au matériel prélevé. Il s'ensuit que l'on peut raisonnablement supposer que l'on est encore loin de connaître cette microfaune. Un argument de plus à l'appui de cette affirmation est le faible nombre d'individus récoltés pour la plupart des espèces; preuve que les biotopes sont mal connus et mal exploités. La classification adoptée, basée sur la formule tarsale est artificielle. La sous-famille est divisée en 18 tribus d'importance inégale. C'est ainsi que les tribus Corotocini et Termitohospitini ne sont représentées à elles deux que par trois espèces termitophiles. Il est intéressant au passage de comparer avec l'extrême richesse des termitières africaines.

Sur un total de 60 genres présents à Madagascar (dont 10 sont nouveaux et décrits), 26 sont strictement endémiques de l'île. Pour 255 espèces recensées (150 sont nouvelles et décrites), 246 sont toutes endémiques. La tribu la plus importante en nombre est celle des Athetini avec 89 espèces. Le corps principal de l'ouvrage est constitué par les descriptions et les tableaux dichotomiques. Les descriptions sont courtes, l'auteur s'en tenant aux principaux caractères distinctifs de l'espèce. Les clés dichotomiques sont claires et précises. Le non-spécialiste pourrait craindre de s'aventurer dans ces tableaux. Cependant, à condition de savoir extraire et préparer édéage et spermathèque (ce qui est loin d'être insurmontable) la détermination des espèces est généralement possible. En effet, l'ouvrage est illustré de nombreux dessins de l'auteur : 190 représentations d'habitus et 477 dessins de spermathèques, édéages, pièces buccales et autres pièces intéressantes, dessins dont la qualité permet aisément d'aboutir à l'espèce.

En appendice l'auteur décrit 3 espèces nouvelles et un genre nouveau de Maurice et de La Réunion qui viennent s'ajouter à deux publications précédentes (de 1984) sur les Aleocharinae des Mascareignes. Un addendum fait état de deux espèces d'une tribu encore inconnue à Madagascar (Deinopsini) et dont la découverte récente est due à J. Janak.

Dans le cas présent, R. Pace avait interprété, comme il avait pu, les noms mal écrits par J. Jarrige. Dans une postface, il est montré que quelques rares privilégiés, connaissant bien la Grande Ile, peuvent corriger les cacographies existant dans les noms des localités citées par les auteurs dans leur manuscrit.

La bibliographie fait état de 102 références dont une bonne partie date du siècle dernier, les travaux récents sur les Aleocharinae de Madagascar, des Comores et des Mascareignes étant l'oeuvre de l'auteur.

Ce volume, comme les volumes précédents, est présenté d'une façon moderne largement inspirée par les productions anglo-saxonnes.

Jean-Claude LECOQ