

COMMENT LES PEUPELEMENTS DE PLANTES
ET D'INSECTES PHYTOPHAGES
SE FAÇONNENT MUTUELLEMENT :
LA THEORIE COEVOLUTIVE
DE LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS

Daniel LACHAISE

*Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutives du C.N.R.S.
F. 91190 Gif-sur-Yvette*

Au cours de leur histoire évolutive respective, deux populations d'organismes, même très différents, ont pu rester liés l'une à l'autre par une étroite interdépendance. Si celle-ci s'est maintenue sur une période de temps assez longue, elle a pu être source de coévolution, chaque changement évolutif chez l'une entraînant nécessairement un changement évolutif chez l'autre. Dans une telle coévolution la valeur adaptative de chaque génotype dépend non seulement des densités des populations et de la composition génétique de l'espèce considérée, mais aussi de celles de l'espèce avec laquelle elle interagit (Roughgarden, 1976 ; Futuyma, 1979). On conçoit aisément qu'un tel processus influe directement sur la structure des peuplements, laquelle pourrait être, ne serait-ce qu'en partie, le témoignage d'une longue évolution parallèle. Une des recherches les plus passionnantes de l'écologie évolutive, et des plus actuelles, est incontestablement celle qui s'intéresse au rôle évolutif qu'ont pu jouer les uns sur les autres des organismes n'échangeant pas de gènes entre eux. Nombre de « binômes » écologiques, « parasite-hôte », « prédateur-proie », « herbivore-plante », « pollinisateur-plante à fleur », ne sont pas des rencontres fortuites mais le fruit d'une longue coévolution.

La discussion sera limitée ici au rôle des interactions plantes-insectes dans le déterminisme de la structure de leurs peuplements respectifs. On peut dire de toute population animale ou végétale qu'elle est, à des degrés divers, susceptible de coévoluer avec n'importe quoi autour d'elle, pour autant que ce « n'importe quoi » exerce sur elle une pression sélective et soit lui-même capable d'évolution (Feeny, 1975).

Ainsi, par exemple, la structure du peuplement de figuiers (*Ficus* spp, Moraceae) d'une forêt sempervirente d'Afrique tropicale et celle du peuplement sympatrique d'Agaonidae (Hyménoptères Chalcidoïdae), leurs pollinisateurs obligatoires et spécifiques, trouvent-elles incontestablement leur déterminisme dans la coévolution, qui a lié par couple d'espèces, la plante et l'insecte (Wiebes, 1979). Bien entendu, il s'agit là d'un cas extrême où la stricte interdépendance et la haute spécificité ont rendu la survie de chacun tributaire de celle de l'autre. La structure des peuplements de l'un ne peut que refléter celle des peuplements de l'autre. Cependant, il serait erroné de croire que toute interaction plante-insecte parce qu'elle est plus ou moins étroite, relève d'un processus coévolutif. On attribue souvent abusivement à la coévolution des systèmes plante-insecte dont l'histoire évolutive n'a été qu'unilatérale. Nombre de cas de spécialisation trophique d'un insecte pour une plante ne relèvent pas de la coévolution. Pour qu'il y ait eu coévolution, il faut que le processus ait été réciproque, que l'histoire évolutive de la plante se justifie autant par l'histoire évolutive de l'insecte que celle-ci s'explique par la première (Janzen, 1980).

Dans la théorie « classique » de la structure des peuplements, la composition en espèces de ces derniers est déterminée par des processus d'immigration et d'extinction d'espèces, une sorte de « sélection » au niveau des espèces. La théorie « coévolutive » de la structure des peuplements, pour reprendre l'expression de Futuyma (1979), est une autre façon d'expliquer la composition en espèces des peuplements, qui attribue dans ce processus un rôle moteur à la sélection des génotypes au sein des populations.

Comme toute théorie porteuse d'une explication synthétique, la coévolution fait l'objet d'âpres controverses. On accuse souvent l'approche coévolutive de finalisme. Il faut bien reconnaître que si les faits sont souvent éloquentes, la façon de les interpréter échappe assez difficilement à un langage finaliste. Par ailleurs, si la coévolution est l'hypothèse la plus plausible lorsqu'on observe des co-adaptations morphologiques et réciproques comme, par exemple, les poches à pollen des femelles d'agaonides en relation avec le mécanisme de déhiscence des étamines de *Ficus* et avec le mode d'ouverture des sycones à maturité (Galil et Eisikowitch, 1969 ; Ramirez, 1969 ; Galil et coll., 1973 ; Ramirez, 1974), ce n'est pas nécessairement la seule explication de toute structure spécialisée. Qu'une structure morphologique, une texture de tissu, une substance chimique ait un rôle incontestable de défense contre les insectes, ne signifie pas pour autant qu'elle ait été sélectionnée en tant que telle. Néanmoins, elle a tout aussi bien pu l'être. C'est très exactement à ce niveau qu'apparaissent les difficultés et que se font jour les controverses lorsqu'il s'agit de faire la part de ce qui relève de la coévolution et de ce qui n'en relève pas.

Depuis qu'Ehrlich et Raven (1964) ont formulé de façon précise l'hypothèse coévolutive qui attribue aux substances chimiques

défensives des plantes un rôle clé dans la détermination du mode de coévolution entre les Lépidoptères et leurs plantes hôtes, les raisons de suspecter que la coévolution entre les insectes phytophages et les plantes est fondée et qu'elle a d'une façon générale une base au moins partiellement biochimique, se sont accumulées. Les substances chimiques impliquées ont longtemps été qualifiées, avec plus ou moins de bonheur, de « secondaires » parce que chaque famille de ces substances est restreinte à des groupes limités de plantes et parce qu'elles semblaient généralement ne pas intervenir dans la machinerie cellulaire commune à la plupart des végétaux. L'évolution de ces substances ne devenait donc compréhensible que si on les replaçait dans un contexte écologique faisant intervenir d'autres organismes que les plantes qui les avaient produits (Whittaker, 1970). Or, Seigler et Price (1976), faisant la synthèse d'un certain nombre de travaux antérieurs, ont montré que nombre de ces produits naturels, dits improprement secondaires (terpènes, alcaloïdes, cyanolipides, composés cyanogénétiques) ne sont pas en réalité des produits statiques, issues finales du métabolisme, autant dire des déchets, mais qu'ils existent en équilibre dynamique, avec des taux de renouvellement rapides impliquant des cycles où interviennent des produits primaires tels que des sucres ou des acides aminés. C'est pourquoi il y a autant de raisons de penser qu'ils ont été sélectionnés pour leur rôle dans les processus métaboliques primaires, que pour un quelconque rôle de défense anti-phytophage. Robinson (1974) a ainsi montré que les alcaloïdes pouvaient être des métabolites actifs susceptibles d'intervenir dans plusieurs fonctions physiologiques de la plante comme, par exemple, une mise en réserve d'azote (Bell et Tirimanna, 1965 ; Janzen, 1969). Whittaker et Feeny (1971) arrivent à la même conclusion à partir d'autres composés allélochimiques. Autrement dit, même si un composé chimique apparaît de toute évidence toxique pour un insecte, cela n'implique pas nécessairement que c'est là sa fonction écologique initiale (Feeny, 1975). Précisons que Seigler et Price (loc. cit.) ne remettent pas en cause le rôle défensif de telles substances, qu'ils jugent même « impressionnant », mais explorent la possibilité que d'autres avantages sélectifs puissent exister pour elles qui conduiraient à moduler le fondement biochimique de l'hypothèse coévolutive.

Muller (1969) fait ainsi remarquer que si la fonction originelle et primaire des toxines produites par les plantes a été la toxicité vis-à-vis des animaux, on a quelques difficultés à concevoir comment de telles substances ont pu apparaître. On peut, cependant, imaginer que plusieurs processus métaboliques aient pu opérer simultanément et que des pressions sélectives aient par la suite favorisé certains sous-produits formés plutôt que d'autres. Ainsi, la toxicité de ceux-ci à l'égard des animaux a très bien pu n'être que secondaire et postérieure à leur élimination du protoplasme. Feeny (1975), un des pères de cette interprétation biochimique de

la coévolution entre les plantes et les insectes, précise lui-même que les espèces phytophages sont sujettes à une très grande variété de pressions sélectives qui n'ont pas grand-chose à voir avec la chimie de leurs plantes-hôtes. Aussi, est-ce la résultante entre la coévolution biochimique et la capacité de réponse de la population aux autres pressions sélectives du milieu qui doit être impliquée dans la diversité des différents modes d'exploitation des ressources par les insectes phytophages. Feeny (loc. cit.) suggère que l'importance relative de ces deux classes de phénomènes doit dépendre dans une large mesure de la structure et de la diversité des peuplements de plantes. La question qui est posée ici est de savoir si la réciproque n'est pas également vraie, autrement dit, si la structure des peuplements n'est pas en partie déterminée par ces facteurs.

Le travail de compilation présenté ici est une approche synthétique de la théorie coévolutive de la structure des peuplements au travers de certains aspects de l'interface plantes-insectes (1). Il est nécessaire de préciser que la notion de coévolution est une notion infiniment plus complexe où sont en jeu bien d'autres composantes. Le raisonnement suivi tout au long de la discussion qui va suivre repose entièrement sur ce qu'il faut bien reconnaître comme un postulat de base : le rôle fondamental de la sélection naturelle dans l'allocation des ressources, aussi bien au sein des populations de plantes qu'au sein des populations d'insectes phytophages. A cet égard, la théorie coévolutive suit la même logique et reprend la même argumentation que celle proposée par Cody (1966) et Levins (1968) pour les stratégies de reproduction.

Cette argumentation est reprise ici afin de montrer que les mécanismes coévolutifs sont des facteurs, parmi de nombreux autres (voir par exemple Barbault, 1981), susceptibles d'intervenir dans le déterminisme de la structure et de la dynamique des peuplements. Aussi, abordera-t-on successivement : 1. *Les faits* ; autrement dit on cherchera à comprendre ce que l'on appelle la « structure » d'un peuplement, à savoir quel est le contenu de cette notion et comment elle peut s'exprimer quantitativement ou se représenter graphiquement. 2. *Les composés allélochimiques* ; quelles sont les substances chimiques, tout au moins les plus importantes d'entre elles, incriminées dans le déterminisme de la dite structure ? 3. *Le mécanisme proprement dit*, comment la génétique des populations, aussi bien celle des plantes que celle des insectes phytophages, intervient-elle pour expliquer le rôle possible de ces composés ? 4. *Une discussion récapitulative* ; où, fort des arguments présentés dans les paragraphes précédents, on cherchera à répondre à trois séries de questions : (a) Tout d'abord, existe-t-il d'une façon générale des faits convaincants prouvant la

(1) Voir aussi Edwards et Wratten (1980).

réalité de la coévolution ? De façon plus particulière, en existe-t-il faisant intervenir des substances allélochimiques ? (b) Quels sont les termes de la théorie coévolutive élaborée à partir de myriades d'observations ? (c) Finalement, on cherchera à vérifier la valeur de cette théorie en appliquant ces termes à un exemple concret, celui des insectes du chêne.

LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS : LES FAITS

Selon que l'on appréhende la notion de peuplement de façon globale (tous arthropodes confondus, par exemple) ou de façon plus restrictive (une famille d'insectes particulière par exemple), selon que l'approche est réalisée à l'échelle géographique, régionale ou locale, selon qu'on se réfère à une mosaïque d'habitats ou à un habitat donné, à tout un spectre de plantes-hôtes ou à une certaine plante-hôte, on peut aboutir à des interprétations très variées quant aux facteurs impliqués dans le déterminisme de la structure de ce peuplement. Ainsi, l'étude expérimentale de la recolonisation d'îlots de mangrove préalablement défaunés, telle que l'a réalisée Simberloff (1978 incluant les nombreuses références antérieures), suggère que la structuration des peuplements — résultante du renouvellement des espèces par immigrations et extinctions — s'accorde assez bien avec la théorie de la biogéographie des îles (MacArthur et Wilson, 1967). A la suite de Southwood (1961), toute une littérature s'est forgée au cours de ces vingt dernières années sur la relation « distance-surface/nombre d'espèces » (Strong, 1974 a, b, c ; Diamond et coll., 1976 ; Gilpin et Diamond, 1976 ; Cody et Diamond, 1975 ; Martin, 1981, entre autres). De nombreux travaux se sont notamment accumulés pour montrer la valeur générale de l'hypothèse selon laquelle, plus une plante a une vaste distribution, plus elle s'avère héberger un nombre élevé d'espèces d'insectes. Strong (1974 b et c) et Strong et coll. (1977) ont ainsi montré que l'aire occupée par une plante et la densité de celle-ci dans cette aire étaient des facteurs déterminants de l'importance du peuplement local d'insectes de la plante-hôte en question.

En Californie et sur le littoral atlantique des États-Unis, la richesse spécifique des peuplements d'Hyménoptères cynipines produisant les galles du chêne peut ainsi être aisément déduite de l'aire de distribution géographique de leurs chênes-hôtes (Cornell et Washburn, 1979). Mais l'exemple le plus spectaculaire est incontestablement celui des arthropodes des genévriers étudiés en Angleterre par Ward (1977) et Ward et Lakhani (1977), puis repris par Strong en 1979. Ward (1977) a concentré son attention sur les espèces d'arthropodes étroitement associées aux genévriers. Leur recensement, réalisé sur deux races indigènes de *Juniperus communis* dans 25 sites différents, révèle une étroite corrélation

locale entre le nombre d'espèces d'arthropodes et la densité de ces genévriers. Strong (1979) a montré que cette remarquable corrélation se retrouvait à l'échelle de toute l'Angleterre.

Cependant, cette relation « nombre d'espèces/surface » est plus une constatation qu'une explication. Celle-ci peut découler de l'hétérogénéité de l'habitat aussi bien que de la surface en soi, la première ayant une forte chance de s'accroître lorsque la seconde s'agrandit. S'il y a toujours plus d'espèces d'arthropodes là où les genévriers sont les plus abondants, quelle que soit la latitude, ce ne sont pas les mêmes espèces d'arthropodes qui exploitent les *Juniperus* au nord et au sud de l'Angleterre. La faune des genévriers montre donc que des espèces relativement spécialisées de phytophages qui dépendent d'une même plante-hôte peuvent très bien avoir une distribution géographique tout à fait différente de celle de leur hôte.

Strong (1977 a et b) a montré un phénomène semblable chez les nombreuses espèces de Chrysomélides hispines spécialisées aux feuilles immatures de Zingiberales en Amérique centrale. Chaque espèce d'hispine est généralement limitée à une seule famille de Zingiberales. Les espèces à large distribution géographique supportent globalement un nombre plus élevé d'hispines sur l'ensemble de leur aire de distribution, ici encore à la faveur d'un remplacement géographique d'espèces. Cependant, le nombre d'espèces d'hispines coexistant localement dépend d'autres facteurs comme la taille de l'hôte, son abondance locale et la diversité des différentes familles de Zingiberales disponibles, mais non directement de la distribution globale de l'hôte hors de l'aire de récolte.

Les facteurs qui sont impliqués dans la relation « nombre d'espèces/aire » associant les insectes phytophages et leurs plantes-hôtes peuvent être très variables selon le couple « plante/insecte » étudié. L'association étroite des *Lissocephala* avec les figuiers africains en est un exemple. *Lissocephala* est un genre de Diptères *Drosophilidae* endémique à la région afro-tropicale (Tsacas et coll., 1981). La totalité des espèces de *Lissocephala* sont strictement dépendantes pour leur reproduction de la cavité close des sycones immatures (= figues = réceptacles floraux) des Moraceae du genre *Ficus* (Lachaise, 1977 ; Lachaise et Tsacas, 1982). Si la spéciation des *Lissocephala* n'a pas été directement impliquée dans le processus coévolutif qui a assujéti l'un à l'autre le figuier et son pollinisateur obligatoire et spécifique, elle en a très vraisemblablement été un sous-produit évolutif. Les *Lissocephala* se seraient différenciées par évolution convergente avec l'agaonide pollinisateur (Lachaise et coll., 1982). La paroi externe du sycone immature, imprégnée d'un latex qui contient entre autres composés allélochimiques une puissante protéase, la ficine (Janzen, 1979), est impropre à la ponte de toute espèce de drosophilide. La colonisation des figes par ces Diptères débute donc par l'intérieur. Le système très complexe de « défenses anti-phytophages »

du sycone immature (fermeture du réceptacle, texture de l'exocarpe, lignification de l'endocarpe et/ou barrières chimiques) présente néanmoins une faille inévitable, « l'endroit » où la femelle pollinisatrice pénètre le sycone, en l'occurrence l'ostiole. Il est en effet absolument obligatoire que le pollinisateur puisse contourner toutes ces barrières anti-phytophages sans avoir à en subir les effets. En franchissant, sans le percer, le bouchon ostiolaire du sycone hermétiquement clos (une structure formée de l'empilement hélicoïdal et de l'imbrication de nombreuses bractées charnues) à la suite du pollinisateur, la larve de *Lissocephala* profite de « l'impunité » du comportement de celui-ci (Lachaise, 1977).

Avec 20 espèces connues aujourd'hui, on est certainement encore loin du nombre réel d'espèces de *Lissocephala* vivant en Afrique, chaque nouveau *Ficus* étudié apportant sa moisson d'espèces nouvelles (Tsacas et Lachaise, 1979 ; Tsacas et Chassagnard, 1981). Néanmoins (on commence à avoir une certaine idée de la structure des peuplements de *Lissocephala*, même si les mécanismes impliqués sont encore loin d'être clairs.

Chaque espèce de *Lissocephala* peut dépendre d'un nombre de *Ficus*-hôtes plus ou moins grand ; par ailleurs chaque espèce de *Ficus* peut héberger plusieurs espèces de *Lissocephala*. Les différentes espèces de *Ficus* peuvent donc avoir des espèces de *Lissocephala* qui leur sont propres (tout au moins dans la limite des connaissances actuelles) et d'autres qui leur sont communes. Chaque espèce de *Ficus* produit ainsi à la fois des espèces de *Lissocephala* à spécificité étroite et des espèces à spécificité large. Tsacas et Lachaise (1979) ont montré que le nombre d'espèces de *Lissocephala* cohabitant un même sycone est corrélé positivement et de façon hautement significative avec le nombre d'individus qui y vivent. Par ailleurs, le nombre de groupes d'espèces est corrélé positivement et significativement avec le nombre d'espèces présentes ; ce qui est intéressant dans la mesure où chaque groupe d'espèces correspond à un degré de spécificité différent (Fig. 1). Les différentes espèces de *Lissocephala* peuvent ainsi cohabiter dans un même sycone parce qu'elles pondent les unes après les autres, au fur et à mesure que s'effectue le développement floral de la fig. immature. Plus la ponte est précoce, plus la spécificité est étroite ; en corollaire, plus la ponte est tardive, plus la spécificité est large (Lachaise et coll., 1982). Par ailleurs, les *Lissocephala* à spécificité large sont toujours plus abondantes que celles à spécificité étroite. Il existe donc cinq niveaux auxquels on peut appréhender la notion de peuplements de *Lissocephala* : par rapport (1) au peuplement de *Ficus*, (2) à chaque espèce de *Ficus*, (3) à chaque population de *Ficus*, (4) à chaque arbre et même (5) à chaque figue. Le déterminisme de ces structures en « poupées russes » relève d'un nombre croissant de facteurs à mesure que l'on passe de la figue au peuplement de *Ficus*. Aux facteurs qui régissent les gradients de spécialisation et la succession des pontes

des espèces de *Lissocephala* sur chaque sycone, s'ajoutent progressivement ceux qui contrôlent la dynamique des différentes populations de chaque espèce de *Ficus*, ceux qui déterminent les différences dans la stratégie de reproduction des différentes espèces de *Ficus* et donc la phénologie comparée de leur production respective de figes, puis des facteurs de peuplements comme leurs distributions et leurs densités relatives (Lachaise et Tsacas, 1982).

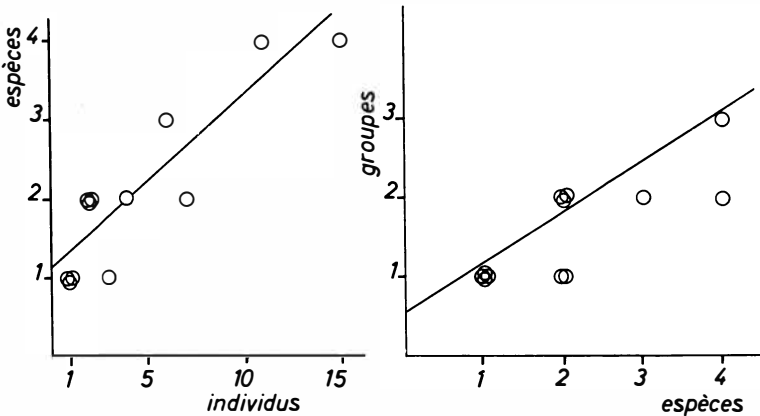


Figure 1. — Peuplement de Diptères Drosophilidae de *Ficus* sur Forsskal (= *capensis* Thunberg) dans les savanes préforestières de Lamto, en Côte-d'Ivoire ; (à gauche) : régression du nombre d'espèces de *Lissocephala* sur le nombre d'individus cohabitant un même sycone ($r = 0,88$; $p < 0,01$) ; (à droite) : régression du nombre de groupes d'espèces de *Lissocephala* sur le nombre d'espèces coexistant dans un même sycone ($r = 0,81$; $p < 0,01$) (redessiné d'après TSACAS & LACHAISE, 1979).

On voit donc combien les mécanismes en jeu dans le déterminisme de la structure des peuplements sont multiples et complexes — aussi complexes en réalité que le niveau d'organisation qu'ils représentent est élevé. Si on appréhende cette notion de peuplement, qui peut être aussi cumulative que la distribution géographique du taxon concerné le permet, à l'échelle de toute l'aire de distribution géographique d'une espèce de *Ficus* ou même de celle de l'ensemble des *Ficus*-hôtes, on accroit d'autant les séries de facteurs en en faisant intervenir de nouveaux comme l'hétérogénéité des différents habitats, puis ceux d'ordre biogéographique. Toute la question est de savoir si le cumul des distributions de peuplements locaux conduit à une nouvelle distribution de même type et si le peuplement que celle-ci est censée traduire a une réalité écologique. Un début de réponse est apporté par la figure 2 qui représente la relation liant le nombre d'espèces de *Lissocephala* au nombre d'espèces de *Ficus*-hôtes dans la région afro-tropicale. En première analyse, on est frappé par la similitude des courbes

traduisant un peuplement local, ici la forêt sempervirente de Taï en Côte-d'Ivoire, ou le peuplement global à l'échelle biogéographique, ici la région afro-tropicale. Le coefficient de corrélation est aussi élevé pour l'ensemble de la région biogéographique ($r = 0,967$) que pour la forêt de Taï ($r = 0,976$). En réalité, si la corrélation entre le nombre d'espèces de *Lissocephala* et le nombre d'espèces de *Ficus* correspond à une réalité écologique pour la forêt de Taï, cela pourrait ne pas être le cas pour l'ensemble de la région afro-tropicale. Cela pourrait s'expliquer par tout un ensemble de raisons méthodologiques, biologiques et statistiques. La première vient de la façon même de construire ces courbes. Des classes sont définies en combinant toutes les espèces de *Ficus* deux à deux, trois à trois et ainsi de suite. Puis on calcule le nombre moyen d'espèces de *Lissocephala* par classe, ainsi que son écart type. Le point obtenu pour la première classe qui rassemble toutes les espèces de *Ficus* prises isolément, correspond donc au nombre moyen d'espèces de *Lissocephala* par *Ficus* ; l'écart type est grand.

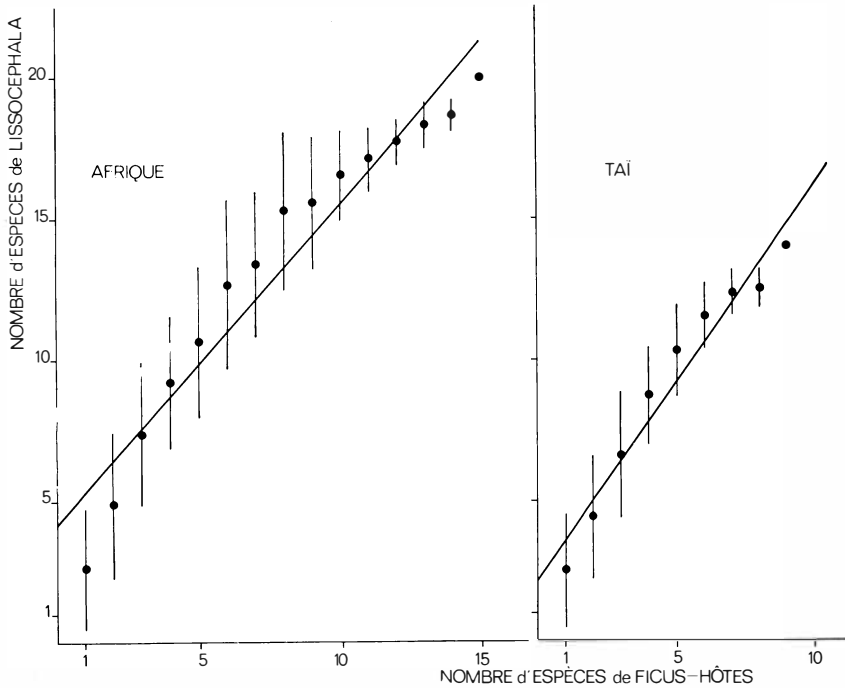


Figure 2. — Peuplement de Diptères Drosophilidae des *Ficus*, Moracées. Régression du nombre moyen d'espèces de *Lissocephala* obtenues par émergence des sycones immatures sur le nombre d'espèces de *Ficus* hôtes ; (à gauche) : peuplement de l'ensemble de la région afro-tropicale ($r = 0,967$; $p < 0,01$) ; (à droite) : peuplement de la forêt dense humide de Taï au sud-ouest de la Côte-d'Ivoire ($r = 0,976$; $p < 0,01$).

La dernière classe n'a qu'une valeur, celle du point défini par la richesse spécifique des *Lissocephala* et la richesse spécifique des *Ficus* ; bien entendu, il est dépourvu d'écart type. Or, le principe même consistant à combiner les espèces de façon croissante n'a de signification biologique que si celles-ci sont sympatriques à l'échelle de l'habitat des *Ficus*. Car alors, et alors seulement, est susceptible d'intervenir chez les *Lissocephala* une quelconque sélection de l'hôte.

La seconde raison méthodologique tient à ce que le nombre de *Ficus* étudiés pour leur faune de *Lissocephala* est très faible dans les localités autres que Taï. Aussi, le peuplement de *Lissocephala* de cette dernière localité impose-t-il vraisemblablement sa structure au peuplement global de *Lissocephala*, tous pays confondus.

A cela s'ajoutent des raisons statistiques portant sur le cumul des distributions. En effet, si le cumul de plusieurs distributions de Poisson, par exemple, donne une nouvelle distribution de Poisson, il n'en va pas de même des distributions gaussiennes dont le cumul ne conduit pas nécessairement à une nouvelle distribution gaussienne. Dans le cas d'une distribution du premier type, si la structure du peuplement de drosophilides à chacun des niveaux, figue, population de figuiers dans un habitat, ensemble d'habitats, aire de distribution géographique du ou des *Ficus*-hôtes) pourrait n'être qu'une amplification du niveau d'ordre inférieur, il n'y a plus aucune raison pour qu'il en soit ainsi dans le second. Sur la figure 2, la distribution sur les ordonnés, qui est dissymétrique sur le segment 1-15 (Afrique) ou 1-10 (Taï), se rapprocherait davantage de la distribution de Poisson, alors que celle de l'abscisse a été choisie monotone. En conséquence, les distributions n'apparaissent pas plus gaussiennes en y qu'en x. Cela pourrait être une des raisons expliquant la similitude des courbes se rapportant respectivement à l'Afrique et à la seule localité de Taï. C'est pourquoi aussi on n'est pas autorisé à attribuer une quelconque signification statistique à la valeur du coefficient de corrélation ; on constatera seulement que cette valeur est forte.

Ainsi, les principaux facteurs déterminant localement la structure des peuplements d'insectes phytophages spécialisés à un type de plante-hôte particulière (*Lissocephala* inféodées aux *Ficus* par exemple) peuvent différer notablement de ceux impliqués dans le déterminisme du peuplement de l'ensemble des arthropodes associés à une plante-hôte donnée, du type de ceux étudiés par Strong (1974 a et b) et Strong et coll. (1977).

C'est en tout cas ce que suggèrent aussi Gilbert et Smiley (1978) qui ont analysé de façon détaillée les facteurs déterminant la diversité locale des peuplements d'héliconiines. Ces derniers représentent une composante constante des peuplements de Rhopalocères de la région néotropicale. La particularité des héliconiines

vient notamment de ce que les chenilles de toutes les espèces exploitent exclusivement des plantes de la famille des Passifloraceae, principalement celles du genre *Passiflora* (Benson et coll., 1976). Dans leur recherche des facteurs régissant la structure des peuplements d'héliconiines au niveau local, Gilbert et Smiley (1978) ont d'abord montré qu'il n'y avait pas de corrélation entre le nombre d'espèces d'héliconiines trouvées sur chaque espèce de *Passiflora* et l'aire de distribution géographique de cette plante.

La structure locale des peuplements d'héliconiines obéit à un déterminisme complexe où interviennent des facteurs historiques (biogéographiques et évolutifs) et des facteurs écologiques aussi divers que la variété des ressources, la structure de l'habitat, la productivité et la prévisibilité des ressources, le statut successional des espèces de *Passiflora*, ou encore des facteurs climatiques, liés à l'altitude, engendrant des remplacements d'espèces.

A la faveur des « refuges forestiers » qui ont existé pendant les périodes froides du Pleistocène en Amérique du Sud, une radiation adaptative de grande envergure s'est produite chez les héliconiines en général, et plus particulièrement au sein du genre *Heliconius* (Turner, 1976). Une fois la continuité de la forêt restaurée, les nouvelles espèces qui s'étaient différenciées dans les refuges, ont recolonisé de façon inégale et partielle les vastes zones séparant ceux-ci. La sympatrie qui en a résulté a été très variable d'une zone à l'autre. Aussi, les facteurs historiques relevant des conditions mêmes de la spéciation allopatrique des héliconiines, contribuent-ils à justifier les différences observées dans la diversité des peuplements d'héliconiines d'une localité à l'autre (Gilbert et Smiley, 1978).

Aussi, pour minimiser l'influence des facteurs historiques dans la recherche du déterminisme de la structure locale des peuplements, Gilbert et Smiley (loc. cit.) ont-ils choisi de comparer des localités au sein de régions comparables quant à l'influence des refuges. Parmi les facteurs écologiques que ces auteurs ont étudiés, la variété des ressources est de toute évidence un facteur majeur régulant la diversité spécifique des héliconiines au niveau local. La figure 3, qui rassemble les résultats obtenus dans une dizaine de localités bien étudiées, montre clairement que la diversité taxinomique des Passifloracées justifie localement l'essentiel de la variation de la richesse spécifique des héliconiines ($r = 0,82$; $p < 0,05$) ; le coefficient de corrélation ayant une valeur encore plus élevée lorsque le nombre d'espèces du seul genre *Heliconius* est rapporté au nombre d'espèces de plantes ($r = 0,87$; $p < 0,01$). Là encore, il serait sans doute nécessaire de vérifier le caractère gaussien des distributions avant d'introduire les notions toutes relatives de seuils de signification. Cependant, il n'en resterait pas moins que la valeur du coefficient de corrélation est élevée. Par ailleurs, Gilbert et Smiley (loc. cit.) font remarquer que le fait que 90 % des points concernant les *Heliconius* se situent sur la

bissectrice ou au-dessous d'elle, alors que 90 % des points des héliconiines tombent au-dessus, traduit l'existence de deux types de ressources chez les *Passiflora* : les nouvelles pousses (exploitées par la plupart des *Heliconius*) et les feuilles plus âgées (exploitées par les autres héliconiines).

Dans le même ordre d'idée Chew (1981) suggère aussi que la composition de la flore de Crucifères et l'abondance de celles-ci

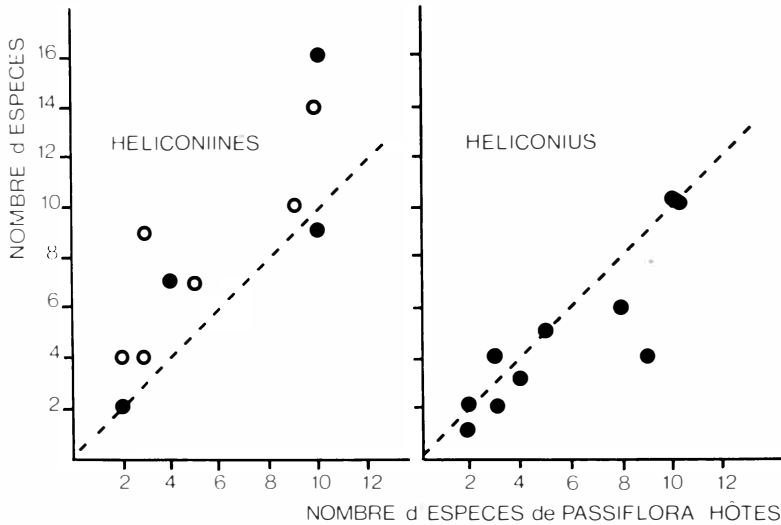


Figure 3. — Peuplement de Lépidoptères Nymphalidae Heliconiinae des *Passiflora* (Passifloracées) dans 10 localités différentes du Costa Rica, de Trinidad, du Brésil et du Mexique ; (à gauche) : régression du nombre d'espèces d'héliconiines sur le nombre d'espèces de *Passiflora* hôtes ($r = 0,82$; $p < 0,05$) ; (à droite) : régression du nombre d'espèces d'*Heliconius* sur le nombre d'espèces de *Passiflora* hôtes ($r = 0,87$; $p < 0,01$). Les cercles blancs indiquent les localités où les héliconiines les plus abondants sont nettement associés avec les espèces de *Passiflora* les plus abondantes (redessiné et simplifié d'après GILBERT & SMILEY, 1978).

sont plus importantes pour déterminer l'abondance et la distribution écologique des Lépidoptères du genre *Pieris*, que les interactions entre les différentes espèces de papillons. Un simple changement dans la flore de Crucifères suffirait à expliquer les extinctions locales d'espèces de *Pieris* sans qu'aucune compétition entre Lépidoptères n'intervienne.

L'association des insectes phytophages avec leurs plantes-hôtes est un phénomène foncièrement dynamique dans la mesure où le nombre d'espèces d'insectes s'accroît rapidement, et selon toute apparence de façon asymptotique avec celui des plantes-hôtes (Strong, 1979). La faune d'arthropodes des îlots de mangrove préalablement défaunés est restaurée en quelques années (Sim-

berloff, 1978) et il suffit de quelques milliers, voire de quelques centaines d'années, pour que des espèces végétales introduites hébergent un nombre d'espèces d'insectes phytophages (généralement prélevées sur la faune autochtone) sensiblement égal à celui d'autres espèces introduites ou à celui des espèces natives (Strong, loc. cit.).

Selon Gilbert et Smiley (1978) il est vraisemblable que la plupart des taxa supérieurs de plantes tropicales hébergent au moins quelques groupes d'insectes qui leur sont associés et avec lesquels ils sont supposés avoir coévolué. Aussi, ne peut-on véritablement comprendre les caractéristiques des peuplements de plantes comme d'insectes, que si l'on est à même de préciser comment ils interagissent les uns avec les autres (Gilbert, 1977).

L'association plante-insecte peut être le témoignage d'une longue coévolution qui a pu notamment contribuer à la fois à favoriser l'apparition, ou à accroître, la diversité des composés allélochimiques des plantes et les tolérances complémentaires des insectes à certains d'entre eux (Fraenkel, 1959, 1969 ; Dethier, 1970, 1976, 1977). Des milliers de générations ont sans doute été nécessaires pour que commencent à se traduire morphologiquement ou physiologiquement les pressions sélectives réciproques de la coévolution (Strong, 1979). L'étroite association taxinomique entre plante-hôte et phytophages qui en a quelques fois résulté a pu persister sur de longues périodes géologiques, comme l'a montré Opler (1973, 1974) chez les Lépidoptères mineurs de feuilles de chênes.

Cependant, des changements écologiques et biogéographiques affectant les associations plante/insecte ont pu se produire sans qu'aucune coévolution n'intervienne. Dans ces cas, ces associations sont plus fortuites et labiles que celles issues de la coévolution (Strong, 1979). Ceci a conduit Gilbert (1978) à distinguer la « monophagie écologique » de la « monophagie de coévolution ». Toute la question par rapport au problème qui nous intéresse ici, à savoir le rôle éventuel de la coévolution dans le déterminisme de la structure des peuplements, est de pouvoir distinguer les associations coévolutives de celles qui ne le sont pas.

Parmi les très nombreux facteurs évoqués plus haut et auxquels on a reconnu un rôle dans le déterminisme de la structure des peuplements, les substances allélochimiques sont considérées comme des « facteurs clés » pour la théorie coévolutive de la structure des peuplements. Toutefois, qu'une substance chimique synthétisée par la plante ait pour fonction majeure de faire office de barrière défensive contre les organismes animaux phytophages n'est pas une notion évidente. C'est plus une hypothèse, controversée par certains, qui s'intègre dans une certaine façon de penser l'écologie depuis une vingtaine d'années. Cette hypothèse s'appuie cependant sur un certain nombre de faits, à savoir : toxicité effective de certaines de ces substances d'origine végétale pour une

certaine catégorie d'organismes animaux ; capacité qu'ont certains de ces derniers de contourner ces barrières toxiques par divers processus de détoxification supposés avoir été mis en place, eux aussi, par le jeu de la sélection naturelle ; capacité de certaines autres substances végétales non toxiques de former des complexes dont l'effet, sinon le rôle, serait de réduire la digestibilité de la plante pour l'organisme animal qui les consomme.

LES SUBSTANCES ALLELOCHIMIQUES

Il n'y a pas entre les catégories de substances allélochimiques le cloisonnement marqué que laissent suggérer les attributions habituelles (Moretti, comm. pers.). Ainsi, pour qualifier une substance d'alcaloïde, suffirait-il, à la limite, qu'elle soit dotée d'un atome d'azote et qu'elle soit basique. La L-DOPA, par exemple, peut être considérée comme un alcaloïde, aussi bien que comme un acide aminé de substitution. Toute substance contenant un hydroxyle phénolique peut être appelée produit phénolique ; ce sont, par exemple, les tanins bien connus. Les terpènes représentent un domaine extrêmement vaste. Ils abondent dans les Conifères et les Euphorbiacées notamment. Le latex de nombreuses plantes en contient.

Aussi, y a-t-il toutes sortes de clés possibles pour classer ces substances. Celle adoptée ici est celle retenue dans la théorie coévolutive telle qu'elle est formulée par Feeny (1975, 1976) et Rhoades et Cates (1976). Les toxines sont opposées aux substances qui ne sont pas toxiques mais dont le seul effet est de réduire la digestibilité de la plante. Encore faut-il préciser que l'une et l'autre notion n'ont de sens que par rapport à un type d'organisme particulier. Dans les problèmes abordés ici, il s'agit de la toxicité ou de la digestibilité des plantes par rapport aux seuls invertébrés qui exploitent ces plantes-hôtes comme aliments. Il va de soi qu'une substance toxique pour un insecte ne l'est pas nécessairement pour un mammifère. Aussi les généralisations issues de la base biochimique de la théorie coévolutive de la structure des peuplements d'invertébrés ne valent-elles pas nécessairement pour les vertébrés (voir à ce sujet, les discussions de Freeland et Janzen, 1974 ; Harborne, 1977, pp. 130-151, et Hladik et Hladik, 1977).

Par toxines, on entend des substances allélochimiques qui sont létales pour les invertébrés phytophages ou qui réduisent leur viabilité ou leur fécondité. Parce que la toxine agit directement sur le processus métabolique du phytophage, une tolérance aux toxines est éventuellement sélectionnable chez celui-ci. Rares sont les toxines qui n'aient pu, quelque part, être contournées par sélection par au moins une population d'insectes qui a coévolué avec la population de la plante. Aussi, les toxines ne sont-elles efficaces en tant que défense, et pour autant que tel est le rôle

auquel les a conduit la sélection, que si elles sont très diversifiées et que chacune d'elles est peu répandue.

Par substances réduisant la digestibilité de la plante à l'égard de ses consommateurs potentiels, on entend une catégorie de substances allélochimiques dont la cible est la protéine de la plante elle-même, donc l'aliment ingéré par le phytophage, mais non directement le métabolisme de celui-ci. L'élément important dans le raisonnement suivi dans la théorie coévolutive est que de telles substances ne peuvent être que subies et ne sont généralement pas contournables par sélection. Pour être efficaces de telles substances doivent nécessairement être très répandues et à fortes concentrations.

TOXINES

Suivant Harborne (1977) on distinguera les toxines à base d'azote et les toxines non azotées.

TOXINES A BASE D'AZOTE :

Il s'agit notamment des acides aminés non protéiques ou de substitution (Fowden, 1970). Ils sont ainsi qualifiés parce qu'ils ne sont pas habituellement incorporés dans la synthèse des protéines. S'il arrive qu'ils le soient par erreur, l'organisme produit des enzymes qui ne peuvent pas fonctionner normalement et entraînent la mort de l'organisme (Rosenthal et coll., 1976). Ces acides aminés non protéiques et toxiques sont assez caractéristiques des graines de Légumineuses (Bell, 1972). Un exemple classique est la canavanine qui « mime » l'arginine dont elle ne diffère que par un groupement CH_2 remplacé par une molécule d'oxygène. La canavanine est présente en particulier dans les graines du haricot Jacques *Canavalia ensiformis* et de *Dioclea megacarpa* dont elle peut représenter jusqu'à 10 % de leur poids sec. Si la canavanine est toxique pour un grand nombre d'espèces d'insectes, on connaît néanmoins un Coléoptère bruchide du Costa Rica, *Caryedes brasiliensis*, dont les larves accomplissent leur développement complet en se nourrissant exclusivement des graines toxiques de *Dioclea* (Janzen, 1975 b). Les larves de ce bruchide sont dotées d'une arginyle-tRNA synthétase qui discrimine la L-arginine et la L-canavanine. Il en résulte que la substitution de la L-arginine est prévenue, contrairement à ce qui se passe chez des animaux incapables de détoxifier la canavanine (Rosenthal et coll., 1976 ; Janzen, 1977). La larve de ce bruchide n'est pas seulement capable d'éviter la canavanine, elle en dégrade jusqu'à 60 % en canaline et urée. Grâce à une uréase particulièrement active, l'urée est à son tour dégradée en ammonium qui peut ainsi être récupéré. Ce qui fait dire à Janzen (1977) que *Caryedes brasiliensis* est un spécialiste de la canavanine.

Un autre exemple d'acide aminé non protéique et toxique pour nombre d'insectes est la L-DOPA, autrement dit la 3,4-dihydroxy-

phénylalanine, dont il est bien connu qu'elle interfère avec l'activité de la tyrosinase dans le processus qui conduit au durcissement et à la mélanisation de la cuticule des insectes. Notons que si la L-DOPA peut provoquer la mort des insectes, elle s'avère relativement peu toxique pour les mammifères (Harborne, 1977), ce qui illustre ce que nous disions plus haut. La L-DOPA est présente aussi dans les graines de Légumineuses, où elle représente une barrière chimique efficace contre l'action des insectes. On la trouve, notamment, à l'état libre à une concentration aussi forte qu'inhabituelle (de 6 à 9 %) dans les graines du genre *Mucuna* en Amérique centrale (Bell et Janzen, 1970). En relation avec cette propriété, ces auteurs ont constaté qu'au moment précis de leur maturité où la concentration en L-DOPA libre est justement la plus forte, les graines de *Mucuna* étaient libres de toute attaque aussi bien d'insectes que de petits mammifères granivores. Rehr et coll. (1973) ont confirmé expérimentalement qu'à la forte concentration trouvée naturellement dans les graines de *Mucuna*, la L-DOPA inhibait complètement la prise de nourriture en provoquant la mort des chenilles du noctuide *Prodenia eridania*, et que l'effet toxique pouvait même être sensible à faible concentration au moins chez cette espèce de Lépidoptère. Le rôle écologique de la L-DOPA est suggéré dans le choix de la plante-hôte, *Mucuna* ou autres Légumineuses, exercé par les bruchides de la forêt brésilienne (Janzen, 1969). Il peut arriver que de deux espèces d'arbres de la famille des Légumineuses vivant côte à côte, l'une dont les graines sont riches en L-DOPA soit libre de toute infestation due aux bruchides, alors que l'autre dont les graines sont dépourvues de substances allélochimiques défensives soit très attaquées par ce coléoptère.

Une autre famille de toxines azotées importante par le rôle qu'elle joue à l'égard des animaux, est celle des hétérosides cyanogénétiques. Ce sont principalement des hétérosides du nitrile phénylglucoside. Hydrolysée par des enzymes spécifiques (glucosidase ou oxynitrilase) ou par des acides la molécule hétérosidique se scinde et libère de l'aldéhyde benzoïque, un ou plusieurs oses (essentiellement du D-glucose) et surtout de l'acide cyanhydrique HCN capable de provoquer de graves intoxications chez une grande variété d'espèces, aussi bien chez les vertébrés que chez les invertébrés. On trouve ces toxines notamment dans les graines des arbres fruitiers communs de la famille des Rosacées comme l'abricotier, l'amandier, le cerisier, le poirier, le pommier, le pêcher et le prunier où ils peuvent atteindre de très fortes concentrations. Pour 100 grammes de poids frais, les graines de pêcher libèrent environ 150 milligrammes d'HCN ; celles des noyaux d'abricotier (*Prunus armeniaca*) peuvent être plus toxiques encore puisqu'elles peuvent libérer 275 mg d'HCN par 100 g de poids frais. Les hétérosides cyanogénétiques font aussi partie de l'arsenal toxique des baies de l'Arum tacheté (*Arum maculatum*, Aracée). On les trouve

à des concentrations variables chez deux légumineuses largement répandues : le Pied-de-poule (*Lotus corniculatus*) et le Trèfle blanc (*Trifolium repens*) sur lesquels on reviendra plus loin. Encore ne s'agit-il avec ces quelques exemples que d'une infime partie du large éventail de plantes présentant cette caractéristique défensive : la capacité de libérer HCN a été reconnue chez au moins 800 espèces de plantes représentant 70 à 80 familles (Harborne, 1977).

Très proches des hétérosides cyanogénétiques par leur biosynthèse, les glucosinolates sont un nouvel exemple d'hétérosides azotés toxiques pour nombre d'invertébrés lorsqu'ils se trouvent à forte concentration comme cela se produit chez les espèces naturelles de *Brassica*. Les glucosinolates sont une composante quasi constante de la panoplie biochimique de la famille des Crucifères. Toutes les graines de moutarde, notamment, contiennent un tel hétéroside où le D-glucose s'attache directement à un atome de soufre. La toxicité est due à des isothiocyanates d'allyle, appelés communément huiles de moutarde, qui sont libérés par l'action de la myrosinase, une enzyme présente avec les hétérosides sulfurés dans les feuilles de Crucifères.

Des différents glucosinolates présents chez ces plantes, la sinigrine (ou sinigrósíde) en est certainement le composé majeur. L'huile de moutarde qu'elle contient n'est pas seulement un répulsif alimentaire pour la plupart des invertébrés, elle peut aussi être toxique (à une concentration de 0,1 % du poids frais de feuille) pour certains d'entre eux comme les chenilles du Lépidoptère *Papilio polyxenes* (Erickson et Feeny, 1974 ; Blau et coll., 1978). Cependant, si la sinigrine a une fonction nettement défensive à l'égard des insectes pour lesquels les Crucifères ne représentent pas une ressource habituelle, elle peut en revanche avoir un rôle attractif pour ceux dont les larves se nourrissent essentiellement de Crucifères, comme la Piéride du chou *Pieris brassicae* et l'aphide *Brevicoryne brassicae* (Dethier, 1970). Chez *P. brassicae*, par exemple, la sinigrine intervient à la fois comme un facteur de stimulation de la ponte de la femelle et comme un facteur phagostimulant chez la chenille. Les larves refusent de s'alimenter si la sinigrine est absente et l'on peut induire artificiellement la ponte de la femelle sur un substrat inhabituel simplement en imbibant celui-ci de sinigrine. On a là un exemple remarquable de réutilisation à leur profit d'une substance défensive d'une plante par un insecte phytophage relativement spécialisé.

Cependant, si le choix des Crucifères comme site de ponte par les femelles de *Pieris* obéit, au moins en partie, à la présence de glucosinolates dans les feuilles (Ma et Schoonhoven, 1973), celle-ci n'en est pas pour autant un indicateur de la valeur nutritive de cette plante-hôte à l'égard des chenilles (Chew, 1975, 1976). Ce dernier auteur qui a étudié plus spécialement deux espèces de *Pieris* (*P. napi* et *P. occidentalis*) vivant dans le sud des Montagnes

Rocheuses du Colorado a montré que si les femelles ne déposaient leurs œufs que sur des feuilles de Crucifères contenant des glucosinolates, la distribution de ces œufs sur les différentes espèces de Crucifères tendait plutôt à refléter la qualité nutritive de celles-ci en tant que ressources alimentaires par les chenilles. La sélection porterait davantage sur le comportement alimentaire des larves que sur la spécialisation progressive du comportement de ponte des femelles adultes.

Les toxines azotées les plus renommées restent cependant les alcaloïdes : aconitine des aconits et dauphinelles, aronidine de l'*Arum* tacheté, atropine de la Belladone, berbérine du *Mahonia*, chélidonine des chélidonies et symphorines, colchicine des colchiques, spartéine des lupins, strychnine des *Strychnos*, cytisine du Cytise et du Genêt d'Espagne, évonine du Fusain d'Europe, lophocérine du Cactus Senita, lycorine des Amaryllidacées, solanocapsine et démissine des *Solanum*... ; on pourrait citer ainsi au moins 5 500 alcaloïdes dont la structure est connue. Selon Harborne (1977), il en existerait encore autant dont la structure est à l'étude. Le vocable alcaloïde recouvrant en fait un éventail extrêmement étendu de structures chimiques depuis le noyau pipéridine monocyclique de la conine et de la conicéine de la Grande ciguë (*Conium maculatum*, Ombellifères), aux noyaux hexa- ou heptacycliques de la solanine de *Solanum tuberosum* et de la strychnine des *Strychnos* (Harborne, 1977).

Il faut souligner que la tristement célèbre réputation de toxicité de certains alcaloïdes est essentiellement définie par rapport à l'homme ou au bétail. Or, un alcaloïde toxique pour l'homme ou pour d'autres mammifères ne l'est pas nécessairement pour les invertébrés, ni même pour les autres classes de vertébrés et vice-versa. La toute relative toxicité des alcaloïdes est par ailleurs très variable d'un alcaloïde à l'autre quant à son action. On considère généralement que le groupe des alcaloïdes pyrrolizidines est l'un des plus toxiques, tout au moins à l'égard du bétail (Keeler, 1975). Certains insectes peuvent s'accommoder fort bien de la présence d'alcaloïdes pyrrolizidines chez leurs plantes-hôtes, comme c'est le cas des chenilles des Lépidoptères *Arctia caja* et *Tyria jacobaeae*, qui, dans les prairies d'Angleterre, accomplissent leur développement complet sur deux espèces de *Senecio*, la Jacobée *Senecio jacobaeae* et *S. vulgaris*, dont les feuilles sont pourtant puissamment protégées des herbivores grâce à la présence d'une série d'alcaloïdes de type pyrrolizidine. Ces insectes sont même capables de stocker les six alcaloïdes de la Jacobée — on en retrouve jusque dans les œufs — et de réaliser in-vivo la transformation d'un alcaloïde en un autre (Harborne, 1977). Chez les Lépidoptères danaidés, dont les chenilles se nourrissent exclusivement d'*Asclepias*, l'un des alcaloïdes pyrrolizidines des *Senecio* est même réutilisé par le mâle dans la parade sexuelle (Edgar et Culvenor, 1974 ; Edgar et coll., 1974). Chez le puceron *Acyrtosia*

phon spartii qui se développe sur le Genêt à balais en Europe de l'Ouest, les adultes changent de sites alimentaires à mesure que les cosses s'agrandissent ; un mouvement qui coïncide avec les déplacements de la spartéine d'un organe à l'autre de la plante. L'alcaloïde aurait, dans ce cas, un rôle phagostimulant (Smith, 1966). La possibilité d'un effet attractif ou de repérage gustatif des alcaloïdes a aussi été suggéré chez les primates par Hladik et Chivers (1978).

Cela ne signifie évidemment pas que les alcaloïdes ne sont pas toxiques vis-à-vis des invertébrés et notamment des insectes, bien que de la multitude d'alcaloïdes synthétisés par les diverses espèces de plantes, peu il est vrai, ont été étudiés pour leur rôle dans l'interaction plante-insecte (Beck et Reese, 1976). L'essentiel des données disponibles concernent les insectes des Solanacées, et surtout, bien sûr, le Doryphore. Sept alcaloïdes, dont la solanine et la démissine, sont connus pour inhiber la prise de nourriture chez le Doryphore adulte (Sturchkow, 1959 ; Sturchkow et Low, 1961), huit autres dont l'aconitine et la colchicine sont très fortement toxiques pour ses larves (Buhr et coll., 1958). Si le Doryphore cause des ravages aux plantations de *Solanum tuberosum* en Europe continentale et en Amérique du Nord, il ne parvient pas à assurer son développement sur le *Solanum demissum* qui pousse à l'état naturel en Amérique du Sud. Or, l'un et l'autre *Solanum* contiennent un alcaloïde, la solanine et la démissine respectivement, dont la structure de type stéroïde est très semblable. La petite différence qui distingue solanine de démissine suffit cependant à expliquer que le Doryphore arrive à détoxifier l'une et pas l'autre.

La toxicité de certains alcaloïdes pour des insectes est aussi clairement montrée par l'exemple des drosophiles des cactus vivant dans le désert de Sonora au nord-ouest du Mexique. Les alcaloïdes présents dans le stipe des cactus sont fortement toxiques pour toutes les espèces de *Drosophila* en général, à l'exception de l'une d'elles qui est associée spécifiquement à une espèce donnée de cactus : à savoir *Drosophila pachea* sur Senita *Lophocereus schottii*, *D. mojavensis* sur Agria *Machaerocereus gummosus* et Organ pipe *Stenocereus thurberi*, *D. nigrospiracula* sur Saguaro *Carnegia gigantea* et Cardon *Pachycereus pringlei* (Fellow et Heed, 1972 ; Heed, 1978). Le Cactus senita renferme deux alcaloïdes, la lophocéréine et la pilocéréine à des concentrations respectives de 0,18 et 0,60 pour cent. L'un et l'autre sont toxiques pour les huit espèces sympatriques de *Drosophila* des cactus. En revanche, *D. pachea*, l'espèce associée au Senita, peut tolérer jusqu'à 14 % de pilocéréine et 10 % de lophocéréine. Chez le Cactus saguaro, l'alcaloïde est encore différent, il s'agit de la carnégéine. Or, celle-ci est, cette fois, toxique pour *D. pachea* mais pas pour *D. nigrospiracula*, l'espèce associée au Saguaro (Kircher, 1969 ; Kircher et Heed, 1970 ; Kircher et coll., 1967). Avec les alcaloïdes des cactus on a un nouvel exemple illustrant l'assertion, avancée

au début de ce paragraphe, selon laquelle il est peu de substances allélochimiques issues des plantes, toxiques d'une façon générale pour les insectes, qui ne soient contournées par sélection par au moins une population d'une espèce.

On connaît encore quelques protéines, les phytohémagglutinines (ou lectines), qui, contrairement à l'immense majorité des protéines peuvent être toxiques pour certains animaux. Ces glycoprotéines sont très répandues en particulier dans les graines de Légumineuses. On en connaît dans les graines de Cytise, de Glycine et surtout dans celles de différents haricots, de l'Arachide, de la Lentille et du Pois commun. Selon Janzen et coll. (1976) ces protéines seraient, comme les autres toxines, des substances allélochimiques défensives limitant la pression de consommation des herbivores. Cette interprétation repose en partie sur le choix de la plante-hôte exercé par la bruche *Caliosobruchus maculatus*. Si cette bruche consomme les graines du pois *Vigna unguiculatus* et non celles du Haricot commun *Phaseolus vulgaris*, cela tiendrait, selon Janzen et coll (loc. cit.) à ce que les premières ne contiennent pas de phytohémagglutinines alors que les secondes en sont richement pourvues. Toutefois, le Haricot commun est largement utilisé par la Bruche du haricot *Acanthoscelides obtectus* (Huignard et Biémont, 1978), aussi la véritable fonction de ces protéines reste-t-elle encore très conjecturale.

TOXINES NON AZOTÉES

Pour être toxique, il n'est pas nécessaire que la structure d'une substance chimique d'origine végétale comprenne un atome d'azote ; des terpénoïdes ou de simples hydrocarbones peuvent avoir le même effet (Harborne, 1977). Parmi les terpénoïdes, par exemple, il existe deux catégories de substances particulièrement toxiques, les saponines et les glucosides cardiotoniques.

Les saponines sont des hétérosides d'alcools aliphatiques communs chez les plantes. Leur hydrolyse libère d'une part toute une variété d'oses et d'autre part un aglycone dérivé de triterpènes ou de stérols. *Phytolacca dodecandra* (Phytolacaceae, un arbuste lianescent des savanes périmforestières d'Afrique, contient une grande quantité de saponines, en particulier dans ses fruits (Rothschild, 1972 b ; Rodriguez et Levin, 1976 ; Harborne, 1977). L'intérêt du *Phytolacca* tient à son utilisation dans le contrôle de l'extension de la bilharziose en Afrique orientale. Les saponines de *Phytolacca* sont non seulement toxiques pour les poissons et bon nombre d'insectes comme la plupart des saponines connues (Harborne, 1977), mais aussi pour les Mollusques gastéropodes qui sont les hôtes intermédiaires du Trématode *Schistosoma*, responsable de la bilharziose (Aklilu Lemma, 1970). En favorisant la multiplication massive du *Phytolacca*, on a donc un moyen de limiter l'extension de cette grande endémie. Il existe, cependant, des organismes animaux chez les vertébrés comme chez les invertébrés

qui s'accommodent fort bien des saponines du *Phytolacca*, lequel représente une de leurs ressources alimentaires essentielles. Chez les vertébrés, on trouve un Daman (*Procavia*) qui se nourrit abondamment des fruits de cette plante (Sale, 1965 ; Rothschild, 1972b) ; chez les invertébrés, on connaît deux drosophilides du genre *Gitona* dont les larves sont mineuses de ses feuilles (Ghiday, 1971 ; Tsacas et Teshome, 1981 ; Lachaise et Tsacas, 1982) et un autre, *Zaprionus tuberculatus*, dont les larves se développent dans ses fruits (Beruga et Olembo, 1971).

L'autre catégorie d'hétérosides stéroïques dont le rôle dans les interactions plantes-animaux est important, rassemble ce que l'on est convenu d'appeler les glucosides cardiotoniques, à cause du rôle qu'ils ont sur l'appareil circulatoire des organismes. Ces composés allélochimiques sont le moteur des interactions entre les *Asclepias*, le Monarque et le Geai bleu. Ce système remarquable qui a été analysé en détails par de nombreux auteurs (Brower, 1969 ; Brower et Brower, 1964 ; Brower et coll., 1967 ; Rothschild, 1972 ; Brower et coll., 1972 ; Roeske et coll., 1976 ; Reichstein et coll., 1968) est si connu qu'il n'est pas nécessaire d'y revenir longuement. Rappelons pour mémoire que les Asclepiadaceae de la région néotropicale et du sud de la région néarctique comprennent des espèces qui produisent des glucosides cardiotoniques toxiques pour les insectes en général mais aussi pour les vertébrés. Quelques insectes, en particulier le Monarque *Danaus plexippus* et quelques autres Lépidoptères danaïdes, ont cependant réussi non seulement à développer une tolérance à l'égard de ces toxines, mais aussi à les réutiliser à leur profit. Comme on l'a déjà vu à propos de certains alcaloïdes pyrrolizidines, que certains Lépidoptères — dont les danaïdes — sont capables de stocker, les chenilles du Monarque assimilent ces substances qui sont par la suite retenues par les adultes. Avertis par le goût amer des glucosides cardiotoniques, les prédateurs tels que le Geai bleu, ont appris à associer les couleurs vives du Lépidoptère avec la présence de la toxine (couleur aposématique). Ces prédateurs ont ainsi exercé une forte sélection qui a conduit à l'établissement d'un système mimétique très complexe entre Lépidoptères (mimétisme batésien et müllerien entre espèces, mais aussi automimétisme résultant de ce qu'au sein de l'espèce *Danaus plexippus* les individus ne sont pas tous incontestibles pour les prédateurs). L'autre conséquence de la tolérance des chenilles de certains danaïdes à l'égard des glucosides cardiotoniques de certains *Asclepias* ou d'autres genres d'Asclepiadaceae, est son incidence directe sur la structure des peuplements de Lépidoptères exploitant ces plantes-hôtes. Grâce à leur barrière chimique défensive, celles-ci n'hébergent qu'un nombre très restreint d'espèces de Lépidoptères qui n'exercent sans doute que fort peu de pression compétitive les unes par rapport aux autres dans l'exploitation de ces ressources. Cela s'est traduit chez le Monarque et chez quelques autres da-

naïdes par une relative spécialisation sur ces plantes-hôtes « protégées ».

Il ne s'agit là que de quelques exemples de toxines non azotées, il en existe bien d'autres sur lesquelles on n'insistera pas ici, telles que les flavonoïdes, les quinones, les polyacétylènes ou encore les aflatoxines. En revanche, il est intéressant de faire allusion aux coumarines car ces substances illustrent un palier évolutif possible dans l'établissement progressif d'une barrière chimique défensive au sein d'une famille de plantes en réponse à la pression sélective des insectes phytophages.

Les coumarines sont des produits de détoxification des phénols de plantes. Parmi ces substances, la plus répandue est sans doute l'acide p-coumarique qui est un acide phénolique issu de l'acide cinnamique par diverses réactions d'hydroxylation. Chez les graminées, la tyrosine-ammonia-lyase fournit directement l'acide p-coumarique à partir de la tyrosine. Le rôle de l'acide p-coumarique sur la croissance ou la reproduction des insectes a été notamment montré par Todd et coll. (1971). Mais ce n'est que récemment que Berenbaum et Feeny (1981) ont montré tout l'intérêt, par son incidence sur les insectes, d'un groupe de coumarines, les furanocoumarines. Chez ces dernières, l'anneau furane peut se présenter sous une forme linéaire ou sous une forme angulaire. Or, si la xanthotoxine, une furanocoumarine linéaire, n'est pas notablement toxique pour les chenilles du *Papilio polyxenes* dont il a déjà été question précédemment à propos des huiles de moutarde, en revanche, l'angelicine, une furanocoumarine angulaire, réduit le taux de croissance et la fécondité de ce papillon. Si la xanthotoxine est très répandue chez de nombreuses plantes de la famille des Ombellifères, il n'en va pas de même de l'angelicine qui n'est connue que de deux tribus d'Ombellifères, considérées comme relativement récentes sur le plan évolutif, les Apieae et les Peucedaneae. Plus généralement, les furanocoumarines linéaires sont présentes dans au moins huit familles de plantes, alors que les furanocoumarines angulaires n'existeraient que chez les deux tribus d'Ombellifères mentionnées et chez certaines Légumineuses (Berenbaum, 1978). Il importe de souligner que si de nombreuses plantes sont connues pour synthétiser des furanocoumarines linéaires en absence de furanocoumarines angulaires, en revanche, il est peu de plantes (s'il en existe) qui produisent des formes angulaires en absence de formes linéaires. Berenbaum et Feeny (1981) déduisent de ces arguments que le processus biosynthétique conduisant à la position angulaire de l'anneau furane a dû être un événement évolutif plus récent qui pourrait avoir été une réponse des populations de certaines Ombellifères aux pressions sélectives exercées par des insectes phytophages spécialisés, adaptés à se nourrir de furanocoumarines linéaires.

SUBSTANCES NON TOXIQUES RÉDUISANT LA DIGESTIBILITÉ DE LA PLANTE

Cette seconde catégorie de substances s'oppose, dans l'optique de leur rôle supposé dans la théorie coévolutive, à l'ensemble des toxines dont il a été question jusqu'à présent. A la très grande variété des toxines produites par les plantes fait face la faible diversité des substances non toxiques dont l'effet majeur serait de réduire la digestibilité de la ressource ingérée par le phytophage. D'un côté, on a affaire, avec les toxines, à des substances relativement spécifiques qui agissent directement sur le métabolisme du phytophage, et de l'autre à des substances non spécifiques dont l'action sur ce dernier n'est qu'indirecte. La raison d'être de cette seconde catégorie de « Substances Réduisant la Digestibilité de la Plante », que l'on appellera désormais de façon abrégée SRDP, est leur capacité à former des complexes avec les protéines de la plante. Ce sont les complexes ainsi formés que l'organisme phytophage aura du mal à assimiler. Il est juste de souligner que cette capacité des SRPD à former des complexes avec les protéines est davantage suggérée que définitivement démontrée et que son existence reste conditionnelle (Cadman, 1960 ; Handley, 1961 ; Williams, 1963 ; Loomis et Battaile, 1966 ; Feeny, 1968 et 1970 ; Rhoades et Cates, 1976).

Les plus répandues de ces substances dans le règne végétal sont les tanins (= tannins) qui se trouvent en quantités importantes chez les ligneux, en particulier chez les Rosaceae, les Ericaceae, les Sterculiaceae et les Légumineuses, aussi bien dans les écorces que dans les racines, les feuilles et les fruits. Ces substances se localisent dans les vacuoles des cellules végétales. Lorsque la larve de phytophage écrase dans ses mandibules le tissu végétal, les tanins et les protéines qui sont normalement « compartimentalisés » dans différentes zones de la cellule, se trouvent en contact les uns avec les autres. Des liaisons apparaissent alors entre les tanins et le peptide ou d'autres groupes fonctionnels pour aboutir à la formation de complexes tanoides. De telles liaisons empêchent les protéines d'être attaquées par la trypsine ou d'autres enzymes digestives du phytophage (Feeny, 1969). La structure chimique des tanins est très variable, mais comporte toujours une partie polyphénolique. On distingue ainsi deux groupes de tanins : les tanins hydrolysables résultant de l'estérification par des acides polyphénoliques simples, tels que l'acide gallique, des fonctions alcooliques du glucose auquel ces acides sont combinés ; et les tanins condensés, non hydrolysables qui ont un poids moléculaire plus élevé et qui rougissent par oxydation. Les tanins sont responsables du noircissement rapide des feuilles de certains végétaux après la cueillette, ou de la couleur de certains fruits ou de certains organes après la récolte (café, thé, tabac).

Les tanins sont particulièrement abondants dans les différentes structures des chênes ; on en trouve 20 pour cent dans l'écorce et de 50 à 70 pour cent dans la galle induite par un Hyménoptère cynipide dans le bourgeon foliaire du chêne. Cette galle est, du reste, la principale source d'extraction du tanin officinal. Le rôle des tanins chez les chênes et les fougères sera repris et illustré dans la discussion finale.

Bien qu'elles ne rentrent pas dans la définition classique des tanins, les résines phénoliques qui ont la capacité de former des complexes avec les protéines, sont fonctionnellement des tanins. Rhoades et Cates (1976) ont particulièrement étudié les résines phénoliques des créosotes (*Larrea*) qui sont des arbustes dominants des déserts du sud-ouest des Etats-Unis et de l'Amérique du Sud. Alors que les tanins sont des phénols hydrophiles de structure polymère, qui précipitent les protéines et l'amidon, la résine de créosote est composée de phénols lipophiles de structure monomère formant des complexes qui sont assez solubles dans l'eau. Rhoades et Cates (loc. cit.) ont montré que si la résine phénolique des créosotes était répulsive à toutes les concentrations à l'égard d'un acridide (Orthoptère) généraliste, elle ne l'était, en revanche, qu'à forte concentration à l'égard des chenilles d'un géométride (Lépidoptère) monophage. De plus, à faible concentration, cette résine devenait attractive pour ces dernières, ce qui suggère qu'elle peut agir comme un indicateur alimentaire pour le phytophage spécialisé. Selon ces auteurs, la résine de créosote interviendrait comme substance allélochimique défensive selon un mécanisme semblable à celui des tanins du chêne étudiés par Feeny (1970).

La résine de créosote serait ainsi typiquement une SRDP. Celle de la Légumineuse *Hymenaea courbaril* peut contribuer aussi à augmenter fortement la dureté des cosses produites par les populations de cette plante au Costa Rica où la pression exercée par les curculionides « prédateurs » de graines est sévère (Janzen, 1975 a).

La présence de phénoloxydase (PO) dans les feuilles de créosote contribuerait à produire avec la résine des quinones qui lieraient encore davantage les protéines par des ponts covalents ; ou bien encore conduirait, par la condensation oxydative des composants de la résine, à la formation de polymères du type des tanins condensés qui sont des composés beaucoup plus difficiles à digérer par le phytophage que les constituants de structure monomère de la résine (Rhoades et Cates, 1976). Le rôle des phénoloxydases comme facteur aggravant la possibilité d'assimilation par les phytophages des protéines contenues dans les feuilles avait déjà été suggéré auparavant par Levin (1971).

LES MECANISMES : DE LA GENETIQUE DES POPULATIONS A LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS

Selon la théorie coévolutive, la structure des peuplements de plantes tout comme celle des peuplements d'herbivores qui s'en nourrissent, trouveraient leur origine dans l'ajustement mutuel de la génétique des populations de plantes et de la génétique de la sélection de l'hôte chez les populations d'herbivores qui les exploitent. Parce que le choix des plantes-hôtes apparaît comme au moins partiellement déterminé génétiquement chez les herbivores en général et chez les insectes en particulier, Lépidoptères *Pieridae* (Hovanitz et Chang, 1963, 1965), Diptères *Tephritidae* (Bush, 1969, 1974 ; Huettel et Bush, 1971) par exemple, on peut raisonnablement s'attendre à ce que des différences interspécifiques et intra-spécifiques de la composition biochimique de plantes-hôtes influencent l'évolution du comportement de ponte de l'herbivore (Rausher, 1979, 1980 a). A plus long terme, cela peut conduire chez ce dernier à la différenciation génétique de races, dépendant de plantes-hôtes différentes, entre lesquelles les flux de gènes se trouvent alors remarquablement réduits comme l'ont montré Wood (1980) puis Guttman et coll. (1981) chez les Homoptères *Membracidae* du genre *Enchenopa*. Sachant que les plantes-hôtes exploitées peuvent être localement sympatriques, il est clair qu'un tel phénomène influe directement sur la structure des peuplements de Membracides.

PINS ET COCHENILLES : UNE ÉTROITE COADAPTATION

Dans le sud de la Californie, le Pin pondéreux (*Pinus ponderosa*) est attaqué par la cochenille *Nuculaspis californica*. Par des expériences de transfert des larves de cette cochenille, Edmunds et Alstad (1978) ont montré que les dèmes (sous-populations) de *Nuculaspis californica* présentaient des différences génétiques qui étaient corrélées avec les variations intra-spécifiques des défenses chimiques des pins. La survie des larves transférées était directement liée à la similitude des défenses chimiques des plantes-hôtes d'origine et des plantes-hôtes réceptrices. La fécondation croisée qui régit la reproduction des pins a pour conséquence un taux élevé de recombinaison qui résulte en une très grande variété de phénotypes défensifs. Il existe notamment des variations inter-arbres aussi bien qualitatives que quantitatives des monoterpènes. En réponse à cette diversification des composés défensifs de la plante, la sélection naturelle a conduit à la différenciation de dèmes de la cochenille sur les différents arbres.

POLYMORPHISME DE LA CYANOGENÈSE

Un des exemples les plus remarquables de toxines végétales affectant les interactions plante-animal est celui qui implique les

hétérosides cyanogénétiques, leur présence variable chez deux Légumineuses communes dans les prairies des régions tempérées, le Pied-de-poule (*Lotus corniculatus*) et le Trèfle blanc (*Trifolium repens*), et la façon différente dont chacune de ces plantes est consommée par les limaces et les escargots (Jones, 1972, 1974).

La cyanogénèse est l'aptitude des plantes à synthétiser des composés, les hétérosides cyanogénétiques, qui libèrent de l'acide prussique ou de l'acide cyanhydrique HCN par hydrolyse grâce à une glucosidase spécifique. L'intérêt des populations de *Lotus* et de *Trifolium* étudiées par Jones (loc. cit.) vient de ce qu'elles présentent l'une et l'autre un polymorphisme chimique touchant la cyanogénèse. Des croisements entre formes cyanogénétiques et formes acyanogénétiques ont révélé que celle-ci était contrôlée par deux gènes (G et E). G contrôle la synthèse d'hétérosides cyanogénétiques (linamarine, par exemple) et E l'enzyme (linamarase) permettant l'hydrolyse qui conduit à la production d'HCN. Les populations naturelles présentent quatre génotypes (GE, Ge, gE et ge) qui sont aisément identifiables par le phénotype. Seul le génotype GE est cyanogénétique, les trois autres étant acyanogénétiques. Il était donc commode d'étudier la fréquence de la cyanogénèse dans les populations naturelles de ces deux Légumineuses.

Des différences remarquables ont pu ainsi être mises en évidence entre les différentes populations européennes. Une étroite corrélation existe entre la fréquence de la cyanogénèse au sein d'une population de trèfle et l'isotherme de janvier couvrant l'habitat de cette population. Selon Jones (1966) cette corrélation trouverait son explication dans le fait que les limaces et les escargots, qui se nourrissent indifféremment des deux Légumineuses, consomment préférentiellement les formes acyanogénétiques ; la valeur élevée de l'isotherme de janvier supérieur à 5° C affectant par exemple les populations britanniques de trèfle, permet la présence de ces mollusques tout au long de l'année ; d'où vraisemblablement la fréquence élevée (70 à 95 %) d'individus cyanogénétiques dans les populations de la plante-hôte. Quand les trèfles blancs et les pieds-de-poule commencent à germer au printemps, les jeunes pousses sont, à ce stade critique de leur développement, particulièrement vulnérables aux herbivores. En revanche, la faible fréquence de la cyanogénèse ou même la quasi disparition des génotypes cyanogénétiques dans les populations russes de trèfle peut s'expliquer par les hivers extrêmement rigoureux qui contraignent la plupart des animaux à hiberner. Lorsque au printemps suivant les herbivores redeviennent actifs, les pousses de trèfle ont alors produit une masse de feuilles suffisante pour qu'une quelconque protection contre les herbivores ne soit plus nécessaire.

Précisons que 50 % seulement des 13 espèces de mollusques testées ont montré une préférence marquée pour les formes acyanogénétiques. Les autres se sont avérées plus ou moins tolérantes

aux composés cyanogénétiques grâce à leur capacité de détoxifier HCN. Bien que partielle, cette protection est néanmoins suffisante pour rendre le « détournement » métabolique d'une certaine quantité de précurseurs d'acides aminés vers la synthèse d'hétérosides cyanogénétiques, utiles à ces plantes (Harborne, 1977).

VERS L'AVÈNEMENT DE RACES D'HÔTES CHEZ LES PUCERONS

On trouve chez les pucerons des exemples parlants permettant de comprendre comment la génétique des populations peut être impliquée dans la structure des peuplements d'Homoptères. Müller (1976) a ainsi montré que différentes populations d'une même espèce peuvent différer génétiquement en liaison avec la sélection de la plante-hôte. Cet exemple a déjà été rapporté récemment par Pesson (1980) à propos de ce que cet auteur appelle l'instinct botanique des insectes. Le puceron *Acyrtosiphon pisum* peut se présenter dans une même région ou localité sous deux formes, distinguables par la seule coloration, qui se développent chacune sur une plante-hôte différente : une forme verte vivant sur le Pois, une forme rouge vivant sur le Trèfle. Ces deux formes peuvent se croiser expérimentalement et se reproduire indifféremment sur le Pois ou sur le Trèfle. Le même phénomène se retrouve chez une autre espèce de puceron *Aulacorthum solani* dont on connaît une forme plus ou moins polyphage vivant préférentiellement sur la Pomme de terre et une forme monophage qui ne vit que sur la Pulmonaire (*A. solani langei*). Les hybrides formés dans les deux cas dans des conditions d'absence de choix ne sont pas produits dans les conditions naturelles, en raison de l'isolement des populations résultant d'un choix exclusif de la plante-hôte.

LES TORDEUSES DES CHÊNES

On retrouve une situation assez comparable à celle des pucerons chez la Tordeuse verte *Tortrix viridana* (Lépidoptère, Tortricidae) qui est l'un des principaux défoliateurs des chênes en Europe. Par des observations réalisées au Mont-Ventoux dans le Vaucluse, Du Merle (1981) a mis en évidence la coexistence de deux populations de Tordeuse verte du chêne génétiquement distinctes mais parfaitement interfertiles. L'une est adaptée au Chêne pubescent (*Quercus pubescens*), l'autre au Chêne vert (*Q. ilex*).

Les œufs déposés sur l'écorce des rameaux subissent une diapause estivo-hivernale obligatoire et éclosent au printemps de l'année suivante. Les jeunes chenilles vivent à l'intérieur des bourgeons. Les chenilles nouvelles-nées ne peuvent s'introduire dans les bourgeons que lorsque ceux-ci ont commencé à débourrer. Une synchronisation assez étroite entre l'éclosion des œufs et le débourrement du végétal-hôte est donc indispensable à la survie de l'insecte. Celui-ci est néanmoins capable de se développer avec succès non seulement sur le Chêne pubescent mais aussi sur le Chêne vert,

dont les époques de débourrement diffèrent sensiblement. Ceci résulte du fait que les dates d'éclosion des œufs pondus sur l'une et l'autre essences diffèrent alors elles aussi, et dans le même sens. La persistance du feuillage du Chêne vert explique en partie le phénomène. Mais la cause fondamentale de ce dernier réside dans le fait que deux populations génétiquement distinctes se sont différenciées chez la Tordeuse verte, l'une adaptée au Chêne pubescent et à l'éclosion relativement précoce des œufs, l'autre adaptée au Chêne vert et à l'éclosion relativement tardive des œufs. Le décalage phénologique entre les deux populations se conserve tout au long du cycle de l'insecte, si bien que, dans une station donnée, les adultes originaires des chênes verts volent plus tardivement que ceux originaires des chênes pubescents.

Chez une autre tordeuse du chêne (*Archips semiferanus*) qui cause des dégâts considérables dans les forêts du nord-est des Etats-Unis, Hendry et coll. (1975 a) ont montré qu'une différenciation pouvait apparaître entre populations selon les caractéristiques biochimiques des arbres sur lesquels se nourrissent les chenilles. Les feuilles des différentes espèces de chênes exploitées par la tordeuse contiennent des composés sexuels attractifs qui varient d'une espèce de chêne à l'autre et avec la croissance de la feuille (Hendry et coll., 1975 b). Les *Archips* mâles tentent fréquemment de s'accoupler avec les feuilles de l'hôte blessées par l'action des chenilles. En se nourrissant sur une espèce particulière de chêne, les chenilles de la tordeuse stockent des phéromones issues de cette espèce d'arbre. Mais les chenilles femelles et les chenilles mâles choisissent des composés différents. Alors que les femelles concentrent des acétates tétradécenyloxydes dans ce qui deviendra la glande à phéromones après la métamorphose, les mâles de leur côté concentrent essentiellement du benzaldéhyde. Au cours de la métamorphose, le mâle « mémoriserait » le complexe d'odeurs du méconium pupal. Une fois cette odeur dissipée, le mâle passera le reste de sa vie imaginaire à rechercher sur d'autres arbres-hôtes le même complexe de composés biochimiques. Il localise alors la femelle qui devient réceptive quand elle détecte le benzaldéhyde. Les mâles adultes seraient capables de choisir un partenaire sexuel doté d'un matériel biochimique semblable à celui auquel il a été confronté pendant son alimentation larvaire.

Après l'accouplement, la femelle dépose son œuf avec un complément de phéromones vraisemblablement transféré par la glande à phéromones. A l'éclosion des œufs, au printemps suivant, le complexe de phéromones servirait de message chimique aux larves de premier stade, favorisant ainsi le choix de la plante-hôte (Jermy et coll., 1968 ; Wiklund, 1973 ; Hendry et coll., 1975). On comprend que les chenilles qui éclosent du Chêne écarlate (*Quercus coccinea*) des régions montagneuses du nord-est des Etats-Unis, préfèrent ce chêne à toute autre espèce de *Quercus*. La

conséquence d'un tel mode de sélection de l'hôte est de subdiviser les populations de Tordeuse du chêne en sous-unités potentiellement isolées.

DISCUSSION

La réalité du rôle de la coévolution des insectes et de leurs plantes-hôtes sur la structuration de leurs peuplements respectifs relève, encore aujourd'hui, davantage du domaine de l'hypothèse que de celui de la certitude. L'idée de coévolution entre les insectes et les plantes est certes particulièrement séduisante pour qui tente de justifier les différents types de défense chimique des végétaux par l'utilisation que font les insectes de ces derniers. Mais, si l'on ne peut nier que les caractéristiques chimiques des plantes influent plus ou moins sur la structure des peuplements d'insectes, il est, en revanche, difficile dans la plupart des cas de démontrer qu'il existe une relation causale entre une caractéristique (chimique ou autre) de la plante et une action sélective éventuelle exercée par l'insecte (Williams et Gilbert, 1981). La difficulté augmente encore lorsqu'il s'agit de prouver qu'une population végétale et une population d'insectes, confrontées en permanence l'une à l'autre pendant un grand nombre de générations, ont exercé mutuellement une pression sélective telle qu'elles ont dû coévoluer pour survivre. Williams et Gilbert (loc. cit.) font, en effet, remarquer que la plupart des plantes n'ont pas été exposées au cours du temps à un seul type d'animal, mais à une multitude d'organismes phytophages et pathogènes dont la diversité même a empêché l'évolution de conduire, entre autres conséquences, à une chimie défensive dirigée. L'issue d'une telle confrontation « tous azimuts », voire d'une coévolution multiple, n'a pu être qu'un processus diffus quasiment impossible à vérifier a posteriori par une approche expérimentale.

Une telle approche ne devient possible qu'à partir de groupes de plantes qui ne sont exploitées que par un nombre très limité de taxa spécialisés, les uns et les autres étant susceptibles de présenter des caractéristiques pouvant avoir résulté d'une coévolution plus restreinte.

On dispose finalement, en dehors des systèmes plante-pollinisateur, d'assez peu d'exemples démontrant la réalité de la coévolution. L'un des plus convaincants par sa spécificité, qui n'autorise guère d'autres interprétations, est celui du système *Passiflora-Heliconius*.

LA RÉALITÉ DE LA COÉVOLUTION : L'ŒUF LEURRE DES PASSIFLORES

Gilbert (1976) a montré que, chez les *Passiflora* de la région néotropicale, les Lépidoptères heliconiines sont très vraisemblablement les agents sélectifs à l'origine de plusieurs de leurs caracté-

ristiques morphologiques. Rappelons que les larves d'*Heliconius* prélèvent exclusivement leur nourriture sur les *Passiflora* qui sont pourtant dotées d'une défense chimique (glucosides cyanogénétiques et/ou alcaloïdes) fortement toxique pour les autres insectes. Ces *Passiflora* ont très bien pu avoir « filtré » la plupart des phytophages potentiels à un stade précoce de leur chimie défensive, de telle sorte que les insectes qui sont actuellement les consommateurs spécialisés de ces plantes sont sans doute ceux qui ont réussi à contourner leurs défenses chimiques.

Quelques espèces de *Passiflora* présentent des défenses spécifiques contre les *Heliconius*, telles que des structures qui miment leurs œufs et découragent ainsi les femelles du Lépidoptère de pondre sur une plante qui paraît déjà occupée. Williams et Gilbert (1981) ont montré expérimentalement que les femelles d'*Heliconius* discriminent parfaitement les plantes portant soit de vrais œufs soit des leurres d'œufs, de celles n'en portant pas et qu'elles tendent à moins pondre sur les premières. Aussi a-t-on toutes raisons de penser que le Lépidoptère a vraisemblablement joué le rôle d'agent sélectif dans l'évolution de certaines structures de la plante en imitant les œufs d'*Heliconius*. Précisons que ces derniers sont apparus indépendamment chez des espèces de *Passiflora* appartenant à des sous-genres différents et sont dérivés dans chacun d'eux de structures diverses. On conçoit mieux que de telles structures aient pu se différencier lorsque l'on sait que les heliconiines sont de puissants agents défoliants des *Passiflora*, que les larves de nombreux *Heliconius* sont cannibales et se nourrissent d'œufs et de larves congénériques, et qu'enfin les femelles portent un soin tout particulier à inspecter le site de ponte.

Au sein d'une même espèce de *Passiflora* à large distribution géographique, il peut exister des populations mimétiques et d'autres qui ne le sont pas. Il en va ainsi, par exemple, de *Passiflora ariculata* dont les glandes à nectar pétiolaires sont modifiées en leurres d'œufs d'*Heliconius* à Trinidad, mais qui ne présente aucune structure mimétique au Costa Rica. Lorsque le caractère mimétique existe dans une population de *Passiflora* il est à l'état monomorphe et la plante est toujours exploitée par au moins une espèce d'*Heliconius*.

Dans un peuplement végétal comprenant une dizaine d'espèces de *Passiflora* et autant d'*Heliconius*, l'évolution de leurres d'œufs chez l'une des espèces de *Passiflora* ne peut qu'accroître les chances de maintien de cette espèce de plante. Les *Passiflora* dotées de leurres d'œufs devraient aussi réussir, plus que celles qui en sont dépourvues, à coloniser de nouveaux habitats déjà infestés par des *Heliconius* car les leurres d'œufs devraient assurer une certaine protection pendant la phase vulnérable d'établissement. Le mimétisme des œufs de phytophages apparaît ainsi comme une façon par laquelle une étape coévolutive peut promouvoir la diversité locale des peuplements (Williams et Gilbert, 1981).

Une fois admise, au travers de tels exemples, la réalité de la coévolution, il convient maintenant de chercher à savoir si une substance allélochimique produite par une plante est susceptible d'être, comme les leurres d'œufs, un moyen de défense résultant d'une coévolution avec des insectes phytophages. L'approche d'un tel problème est particulièrement difficile pour les raisons évoquées plus haut, à savoir que la chimie défensive des végétaux a certainement un déterminisme très complexe où la coévolution avec les insectes phytophages n'est sans doute qu'un élément, pour autant qu'elle ait joué un rôle quelconque. Une façon d'appréhender le problème est de le traduire en termes de coûts et de bénéfices pour la population de plantes et pour la population d'insectes phytophages. Il serait notamment fondamental de savoir ce que les substances allélochimiques coûtent à la plante ; autrement dit, de savoir de combien sa valeur adaptative s'accroîtrait si elle ne fabriquait pas et ne stockait pas les composés en question, et de savoir ce qu'il adviendrait de la plante si elle était privée en tout ou en partie de ces composés ? (Janzen, 1975 b). Or, il n'est pas possible d'appréhender directement ces questions, et en particulier la seconde, compte tenu de la quasi-impossibilité de retirer expérimentalement ces composés chimiques. Une approche indirecte, par analogie, est cependant possible à la faveur des modèles « plantes-fourmis », c'est-à-dire des végétaux dont le système de défense consiste dans une association mutualiste étroite avec des fourmis.

FOURMIS OU CYANURE : L'ALTERNATIVE DÉFENSIVE DES ACACIAS

Le rôle écologique des hétérosides cyanogénétiques chez des plantes autres que le Trèfle et les *Lotus* reste encore assez mal connu, si ce n'est dans le genre *Acacia*. Chez ce dernier, en effet, la cyanogénèse a de toute évidence un rôle comparable à celui des colonies de fourmis. Un certain nombre d'espèces de Légumineuses du genre *Acacia*, la plupart d'origine australienne, vivent en Amérique centrale en étroite association mutuelle avec des fourmis du genre *Pseudomyrmex* (Janzen, 1966, 1967 a et b). D'un côté la plante fournit abri et ressource alimentaire (à partir des nectaires), de l'autre côté, les fourmis assurent à l'arbre une protection efficace contre toute une variété d'herbivores. Quand elles sont dérangées, ces fourmis attaquent de façon particulièrement agressive tout maraudeur susceptible de s'approcher.

De telles espèces d'*Acacia* n'ont aucun besoin de défenses chimiques et l'analyse révèle qu'en effet elles en sont dépourvues. En corollaire, chez les espèces d'*Acacia* vivant dans les mêmes régions du monde mais dépourvues de colonies de fourmis, des défenses chimiques sont présentes sous forme de glucosides cyanogénétiques. On a aussi mis en évidence chez ces plantes un second type de toxine qui agit en synergie avec HCN comme le montre la mort rapide des chenilles de leucanie nourries sur

feuilles d'*Acacia*, alors qu'elles sont relativement tolérantes à HCN (Rehr et coll., 1973).

Le rôle des fourmis comme moyen de défense anti-herbivore des *Acacia* a été vérifié expérimentalement : si la colonie de fourmis d'un jeune *Acacia* est retirée artificiellement, l'arbre survit rarement plus de 6 à 9 mois. Bien qu'il ne soit pas possible de réaliser la même expérience avec les *Acacia* dotés de glucosides cyanogénétiques, on peut néanmoins supposer qu'ils sont tout aussi importants pour l'arbre.

La réalité de la base biochimique de la coévolution trouve aussi son fondement dans l'existence de phéromones d'insectes phytophages dont l'origine est la plante-hôte elle-même.

LES PHÉROMONES SEXUELLES DÉRIVÉES DE LA PLANTE-HÔTE

Des composés identifiés comme phéromones d'insectes phytophages ont été découverts chez une grande variété de plantes-hôtes. Un des meilleurs exemples prouvant que des phéromones sexuelles sont directement dérivées de la plante-hôte a été fourni par les Lépidoptères danaïdes qui se rassemblent et se nourrissent sur des plantes contenant des alcaloïdes du type pyrrolizidine (Edgar et Culvenor, 1974 ; Edgar et coll., 1974 ; Schneider et coll., 1975). Or, les phéromones sexuelles des mâles de ces danaïdes sont des pyrrolizines ou des composés hétérocycliques apparentés dont les structures sont semblables à celle des alcaloïdes des plantes-hôtes (Meinwald et coll., 1974).

L'intervention des facteurs nutritionnels dans la maturation et l'élaboration des phéromones a aussi été bien montrée chez plusieurs espèces de Coléoptères *Scolytidae* (Chararas, 1971). L'attraction sexuelle joue un rôle prépondérant dans l'occupation des conifères par les scolytes (Chararas, 1966, 1968, 1969, 1970). Celle exercée par les mâles des espèces de scolytes polygames et par les femelles des espèces monogames, ne peut en effet opérer qu'après la nutrition de maturation. Or, celle-ci est sujette à de grandes variations suivant la composition du liber dont les constituants biochimiques présentent des fluctuations qualitatives et quantitatives notables (Chararas, 1971).

Des facteurs alimentaires ont pu intervenir comme mécanismes évolutifs dans la diversification de certaines espèces d'insectes. Ainsi, au cours du processus évolutif des plantes-hôtes, le changement de nature du complexe de phéromones disponibles, a pu être un facteur de diversification des insectes phytophages (Hendry et coll., 1975 a).

LES TERMES DE L'HYPOTHÈSE COÉVOLUTIVE

L'hypothèse coévolutive de la structure des peuplements a été formulée clairement et de façon conjointe par Feeny (1975 et 1976) et Rhoades et Cates (1976). Ses termes extrêmes sont résumés dans

TABLEAU I

Résumé des termes alternatifs extrêmes de la théorie coévolutive.

CARACTERISTIQUES DE LA PLANTE	
ANNUELLES	PERENNES
<ul style="list-style-type: none"> • rares, éphémères, dispersées "difficiles à trouver" • durée de vie < temps de génération de l'insecte phytophage • écologiquement peu exposées ; évitement dans l'espace et dans le temps de l'insecte phytophage ⇒ cible temporaire ⇒ • faible prévisibilité dans l'espace et le temps 	<ul style="list-style-type: none"> • abondantes, persistantes, forte densité "faciles à trouver" • durée de vie >> temps de génération de l'insecte phytophage • écologiquement exposées ; pas d'évitement dans l'espace et dans le temps de l'insecte phytophage ⇒ cible permanente ⇒ • forte prévisibilité dans l'espace et le temps
CARACTERISTIQUES DES TISSUS DE LA PLANTE	
<ul style="list-style-type: none"> • faible prévisibilité & faible disponibilité 	<ul style="list-style-type: none"> • forte prévisibilité & forte disponibilité
PHENOTYPE DEFENSIF DE LA PLANTE	
<ul style="list-style-type: none"> • barrière anti-phytophage qualitative • toxines spécifiques (souvent dans organes vulnérables : fleurs, fruits). • agit sur les processus métaboliques de l'insecte • défenses très diversifiées • toxines azotées : acides aminés de substitution ; hétérosides cyanogénétiques ; glucosinolates ; alcaloïdes ; phytohémagglutinines. • toxines non azotées : saponines ; glucosides cardiotoniques ; furanocoumarines angulaires. • quand défense chimique : <ul style="list-style-type: none"> - poids moléculaire faible (<500) ⇒ traverse les membranes cellulaires ⇒ circule ⇒ efficace à faible concentration (<2 % poids sec) ⇒ coût énergétique de la synthèse et du stockage faible - à plus forte concentration dans les tissus à faible prévisibilité (tissus jeunes). 	<ul style="list-style-type: none"> • barrière anti-phytophage quantitative • propriétés ou substances non spécifiques réduisant la digestibilité de la plante • concerne l'aliment ingéré ou agit sur lui mais non directement sur le métabolisme de l'insecte • défenses peu diversifiées • feuilles épaisses ; trichomes ; faible teneur en éléments nutritifs, azote ou eau composés phénoliques tels que tanins, résines, etc... - poids moléculaire élevé ⇒ ne traverse pas les membranes cellulaires ⇒ doit être synthétisée sur place ⇒ accumulation efficace à forte concentration ⇒ coût énergétique de la synthèse et du stockage élevé - à plus forte concentration dans les tissus à forte prévisibilité ; s'accumule avec l'âge du tissu.
CARACTERISTIQUES DE L'INSECTE PHYTOPHAGE	
INSECTES POLYPHAGES "GENERALISTES"	INSECTES MONOPHAGES "SPECIALISTES"
<ul style="list-style-type: none"> • défenses de la plante contournées (tolérance aux toxines sélectionnable) • équipés d'enzymes de détoxification à large spectre d'action ⇒ coût métabolique "fixe" par génotype fort 	<ul style="list-style-type: none"> • défenses de la plante nécessairement subies (pas de tolérance sélectionnable) • peu d'enzymes de détoxification souvent un seul mode de détoxification ⇒ coût métabolique "fixe" par génotype faible

le tableau I. Elle retient, entre autres, l'idée que les composés défensifs des plantes se répartissent en deux catégories fonctionnelles.

La première comprend des substances toxiques relativement spécifiques, agissant à faible concentration et souvent localisées dans les organes vulnérables de la plante (fleurs, fruits). Il s'agit des hétérosides cyanogénétiques, glucosinolates, alcaloïdes, saponines, glucosides cardiotoniques, furanocoumarines angulaires et autres.

La seconde catégorie regroupe les substances non toxiques (SRDP), généralement des composés phénoliques, tanins et résines, largement répandues dans tous les organes de la plante, non spécifiques, et qui fonctionnent en formant des complexes avec les protéines ayant pour effet de réduire la digestibilité de la plante pour le phytophage. On ne peut poser clairement les termes de l'alternative défensive des plantes que si l'on fait intervenir conjointement avec les SRDP tous les autres facteurs, de nature chimique ou non, qui contribuent à réduire la digestibilité de la plante soumise au phytophage et donc à sa défense, comme par exemple la teneur en éléments nutritifs, en azote (Strong et Wang, 1977 ; McNeill et Southwood, 1978 ; Faeth et coll., 1981 b), en eau (Scriber, 1977), la présence d'inclusions minérales comme la silice de l'apex des feuilles d'*Imperata* (une graminée très répandue dans les savanes africaines), la présence de trichomes (Gilbert, 1971 ; Levin, 1973), de structures épineuses (Janzen et Martin, 1982), l'épaisseur des feuilles (Feeny, 1970) ou des péricarpes de fruits, la dureté et l'épaisseur de l'endocarpe des graines (Janzen, 1977 ; Temple, 1977).

Aux toxines, on opposera donc selon le cas soit l'ensemble des Facteurs Réduisant la Digestibilité de la Plante (FRDP) soit les seules SRDP.

Parce que les toxines agissent directement sur le processus métabolique du phytophage, des populations de celui-ci peuvent arriver par sélection à contourner cette défense. Aussi, l'utilité de tels composés défensifs dépendra-t-elle de leur fréquence dans le peuplement végétal, les toxines rares conférant une meilleure protection puisque ayant laissé moins de prise à la sélection chez le phytophage.

Parce que la cible des FRDP est l'aliment ingéré par l'organisme phytophage et non directement celui-ci, même les espèces spécialistes ne pourront échapper à cette barrière anti-phytophage et devront payer le prix d'un taux intrinsèque d'accroissement naturel réduit sur une ressource d'une faible qualité nutritive, ou difficilement ingérable.

On peut donc s'attendre à trouver une grande diversité de toxines chez des plantes rares, éphémères et dispersées, donc « peu apparentes » et « difficiles à trouver » par le phytophage. La

faible prévisibilité de la plante-hôte, dans l'espace et dans le temps, en ferait une cible temporaire pour le phytophage.

En revanche, on peut s'attendre à trouver les mêmes types limités de SRDP ou d'autres FRDP chez les plantes abondantes, persistantes, à forte densité, donc « apparentes » et « faciles à trouver » par le phytophage. La forte prévisibilité de la plante-hôte, dans l'espace et dans le temps, en ferait une cible permanente pour le phytophage.

D'une façon très simplifiée, on peut admettre que les toxines se rencontreraient plutôt dans les plantes annuelles et les FRDP plutôt dans les plantes pérennes. De fait, rares sont les insectes se développant à partir du feuillage de plantes climaciques et qui sont dotés de défenses chimiques et de couleurs aposématiques associées, alors que de telles caractéristiques sont courantes parmi les phytophages qui exploitent les plantes à durée de vie plus courte des premiers stades de la succession (Feeny, 1976).

Parce qu'elles sont non spécifiques et très répandues dans les plantes « apparentes », les SRDP en général, et les tanins en particulier, se prêtent moins à une exploitation secondaire comme défense par les insectes phytophages que les toxines (alcaloïdes pyrrolizidines ou glucosides cardiotoniques par exemple), souvent spécifiques, caractérisant les plantes « non apparentes ». Néanmoins, on connaît chez la Tenthrède du Pin sylvestre *Neodiprion sertifer* (Hyménoptère Diprionidae) un cas remarquable de réutilisation, comme arme chimique, de la résine terpénoïde de sa plante-hôte (Eisner et coll., 1974).

La réalité est de toute évidence plus nuancée dans la mesure où chaque plante peut produire à la fois des toxines et des FRDP. La stratégie défensive retenue étant plutôt un certain compromis entre deux classes de substances ou de propriétés. Par ailleurs, la distribution relative des toxines et des SRDP varie d'un tissu à l'autre au sein d'une même plante, et avec l'âge du tissu. Ainsi, les toxines seraient plutôt l'apanage des tissus jeunes, peu prévisibles, alors que les SRDP s'accumuleraient avec l'âge dans les tissus à plus forte prévisibilité. Il est fréquent qu'un même organe présente un phénotype défensif de type toxine lorsqu'il est jeune et de type SRDP lorsqu'il est âgé. Les frondes de la Fougère-aigle *Pteridium aquilinum* en fournissent un exemple démonstratif : les toxines et les tanins qu'elles contiennent manifestent des gradients saisonniers inverses (Lawton, 1976). Au printemps, les jeunes frondes contiennent une teneur élevée en glucosides cyanogénétiques qui décroît rapidement à mesure que la fronde se développe. La teneur en tanins en revanche, faible dans les tissus jeunes, s'accroît jusqu'à la maturité de la fronde et décroît lors du vieillissement de celle-ci (Fig. 4).

Le phytophage spécialiste n'a généralement besoin de retenir que des mécanismes lui permettant de tolérer un éventail restreint

de toxines potentielles ; il ne possède souvent qu'un seul mode de détoxification. Aussi, peut-on s'attendre à ce que l'insecte monophage exploite préférentiellement des plantes-hôtes dont le phénotype défensif est de type FRDP.

En revanche, le généraliste est équipé d'enzymes à large spectre d'action, comme par exemple les oxydases microsomiales (Krieger et coll., 1971 ; Brattsten et coll., 1977). Aussi, peut-on s'attendre à ce que l'insecte polyphage exploite une grande variété de plantes-hôtes, y compris certaines dotées de toxines.

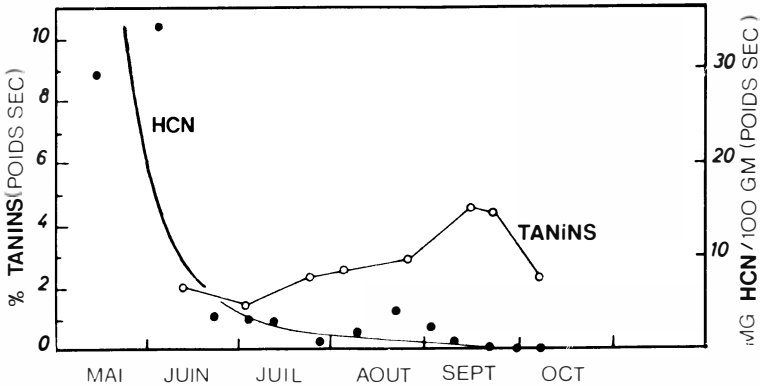


Figure 4. — Variation saisonnière des teneurs en hétérosides cyanogénétiques (HCN) et en tanins des frondes de la Fougère-aigle *Pteridium aquilinum* (d'après LAWTON, 1976).

L'ENJEU ÉNERGÉTIQUE DE LA COÉVOLUTION

L'état actuel de la coévolution entre une plante et un insecte dépend fondamentalement des bilans énergétiques des deux organismes au cours de leur histoire évolutive commune. D'un côté, les plantes ont dû consacrer une fraction de leurs budgets métaboliques à la défense (physique aussi bien que chimique) contre les phytophages, et de l'autre les insectes ont dû allouer une part de leur énergie assimilée à « payer le coût » des comportements leur permettant de localiser et d'exploiter leurs hôtes.

Chez les plantes, une toxine ne représente pas un investissement énergétique de même ordre qu'un tannin. Parce que leur poids moléculaire est faible (< 500), celles-ci peuvent traverser les membranes cellulaires et circuler dans tout l'organisme. Il en résulte qu'elles peuvent être efficaces à faible concentration (< 2 % du poids sec) et qu'en conséquence le coût énergétique de leur synthèse et de leur stockage est faible. Parce que le poids moléculaire des SRDP est élevé, celles-ci ne traversent pas les membranes cellulaires et doivent donc être synthétisées sur place où elles demeurent et donc s'accumulent. Ces substances non toxiques

n'étant efficaces qu'à forte concentration, le coût énergétique de leur synthèse et de leur stockage est élevé (Fig. 5).

Chez l'insecte phytophage, le processus de détoxification implique deux grandes catégories de dépenses métaboliques :

— En premier lieu il y a le coût de la synthèse des enzymes de détoxification appropriées et des structures morphologiques associées ; il s'agit là d'un coût « fixe » par génotype.

— En second lieu il y a le coût métabolique du processus de détoxification proprement dit ; ce coût est variable et dépend de la quantité de toxine métabolisée. Dans la mesure où les coûts métaboliques de la détoxification d'une quantité donnée de toxines de la plante restent constants d'un insecte à l'autre, les coûts de la détoxification sont fondamentalement différents chez un spécialiste et chez un généraliste (Feeny, 1975). Chez le spécialiste, qui n'est souvent doté que d'un seul mode de détoxification, l'économie métabolique est évidente au regard du généraliste. C'est le coût métabolique « fixe » par génotype qui est notablement plus élevé chez le généraliste. Bien que le sort d'un spécialiste dépende d'un très petit nombre d'espèces de plantes, et que ce spécialiste doive présenter des mécanismes comportementaux élaborés lui permettant de localiser ces plantes, cet avantage énergétique explique en partie que la sélection naturelle ait retenu la spécialisation aussi bien que la généralisation comme mode d'exploitation des ressources alimentaires. Une autre conséquence avantageuse de la spécialisation réside dans une réduction considérable de la compétition alimentaire avec d'autres insectes dans sa « zone adaptative » spécialisée.

Ainsi, peut en partie s'expliquer la proportion relative des espèces monophages, oligophages et polyphages qui composent le peuplement d'une plante-hôte donnée. Cette proportion est une façon d'exprimer la structure d'un peuplement.

Cependant, le choix des ressources par les insectes phytophages, et donc en corollaire la composition du peuplement de phytophages sur chacune des plantes-hôtes, n'est pas seulement régi par l'investissement énergétique lié au coût de la détoxification. L'option énergétique du phytophage est aussi fonction d'une part du rapport de taille entre sa larve et la ressource, et d'autre part de la compatibilité entre la durée de vie de la ressource et le temps de génération de l'insecte.

En ce qui concerne la taille, Mattson (1977) a montré que celle des larves de Lépidoptères forestiers varie de moins de 1 mm à 200 mm, chaque famille ayant une taille caractéristique. Les adultes doivent choisir des plantes-hôtes dont les dimensions sont compatibles avec les besoins énergétiques des larves. Dans le cas contraire, la mortalité larvaire sera importante et les quelques adultes survivants auront une fécondité réduite. Cela impliquerait, selon Mattson (loc. cit.), que les insectes de plus grande taille ne

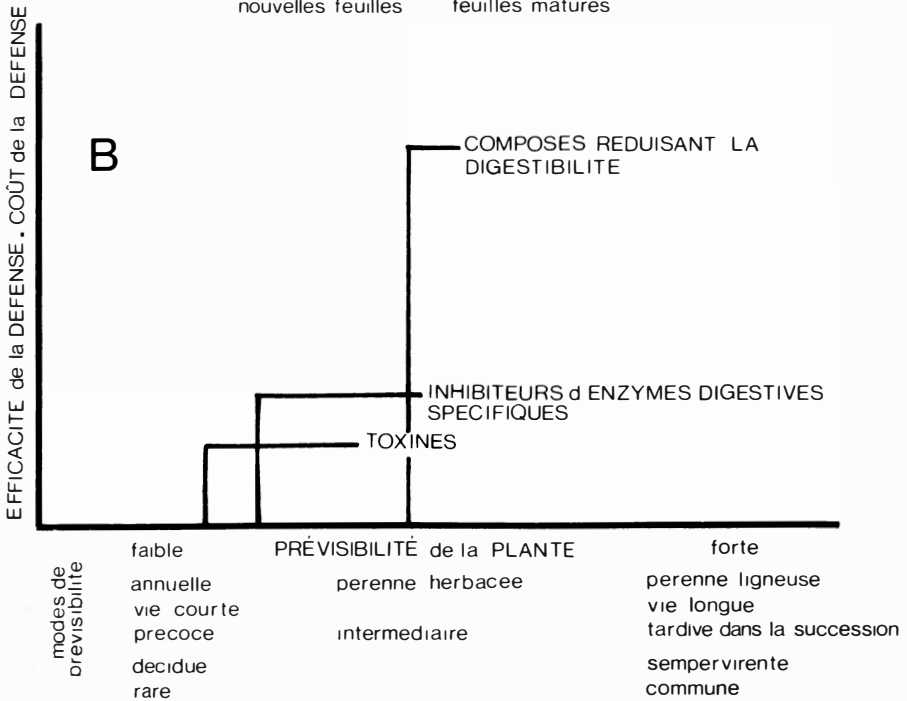
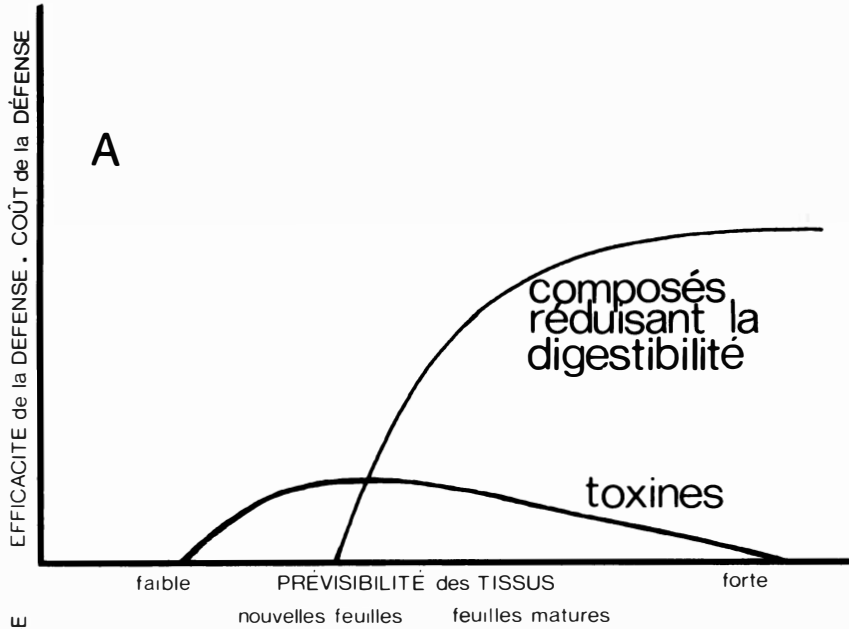


Figure 5. — Relation théorique entre l'efficacité, ou le coût énergétique, de la défense chimique anti-phytophage des feuilles, et la prévisibilité pour les phytophages (A) des tissus selon leur âge ou (B) de la plante selon son type. Les substances toxiques représenteraient une barrière anti-phytophage moins coûteuse, mais aussi moins efficace, que les composés ou propriétés réduisant la digestibilité de la plante (redessiné d'après RHOADES & GATES, 1976).

devraient pas utiliser une aussi grande variété de plantes-hôtes que ceux de petite taille. Encore faut-il tenir compte du nombre d'œufs pondus par les uns et par les autres. Ce qui conduit à la compatibilité entre le temps durant lequel le substrat reste favorable aux organismes qui s'y développent, autrement dit la disponibilité (D) de la ressource pour la larve, et le temps de génération du phytophage (t).

Southwood (1976) exprime cette « stabilité de la durée de la ressource » par le rapport t/D : chez les espèces où t/D approche l'unité, une génération ne peut pas limiter les ressources de la génération suivante. Aussi ces espèces ne restreignent-elles pas le nombre de descendants produits, quitte à en sacrifier une proportion importante, pourvu que le comportement de ponte opportuniste associé aboutisse à un bilan positif. Chez les espèces où t/D est très petit parce que D est beaucoup plus grand que t, c'est-à-dire chez celles qui occupent des substrats à durée de vie longue, chaque génération réduira la ressource disponible pour la génération suivante. Aussi peut-on penser que cette répercussion d'une génération sur l'autre a conduit la sélection naturelle à limiter le nombre de descendants produits. Une fécondité élevée ne présentera plus que des désavantages. Aussi la sélection naturelle investira-t-elle davantage dans chacun des individus pour accroître leur probabilité de succès. On serait ainsi ramené à l'aspect précédent dans la mesure où cela devrait se traduire aussi, en moyenne et d'une façon très générale, par des espèces de plus grande taille.

Par ailleurs, le temps de génération étant la somme du temps de développement des stades immatures et du temps d'immaturité sexuel de l'adulte, on devrait s'attendre à ce qu'en réponse à l'accroissement des défenses quantitatives (FRDP), les espèces de phytophages des stades les plus tardifs de la succession végétale aient une croissance larvaire plus lente et donc un temps de génération plus long que celles des stades précoces de la succession. Scriber (in Feeny, 1976) a effectivement montré, chez les Lépidoptères papilionides et saturnides, que le temps de développement des chenilles phyllophages s'allongeait d'autant plus que la plante-hôte appartenait à un stade successional tardif et ceci quel que soit le degré de spécialisation des espèces.

Toutefois, s'il est juste d'admettre que les espèces monophages exploitent préférentiellement les plantes prévisibles et apparentes, on devrait voir logiquement s'accroître leur proportion dans les derniers stades de la succession.

LA THÉORIE COÉVOLUTIVE CONFRONTÉE AUX FAITS : L'EXEMPLE DU PEUPEMENT DE LÉPIDOPTÈRES DU CHÊNE ROUVRE

L'exemple du peuplement de Lépidoptères de ce chêne est particulièrement intéressant dans la mesure où il repose sur un

grand nombre de travaux dont certains ont servi à élaborer la théorie coévolutive (Feeny, 1970), alors que d'autres s'en démarquent plus ou moins (Faeth et coll., 1981 b). Leur confrontation permet de mieux apprécier le seuil actuel de crédibilité de la théorie.

Le Chêne rouvre (*Quercus robur*) est le type même de ce que Feeny (1975) appelle une plante « apparente » et Rhoades et Cates (1976), une plante « facile à trouver ». C'est un des éléments majeurs de la végétation climacique d'Europe continentale dont « l'apparence », due à la fois à sa persistance et à son abondance,

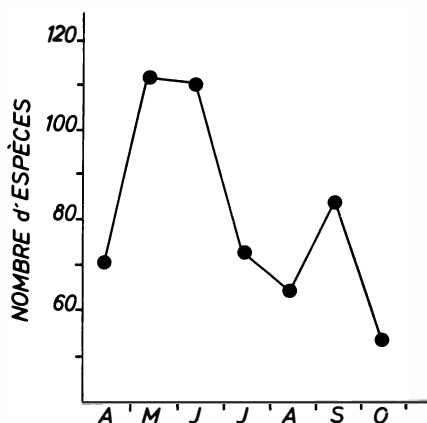


Figure 6. — Variation saisonnière du nombre d'espèces de Lépidoptères dont les larves se nourrissent des feuilles de chêne en Grande-Bretagne (redessiné d'après FEENY, 1970).

explique sans doute le nombre considérable d'espèces d'insectes qui ont réussi à le coloniser au cours de l'évolution (Southwood, 1961).

Les Lépidoptères qui exploitent les feuilles de Chêne peuvent être divisés en deux catégories sur la base de leur phénologie larvaire. Le premier groupe comprend des espèces dont l'activité des larves défoliatrices intervient tôt dès le début du printemps au détriment des jeunes feuilles à forte valeur nutritionnelle ; les insectes de ce groupe sont souvent très abondants d'où il résulte que le Chêne-hôte peut être périodiquement défolié. Le second groupe rassemble des espèces plus rares, qui interviennent plus tardivement dans la saison, et dont la croissance est lente. Ainsi, sur les 110 espèces de Lépidoptères recensées sur des chênes au début du mois de juin, il n'en restait plus que 55 sur les mêmes arbres à la mi-août (Fig. 6).

Or, Feeny (1968 et 1970) et Feeny et Bostock (1968) ont montré, chez le *Quercus robur* d'Europe, qu'au moment de leur apparition

au printemps, les jeunes feuilles contenaient une forte teneur en azote et en eau et une faible teneur en tanins. A mesure que la feuillaison progressait, les teneurs en azote et en eau diminuaient, alors que celle en tanins s'accroissait (Fig. 7). Une même variation saisonnière a été observée sur d'autres espèces de chênes par Parker (1977) et Barbosa et Greenblatt (1979) ou encore Faeth et coll. (1981) — ces derniers pour la seule réduction de la teneur en azote (Fig. 8). Or, plus il y a de tanins et plus la proportion des protéines des feuilles de chêne susceptibles d'être retenues dans des complexes, est grande. L'hydrolyse des protéines en acides aminés libres est ainsi rendue plus difficile, ce qui réduit d'autant la digestibilité de ces protéines par les phytophages. De plus, cela a comme autre conséquence de limiter davantage la quantité d'azote disponible (Fig. 7).

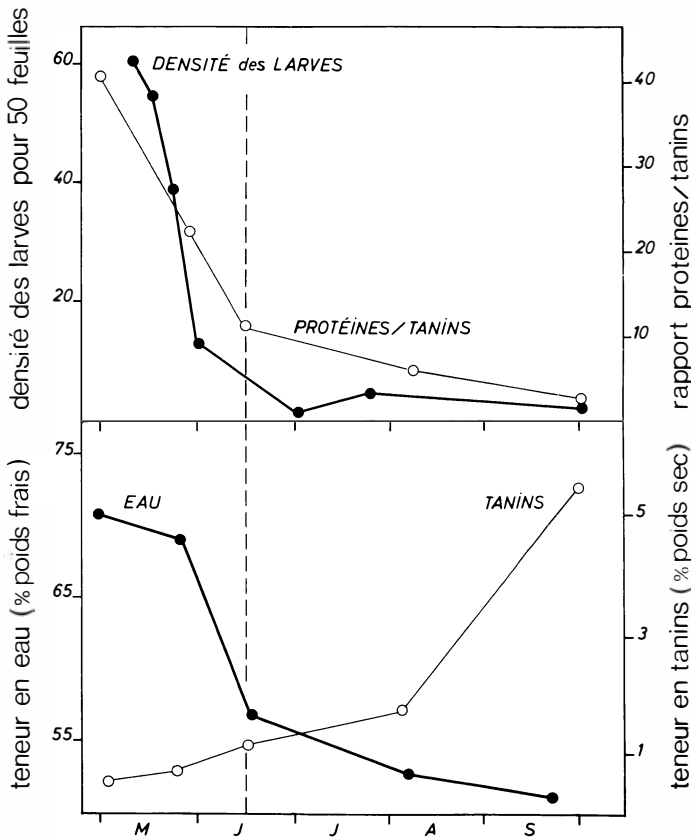


Figure 7. — Variation saisonnière de la densité des chenilles de Lépidoptères se nourrissant des feuilles du Chêne pédonculé *Quercus robur* en Grande-Bretagne par rapport à la variation saisonnière des teneurs en eau et en tanins et de la proportion relative des protéines et des tanins contenus dans les feuilles de chêne (recomposé et redessiné d'après FEENY, 1970).

Sans présumer du rôle que peuvent avoir l'azote et les tanins dans la physiologie du Chêne, il n'en reste pas moins qu'une chute de la teneur en azote et en eau intervenant de façon concomitante avec un épaississement des feuilles (Fig. 9) et un accroissement de la teneur en tanins, contribue à conférer aux feuilles un moyen de défense contre les phytophages.

De fait, on observe une diminution saisonnière du nombre d'espèces de Lépidoptères (Fig. 6), et de la densité de chacune d'elles (Fig. 7). Ainsi, l'accroissement des FRDP et en particulier de la forte teneur en tanins, peut-il apparaître comme une réponse

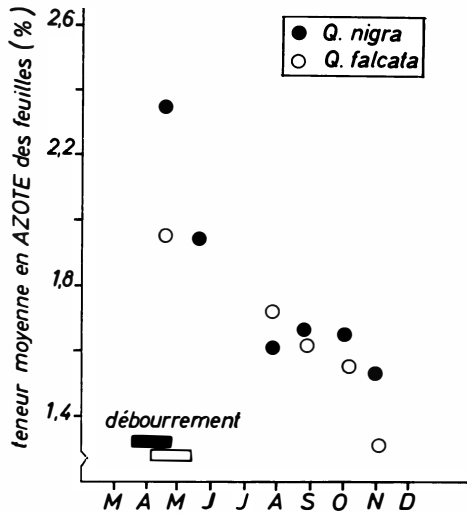


Figure 8. — Variation saisonnière de la teneur en azote des feuilles de deux espèces de chênes *Quercus nigra* et *Q. falcata* en Floride (recomposé et simplifié d'après FAETH & al., 1981).

de l'arbre à la pression défoliatrice des insectes phytophages (Schultz et Baldwin, 1982).

Feeny (1970 et 1976) a clairement montré le rôle des tanins chez une espèce de Lépidoptère géométride, la Cheimatobie hiémale *Operophtera brumata* dont les chenilles se nourrissent de jeunes feuilles de chêne au début du printemps. Comme l'indique son nom, cette phalène émerge de la litière végétale en plein hiver (novembre-décembre). Après l'accouplement qui a lieu sur le tronc du chêne, la femelle semi-aptère dépose ses œufs dans les mousses et les lichens des branches. A l'époque du débourrement, les jeunes chenilles pénètrent les bourgeons. Ceux-ci, ainsi que les jeunes feuilles, vont les nourrir pendant trois semaines. La densité des populations de Cheimatobie hiémale peut être telle que l'action de ces chenilles peut provoquer la défoliation complète des chênes.

Cependant, un synchronisme très strict est nécessaire entre la période de débourrement et celle de l'éclosion des œufs, faute de quoi la mortalité larvaire de la Phalène du chêne est considérable. On a déjà fait allusion précédemment à la nécessité de cette étroite concordance phénologique entre la Tordeuse verte du chêne et son hôte étudié par Du Merle (1981).

Feeny (1970) avait été frappé par le comportement alimentaire des chenilles de la Cheimatobie hiémale qui se nourrissent des feuilles de chêne au printemps, puis abandonnent brutalement cet arbre à la mi-juin afin de poursuivre leur développement sur d'autres plantes-hôtes. Or, ce changement de comportement alimentaire ne semblait pas relever de paramètres écologiques extrinsèques, comme l'accroissement de la prédation par les oiseaux ou par les insectes prédateurs ; en revanche, il intervenait très exactement au moment même où se produisait un accroissement rapide de la teneur en tanins. Feeny (loc. cit.) a par ailleurs montré que le changement n'était pas seulement quantitatif mais aussi qualitatif ; alors que les tanins hydrolysables étaient présents dans les feuilles de chêne en avril comme en juin, les tanins condensés n'apparaissent en quantité significative que dans les feuilles plus âgées.

Le phénomène devait avoir une implication générale, et ne pas concerner la seule Phalène du chêne, puisqu'il apparaissait que la plupart des espèces de Lépidoptères tendaient à se nourrir

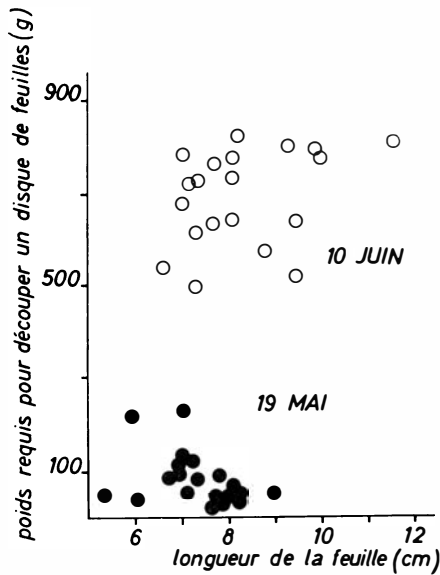


Figure 9. — Comparaison de l'épaisseur des feuilles du Chêne pédonculé *Quercus robur* de Grande-Bretagne en mai et en juin (redessiné d'après FEENY, 1970).

tôt dans la saison, alors que la teneur en azote des feuilles était élevée et celle en tanins faible.

Cependant, en étudiant les Lépidoptères mineurs des feuilles de trois chênes *Quercus falcata*, *Q. nigra* et *Q. hemisphaerica* en Floride, Faeth et coll. (1981 b) arrivent à des résultats contraires de ceux de Feeny (1970). Ces auteurs ont montré que les densités des mineurs de feuilles de chênes sont d'autant plus faibles que la teneur en azote est élevée — que les densités observées sur les différentes espèces de chênes-hôtes soient combinées ou analysées séparément. La plupart des espèces de mineurs de feuilles ne semblent pas s'alimenter préférentiellement au début du printemps lorsque la teneur en azote est forte. Contrairement aux observations de Feeny (loc. cit.), la taille des populations et la richesse spécifique des mineurs de feuilles de chênes ne relèveraient pas de la variation saisonnière de la teneur en azote.

Une seconde contradiction sur laquelle débouchent les observations de Faeth et coll. (1981 b) concerne les implications supposées de « l'apparence » des chênes. Selon Feeny (1976), Rhoades et Cates (1976) et Opler (1978), les plantes à longue durée de vie telles que les chênes auraient développé des défenses quantitatives (FRDP) en réponse à la pression sélective des phytophages parce que ces plantes seraient « apparentes » et « prévisibles » pour ces derniers, à la fois dans l'espace et dans le temps. Faeth et coll. (loc. cit.) ont cherché à vérifier cette loi chez les trois espèces de chênes qu'ils ont étudiées puisque l'une d'elles, le *Quercus falcata* est décidue, la seconde *Q. nigra* semi-décidue et la troisième *Q. hemisphaerica* sempervirente. Logiquement, on pouvait supposer que le chêne à feuilles persistantes (chêne sempervirent) avait davantage de FRDP (plus forte teneur en tanins, feuilles plus épaisses). En corollaire, l'abondance et la richesse spécifique des Lépidoptères mineurs de feuilles auraient dû être plus faibles sur l'espèce sempervirente que sur l'espèce décidue. Opler (1978) n'avait-il pas montré que l'importance des dégâts causés par les mineurs de feuilles de chênes en Californie était corrélée négativement et de façon significative avec le degré de persistance des feuilles ! Or, Faeth et coll. (1981 b) n'arrivent pas à corroborer cette hypothèse. Les trois chênes étudiés ne montraient pas de différence dans la richesse spécifique de leurs mineurs de feuilles. La variation du nombre d'espèces de ces dernières s'expliquerait de façon bien plus convaincante par la distribution géographique des différentes espèces de chêne, ce qui nous ramène aux considérations du début de cet article.

En ce qui concerne la densité des populations de mineurs de feuilles, Faeth et coll. (loc. cit.) montrent qu'elle varie d'une espèce de chêne à l'autre, d'une saison et d'une année à l'autre, mais aussi d'un arbre à l'autre et même d'une partie de l'arbre à une autre. La faible taille des populations de mineurs de feuilles au printemps pourrait s'expliquer par une mortalité due au passage de

l'hiver. La taille des populations s'accroîtrait régulièrement jusqu'à l'automne où la chute des feuilles provoquerait de nouveau une chute brutale des effectifs de mineurs de feuilles (Faeth et coll., 1981 a). Au cours de la feuillaison, les variations de la mortalité larvaire des mineurs de feuilles pourraient être dues à des facteurs autres que la variation des teneurs relatives en azote et en tanins, tels que le parasitisme, la prédation (Faeth, 1980 ; Faeth et Simberloff, 1981 a et b), la chute des feuilles (Faeth et coll., 1981 a) ou à des facteurs abiotiques. Pour Feeny (1976), cependant, un facteur de mortalité n'exclut pas nécessairement l'autre ; ce pourrait justement être la faible vitesse de croissance liée à la faible valeur nutritionnelle des feuilles qui exposerait davantage les chenilles à la prédation ou au parasitisme qui, à leur tour, seraient responsables des faibles densités des populations de Lépidoptères exploitant les feuilles matures de *Quercus robur*.

Les observations de Faeth et coll. (1981 b) ne sont pas uniques. Lawton (1975) a montré de la même façon que l'abondance des insectes des frondes de la Fougère-aigle *Pteridium aquilinum* s'accroît avec la saison, alors que la teneur en protéines diminue. Ainsi, les larves de nombreuses espèces de tenthrèdes se développent sur des frondes matures riches en tanins.

Il est important de souligner, cependant, que d'une part, Faeth et coll. (1981 b) n'ont analysé que la teneur en azote et pas celle en tanins, et que d'autre part ils ont testé la validité de la théorie en l'appliquant exclusivement aux espèces dont les chenilles minent les feuilles de chênes. Or, par ce comportement qui consiste à creuser des galeries sous la cuticule des feuilles, les chenilles réussissent dans une certaine mesure à contourner à la fois la défense représentée par la cuticule coriace et les tissus superficiels les plus riches en tanins. Les résultats de Feeny et ceux de Faeth et collaborateurs ne sont donc pas aussi contradictoires qu'ils paraissent en première analyse. Leurs divergences incitent cependant à considérer la théorie coévolutive plutôt comme une base de réflexion et une hypothèse de travail, que comme un fait solidement établi.

CONCLUSION

Les barrières chimiques que les plantes opposent à leur consommation par les phytophages représentent-elles un phénomène mineur ou sont-elles l'élément clé permettant de comprendre comment les peuplements de plantes et d'insectes se façonnent mutuellement ? On peut d'autant plus facilement se poser la question que les exemples ne manquent pas d'insectes oligophages ou plus ou moins monophages capables de se développer sur des plantes-hôtes ou des ressources inhabituelles sans réduction appréciable de leur valeur adaptative (voir par exemple Waldbauer, 1962). Des espèces spécialisées de *Drosophila*, comme *D. erecta* sur

Pandanus ou *D. fima* sur *Ficus* ne se maintiennent-elles pas indéfiniment sur milieu standard au laboratoire à base de farine de maïs et de levures (Lachaise et Tsacas, 1982).

Aussi, certains auteurs ont-ils cherché à savoir si le passage de la monophagie à la polyphagie, ou l'inverse, ne relevait pas de simples considérations probabilistes. Levins et MacArthur (1969) ont ainsi proposé un modèle où la monophagie comme la polyphagie pouvaient être favorisées. Ce modèle repose sur la maximisation du nombre de descendants et sur l'incapacité pour le phytophage de distinguer une nouvelle plante-hôte favorable d'une nouvelle plante-hôte défavorable. L'alternative entre la monophagie et la polyphagie dépendrait de la proportion d'espèces défavorables rencontrées parmi ces dernières, par rapport à la difficulté de localiser la plante-hôte habituelle favorable par unité de temps. A mesure que la probabilité de ne pas trouver la ressource habituelle acceptable dans le temps disponible s'accroît, la monophagie peut rester la meilleure solution si des proportions de plus en plus grandes de plantes défavorables sont présentes. Ainsi, si une femelle dotée d'un régime alimentaire restreint a une chance sur deux de localiser une ressource acceptable, elle aurait intérêt à rester spécialisée plutôt que d'étendre la gamme de son régime alimentaire, tant qu'il y a moins de 30 % d'espèces favorables parmi les nouvelles plantes-hôtes rencontrées.

Cependant, l'ensemble des faits rapportés dans les pages précédentes suggère plutôt que les barrières chimiques anti-phytophages sont communes dans les peuplements de plantes (Feeny, 1975) où chaque espèce fonctionne comme ce que Janzen (1968) appelle une « île défendue chimiquement ».

Des changements d'hôtes se produiraient de préférence au sein de familles de plantes dotées d'une chimie défensive de même nature vis-à-vis de laquelle le phytophage serait partiellement préadapté génétiquement ou comportementalement (Feeny, 1975). Ainsi, Ehrlich et Raven (1964) ont montré que les différentes espèces d'une même tribu de Lépidoptères papilionides recherchent préférentiellement les familles de plantes-hôtes présentant les mêmes phénotypes défensifs (glucosides ou alcaloïdes). On conçoit bien qu'une fois trouvée la solution permettant de contourner la barrière chimique défensive d'une plante-hôte, le phytophage pourra facilement étendre son régime alimentaire à tout végétal présentant un phénotype défensif de même nature (Ehrlich et Raven, 1964 ; Janzen, 1968).

Si les interactions plantes-insectes, qui régissent la structure de leurs peuplements respectifs, s'expliquent généralement dans une perspective évolutive (Southwood, 1973), cela ne signifie pas qu'elles relèvent nécessairement d'un processus coévolutif. La coévolution implique qu'il y ait eu parallélisme dans le temps dans l'allocation énergétique que les populations de la plante et celles de l'insecte ont pu concéder chacune, en réponse à la pression

sélective de l'autre organisme. Cela implique aussi que la survie de chaque organisme soit restée, au fil des centaines ou des milliers de générations, étroitement dépendante de la survie de l'autre. Pour que le cheminement coévolutif se soit poursuivi, il faut que l'équilibre de ces engagements énergétiques se soit maintenu au cours de l'histoire évolutive des deux organismes.

On peut, à cet égard, se demander si « spécificité » implique toujours « coévolution » ? Vraisemblablement non, comme le suggèrent les *Lissocephala* des *Ficus* qui ont manifesté une évolution convergente, mais non une coévolution, avec l'agaonide pollinisateur, lequel a en revanche coévolué avec le *Ficus*-hôte.

La structure d'un peuplement de plantes peut être vue, entre autres façons, comme un éventail plus ou moins diversifié de phénotypes chimiques défensifs ; celle du peuplement de phytophages associés comme un éventail de solutions permettant de contourner ces défenses ou de s'en accommoder ; et la relation entre ces deux structures comme une somme de compromis énergétiques dont la coévolution serait la clé.

En ce qui concerne les mécanismes sous-jacents, la coévolution ne peut se concevoir qu'en termes de génétique des populations où la sélection naturelle jouerait un rôle fondamental. La sélection de la plante-hôte et la sélection de l'habitat (les deux aspects étant souvent difficilement dissociables) sont de toute évidence à l'origine de la structuration des peuplements (Shapiro et Carde, 1970 ; Singer, 1971 et 1972 ; Sharp et coll., 1974 ; Taylor et Powell, 1978 ; Powell et Taylor, 1979 ; Rausher, 1979).

La coévolution est un processus permanent et dynamique. La présence au sein des populations de Trèfle de formes cyanogénétiques et de formes acyanogénétiques est probablement un système soumis encore actuellement à l'action de la sélection naturelle. Le fait que le caractère cyanogénétique ne soit pas fixé dans la population de Trèfle confirme son inefficacité partielle en tant que barrière anti-phytophage et indique le coût énergétique élevé qu'il doit représenter par rapport aux exigences en azote de la plante. Tant qu'elles ne conduisent pas à une impasse évolutive, les options énergétiques de la coévolution peuvent être remises en cause à chaque génération.

L'établissement progressif d'une barrière chimique défensive au sein d'une famille de plantes en réponse à la pression sélective des insectes phytophages est aussi illustré de façon démonstrative par l'apparition de furanocoumarines angulaires toxiques chez les Ombellifères. Tout porte, en effet, à interpréter l'apparition de la position angulaire de l'anneau furane comme un événement évolutif récent qui se serait produit en réponse aux pressions sélectives exercées par des insectes qui se nourrissaient de plus en plus exclusivement de plantes contenant des furanocoumarines linéaires non toxiques.

La conséquence ultime de la coévolution entre des populations de plantes et des populations d'insectes phytophages peut être l'établissement de races d'hôtes qui ont pu être (ou qui sont) sources de spéciation.

Il reste encore bien d'autres aspects de la coévolution qui n'ont été qu'à peine effleurés dans cette discussion mais qui font l'objet d'une littérature très riche. C'est le cas des aspects comportementaux de la recherche de l'hôte (Jermy, 1976 ; Labeyrie, 1977 ; Pesson, 1980), du rôle des interactions plantes-pollinisateurs (Heinrich et Raven, 1972 ; Heithaus, 1974) ou de celui de la distribution et de la plante-hôte en relation avec la capacité de dispersion des insectes sur la structure des peuplements (Dethier, 1959 et 1976).

En conclusion des arguments discutés ici, il semble logique d'attribuer un rôle important à la coévolution dans le déterminisme de la structure des peuplements de plantes et d'insectes phytophages. Cependant, il convient de relativiser cette importance dans la mesure où la coévolution n'est, en tout état de cause, qu'un élément parmi de nombreux autres, et plus encore parce qu'il reste à démontrer plus largement que les liens unissant les multiples faits sur lesquels repose ce concept ont un réel fondement biologique et ne relèvent pas de la seule logique théorique.

SUMMARY

A plant community may be considered as an assemblage of species whose chemical defenses against herbivores are more or less efficient. In the same way a community of phytophagous insects can be viewed as a group of consumers which are capable either of bypassing the plants' chemical defenses, or of taking advantage of them. The inter-relations between the two communities result in an array of compromise solutions originating from the coevolution of plants and insects. The pros and cons of such a coevolutionary theory of community structure are discussed.

Particular attention is given to the following points : the concept of community structure, the major categories of toxic chemicals and digestibility-reducing substances involved in the « arms race » between plant producers and animal consumers, the evolutionary mechanisms implied in coevolution, the costs and benefits of the alternative adaptive strategies adopted by insect consumers (with particular emphasis on their bioenergetic implications), and the dynamic aspect of coevolution.

Whereas coevolution undoubtedly plays a role in plant-insect interactions, such a role should not be overemphasized. The well documented case of the moths living on various oak species highlights some obvious inconsistencies. Thus the coevolutionary theory of community structure should still be considered more as a useful working hypothesis rather than a well established fact.

REMERCIEMENTS

Je remercie R. Barbault, F. Bourlière et P. Lebreton pour la lecture attentive qu'ils ont faite du manuscrit et pour les améliorations qu'ils y ont apportées, ainsi que J. Rouault pour ses remarques sur les courbes illustrant la structure des peuplements. Je remercie S.H. Faeth, S. Mopper et D. Simberloff, P. Feeny, L.E. Gilbert et J.T. Smiley, J.H. Lawton, D.F. Rhoades et R.G. Cates qui m'ont autorisé à reproduire différentes figures issues de leurs travaux.

BIBLIOGRAPHIE

- AKLILU LEMMA (1970). — Laboratory and field report on molluscicidal properties of *Phytolacca dodecandra*. *Bull. Wld Hlth Org.*, 42 : 567-612.
- BARBAULT, R. (1981). — *Ecologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits*, Masson, Paris.
- BARBOSA, P. & GREENBLATT, J. (1979). — Suitability, digestibility and assimilation of various host plants of the gypsy moth *Lymantria dispar* L. *Œcologia (Berl.)*, 43 : 111-119.
- BECK, S.D. & REESE, J.C. (1976). — Insect-Plant interactions : Nutrition and metabolism. In : J.W. Wallace & R.L. Mansell, Eds., *Biochemical interaction between plants and insects. Rec. Adv. Phytochem.*, 10, Plenum Press, New York & London, pp. 41-92.
- BELL, E.A. (1972). — Toxic amino acids in the Leguminosae. In : J.B. Harborne, Ed., *Phytochemical Ecology*. Academic Press, London, pp. 163-178.
- BELL, E.A. & JANZEN, D.H. (1970). — L-DOPA and 5-HTP in seeds : medical and ecological considerations. *Nature*, 229 : 136-137.
- BELL, E.A. & TIRIMANNA, A.S.L. (1965). — Associations of amino acids and related compounds in the seeds of forty-seven species of *Vicia* : their taxonomic and nutritional significance. *Biochem. J.*, 97 : 104-111.
- BENSON, W.W., BROWN, K.S. Jr. & GILBERT, L.E. (1976). — Coevolution of plants and herbivores : passion flower butterflies. *Evolution*, 29 : 659-680.
- BERENBAUM, M. (1978). — Toxicity of a furanocoumarin to armyworms : A case of biosynthetic escape from insect herbivores. *Science*, 201 : 532-534.
- BERENBAUM, M. & FEENY, P. (1981). — Toxicity of angular furanocoumarins to swallowtail butterflies : Escalation in a coevolutionary arms race? *Science*, 212 : 927-929.
- BLAU, P.A., FEENY, P., CONTARDO, L. & ROBSON, D.S. (1978). — Allylglucosinolate and herbivorous caterpillars : A contrast in toxicity and tolerance. *Science*, 200 : 1296-1298.
- BRATTSTEN, L.B., WILKINSON, C.F. & EISNER, T. (1977). — Herbivore-Plant interactions : Mixed-function oxidases and secondary plant substances. *Science*, 196 : 1349-1352.
- BROWER, L.P. (1969). — Ecological chemistry. *Scient. Am.*, 220 : 22-29.
- BROWER, L.P. & BROWER, J.V.Z. (1964). — Birds, butterflies, and plant poisons : A study in ecological chemistry. *Zoologica*, 49 : 137-159.
- BROWER, L.P., BROWER, J.V.Z. & CORVINO, J.M. (1967). — Plant poisons in a terrestrial food chain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 57 : 893-898.
- BROWER, L.P. McEVoy, P.B., WILLIAMSON, K.L. & FLANNERY, M.A. (1972). — Variation in cardiac glycoside content of monarch butterflies from natural populations in Eastern North America. *Science*, 177 : 426-429.
- BUHR, H., TOBALL, R. & SCHREIBER, K. (1958). — Die Wirkung von einigen Pflanzenlichen Sonderstoffen, insbesondere von Alkaloiden, auf die Entwicklung der Larven des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata*, Say). *Ent. Exp. & Appl.*, 1 : 209-224.

- BURUGA, J.H. & OLEMO, R.J. (1971). — Plant food preferences of some sympatric *Drosophilids* of Tropical Africa. *Biotropica*, 3 : 151-158.
- BUSH, G.L. (1969). — Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae). *Evolution*, 23 : 237-251.
- BUSH, G.L. (1974). — The mechanism of sympatric host race formation in the true fruit fly (Tephritidae). In : M.J.D. White, Ed., *Genetic Mechanisms of Speciation in insects*. Australia and New Zealand Book Co., Sydney, & D. Reidel Publ. Comp., Dordrecht, Boston, pp. 3-23.
- CADMAN, C.H. (1960). — Inhibition of plant virus infection by tannins. In : J.B. Pridham, Ed., *Phenolics in Plants in Health and Disease*. Pergamon Press, Oxford.
- CHARARAS, C. (1966). — Recherches sur l'attractivité chez les Scolytidae. Etude sur l'attractivité sexuelle chez *Carphoborus minimus* Fabr. Coléoptère Scolytidae typiquement polygame. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 262 : 2492-2495.
- CHARARAS, C. (1968). — Recherches sur le comportement sexuel de *Pityokteines spinidens* Reit. (Coléoptère Scolytidae polygame) et étude des facteurs qui agissent sur le pouvoir attractif du mâle à l'égard de la femelle. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 266 : 1852-1855.
- CHARARAS, C. (1969). — Recherche sur l'attractivité sexuelle de *Phloeosinus bicolor* Brul., coléoptère Scolytidae parasite spécifique des Cupressinae. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 268 : 1080-1083.
- CHARARAS, C. (1970). — Attraction chimique et attraction sexuelle chez *Orthotomicus erosus* Woll. (Coléoptère Scolytidae). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 271 : 1904-1907.
- CHARARAS, C. (1971). — L'intervention des facteurs nutritionnels dans la maturation et l'élaboration des phéromones chez divers Scolytidae (Insectes, Coléoptères). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272 : 2928-2931.
- CHEW, F.S. (1975). — Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. I. The relative quality of available resources. *Öcologia*, 20 : 117-128.
- CHEW, F.S. (1977). — Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. II. The distribution of eggs on potential foodplants. *Evolution*, 31 : 568-579.
- CHEW, F.S. (1981). — Coexistence and local extinction in two pierid butterflies. *Am. Nat.*, 118 : 655-672.
- CODY, M.L. (1966). — A general theory of clutch size. *Evolution*, 20 : 174-184.
- CODY, M.L. & DIAMOND, J.M. (1975). — *Ecology and Evolution of Communities*. The Belknap Press of Harvard University. Cambridge, Massachusetts & London, England.
- CORNELL, H.V. & WASHBURN, J.O. (1979). — Evolution of the richness-area correlation for Cynipine gall wasps on oak trees : a comparison of two geographic areas. *Evolution*, 33 : 257-274.
- DETHIER, V.G. (1959). — Food plant distribution and density and larval dispersal as factors affecting insect populations. *Can. Ent.*, 91 : 581-596.
- DETHIER, V.G. (1970). — Chemical interactions between plants and insects. In : E. Sondheimer and J.B. Simeone, Eds., *Chemical Ecology*. Academic Press, London & New York, pp. 83-102.
- DETHIER, V.G. (1976). — The importance of stimulus patterns for host-plant recognition and acceptance. In : T. Jermy, Ed., *The Host-plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction*. Akad. Kiado, Budapest, pp. 67-70.
- DETHIER, V.G. (1977). — The role of chemosensory patterns in the discrimination of food plants. In : V. Labeyrie, Ed., *Comportement des insectes et milieu trophique*. Edit. C.N.R.S., Paris, pp. 103-114.

- DIAMOND, J.M., GILPIN, M.E. & MAYR, E. (1976). — Species-distance relation for birds of the Solomon Archipelago and the paradox of the great speciators. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 73 : 2160-2164.
- EDGAR, J.A. & CULVENOR, C.C.J. (1974). — Pyrrolizidine ester alkaloids in Danaid butterflies. *Nature*, 248 : 614-616.
- EDGAR, J.A., CULVENOR, C.C.J. & PLISKE, T.E. (1974). — Coevolution of Danaid butterflies with their host plants. *Nature*, 250 : 646-648.
- EDMUNDS, G.F. & ALSTAD, D.N. (1978). — Coevolution of insect herbivores and conifers. *Science*, 199 : 941-945.
- EDWARDS, P.J. & WRATTEN, S.D. (1980). — Ecology of insect-plant interactions. *Studies in Biology* N° 121, Edward Arnold, London.
- EHRlich, P.R. & RAVEN, P.H. (1964). — Butterflies and plants : A study in coevolution. *Evolution*, 18 : 586-608.
- EISNER, T., JOHNESSEE, J.S., CARREL, J., HENDRY, L.B. & MEINWALD, J. (1974). — Defensive use by an insect of plant resin. *Science*, 184 : 996-999.
- ERICKSON, J.M. & FEENY, P. (1974). — Sinigrin : A chemical barrier to larvae of the swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. *Ecology*, 55 : 103-111.
- FAETH, S.H. (1980). — Invertebrate predation of leaf-miners at low densities. *Ecological Entomology*, 5 : 111-114.
- FAETH, S.H., CONNOR, E.F. & SIMBERLOFF, D. (1981 a). — Early leaf abscission : a neglected source of mortality for folivores. *Am. Nat.* : 117, 409-415.
- FAETH, S.H., MOPPER, S. & SIMBERLOFF, D. (1981 b). — Abundances and diversity of leaf-mining insects on three oak host species : effects of host-plant phenology and nitrogen content of leaves. *Oikos*, 37 : 238-251.
- FAETH, S.H. & SIMBERLOFF, D. (1981 a). — Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp. nov., at increased field densities. *Ecology*, 62 : 620-624.
- FAETH, S.H. & SIMBERLOFF, D. (1981 b). — Experimental isolation of oak host plants : effects on mortality, survivorship and abundances of leaf-mining insects. *Ecology*, 62 : 625-635.
- FEENY, P. (1968). — Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*. *J. Insect Physiol.*, 14 : 805-817.
- FEENY, P. (1969). — Inhibitory effect of oak leaf tannins on the hydrolysis of proteins by trypsin. *Phytochemistry*, 8 : 2119-2126.
- FEENY, P. (1970). — Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, 51 : 565-581.
- FEENY, P. (1975). — Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In : L.E. Gilbert & P.H. Raven, Eds., *Coevolution of Animals and Plants*. Univ. Texas Press, Austin & London, pp. 3-19.
- FEENY, P. (1976). — Plant apparency and chemical defense. In : J.W. Wallace & R.L. Mansell, Eds., *Biochemical Interaction between Plants and Insects. Recent Adv. Phytochem.*, 10 : 1-40.
- FEENY, P. & BOSTOCK, H. (1968). — Seasonal changes in the tannin content of oak leaves. *Phytochemistry*, 7 : 871-880.
- FELLOWS, D.P. & HEED, W.B. (1972). — Factors affecting host plant selection in desert-adapted cactiphilic *Drosophila*. *Ecology*, 53 : 850-858.
- FOWDEN, L. (1970). — The non-protein amino acids of plants. *Progress in Phytochem.*, 2 : 203-266.
- FRAENKEL, G.S. (1959). — The raison d'être of secondary plant substances. *Science*, 129 : 1466-1470.
- FRAENKEL, G.S. (1969). — Evaluation of our thoughts on secondary plant substances. *Ent. exp. & Appl.*, 12 : 474-486.
- FREELAND, W.J. & JANZEN, D.H. (1974). — Strategies in herbivory by mammals : the role of plant secondary compounds. *Am. Nat.*, 108 : 269-289.

- FUTUYMA, D.J. (1979). — *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- GALIL, J. & EISIKOWITCH, D. (1969). — Further studies on the pollination ecology of *Ficus sycomorus* L. (Hymenoptera, Chalcidoidae, Agaonidae). *Tijdschr. Entomol.*, 112 : 1-3.
- GALIL, J., RAMIREZ, B.W. & EISIKOWITCH, D. (1973). — Pollination of *Ficus costaricana* and *F. hemsleyana* by *Blastophaga esterae* and *B. tonduzi* in Costa Rica (Hymenoptera : Chalcidoidae, Agaonidae). *Tijdschr. Entomol.*, 116 : 175-183.
- GHIDAY, G.E. (1971). — *The Life Cycle of Dipterous Insect (Drosophilidae) of Ethiopia*. University of Addis Ababa (polycopié).
- GILBERT, L.E. (1971). — Butterfly-plant coevolution : Has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with heliconiine butterflies? *Science*, 172 : 585-586.
- GILBERT, L.E. (1975). — Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In : L.E. Gilbert & P.R. Raven, Eds., *Coevolution of Animal and Plants*. Univ. Texas Press, Austin & London, pp. 210-240.
- GILBERT, L.E. (1977). — The role of insect-plant coevolution in the organization of ecosystems. In : V. Labeyrie, Ed., *Comportement des insectes et milieu tropique*. Edit. C.N.R.S., Paris, pp. 399-413.
- GILBERT, L.E. (1978). — Development of theory in the analysis of insect-plant interactions. In : D.J. Horn, R. Mitchell & G.R. Stairs, Eds., *Analysis of Ecological Systems*. Ohio State Univ. Press. Columbus, Ohio, U.S.A.
- GILBERT, L.E. & SMILEY, J.T. (1978). — Determinants of local diversity in phytophagous insects : host specialists in tropical environments. In : L.A. Mound & N. Waloff, Eds., *Diversity of Insect Faunas*. Symposia of the R. Ent. Soc. London, 9. Blackwell Scient. Publ., London, Edinburg & Melbourne, pp. 89-104.
- GILPIN, M.E. & DIAMOND, J.M. (1976). — Calculation of immigration and extinction curves from the species-area-distance relation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 73 : 4130-4134.
- GUTTMAN, S.I., WOOD, T.K. & KARLIN, A.A. (1981). — Genetic differentiation along host plant Lines in the sympatric *Enchenopa binotata* Say complex (Homoptera : Menbracidae). *Evolution*, 35 : 205-217.
- HANDLEY, W.R.C. (1961). — Further evidence for the importance of residual leaf protein complexes in litter decomposition and the supply of nitrogen for plant growth. *Plant & Soil*, 15 : 37-73.
- HARBORNE, J.B. (1977). — *Introduction to Ecological Biochemistry*. Academic Press, London, New York, San Francisco.
- HEED, W.B. (1978). — Ecology and genetics of Sonoran desert *Drosophila*. In : P.F. Brussard, Ed., *Ecological Genetics : the Interface*. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, pp. 109-126.
- HEINRICH, B. & RAVEN, P. (1972). — Energetics and pollination ecology. *Science*, 176 : 597-602.
- HEITHAUS, E.R. (1974). — The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 61 : 675-691.
- HENDRY, L.B., JUGOVICH, J., MUMMA, R.O., ROBACKER, D., WEAVER, K. & ANDERSON, M.E. (1975 a). — The oak leaf roller (*Archips semiferanus* Walker) sex pheromone complex — Field and laboratory evaluation of requisite behavioral stimuli. *Experientia*, 31 : 629-631.
- HENDRY, L.B., WICHMANN, J.K., HINDENLANG, D.M., MUMMA, R.O. & ANDERSON, M.E. (1975 b). — Evidence of the origin of insect pheromones : presence in food plants. *Science*, 188 : 59-63.
- HLADIK, A. & HLADIK, C.M. (1977). — Signification écologique des teneurs en alcaloïdes des végétaux de la forêt dense : résultats des tests préliminaires effectués au Gabon. *Terre Vie*, 31 : 515-555.

- HLADIK, C.M. & CHIVERS, D.J. (1978). — Ecological factors and specific behavioral patterns determining primate diet (concluding discussion). In : C.M. Hladik & D.J. Chivers, Eds., *Primate Feeding Behaviour in Relation to Food Availability and Composition. Recent Adv. Primatol.*, 1, Academic Press, pp. 433-444.
- HOVANITZ, W. & CHANG, V.C.S. (1963). — Change of food-plant preference by larvae of *Pieris rapae* controlled by strain selection, and the inheritance of this trait. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 1 : 163-168.
- HOVANITZ, W. & CHANG, V.C.S. (1965). — The alteration of host-plant specificity in larvae of *Pieris rapae* by induction. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 4 : 13-21.
- HUETTEL, M.D. & BUSH, G.L. (1971). — The genetics of host selection and its bearing on sympatric speciation in *Procecidochares* (Diptera, Tephritidae). *Ent. Exp. & Appl.*, 15 : 465-480.
- HUIGNARD, J. & BIEMONT, J.C. (1978). — Comparison of four populations of *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera : Bruchidae) from different Colombian ecosystems. *Öcologia (Berl.)*, 35 : 307-318.
- JANZEN, D.H. (1966). — Coevolution of mutualism between ants and *Acacias* in Central America. *Evolution*, 20 : 249-275.
- JANZEN, D.H. (1967 a). — Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 47 : 315-558.
- JANZEN, D.H. (1967 b). — Fire, vegetation structure, and the ant x acacia interaction in Central America. *Evolution*, 21 : 620-637.
- JANZEN, D.H. (1968). — Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.*, 102 : 592-595.
- JANZEN, D.H. (1969). — Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23 : 1-27.
- JANZEN, D.H. (1975 a). — Behavior of *Hymenaea courbaril* when its predispersal seed predator is absent. *Science*, 189 : 145-147.
- JANZEN, D.H. (1975 b). — *Ecology of Plants in the Tropics*. Studies in Biology n° 58, Edward Arnold, London.
- JANZEN, D.H. (1977). — The interaction of seed predators and seed chemistry. In : V. Labeyrie, Ed., *Comportement des insectes et milieu trophique*. Edit. C.N.R.S., Paris, pp. 415-427.
- JANZEN, D.H. (1979). — How to be a fig. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10 : 13-51.
- JANZEN, D.H. (1980). — When is it coevolution ? *Evolution*, 34 : 611-612.
- JANZEN, D.H., JUSTER, H.B. & LIENER, I.E. (1976). — Insecticidal action of the phytohemagglutinin in black beans. *Science*, 192 : 795-796.
- JANZEN, D.H. & MARTIN, P.S. (1982). — Neotropical anachronisms : the fruits the Gomphotheres ate. *Science*, 215 : 19-27.
- JERMY, F., Ed. (1976). — *The host-plant in relation to insect behaviour and reproduction*. Akad. Kiado, Budapest.
- JERMY, T., HANSON, F.E. & DETHIER, V.G. (1968). — Induction of specific food preference in lepidopterous larvae. *Ent. Exp. & Appl.*, 11 : 211-230.
- JONES, D.A. (1966). — *Can. J. Genet. Cytol.*, 8 : 556-567.
- JONES, D.A. (1972). — Cyanogenic glycosides and their function. In : J.B. Harborne, Ed., *Phytochemical Ecology*. Academic Press, London & New York, pp. 103-124.
- JONES, D.A. (1974). — Coevolution and cyanogenesis. In : V.H. Heywood, Ed., *Taxonomy and Ecology*. Academic Press, London, pp. 213-242.
- KEELER, R.F. (1975). — Toxins and teratogens of higher plants. *Lloydia*, 38 : 56-86.

- KIRCHER, H.W. ((1969). — The distribution of sterol, alkaloids, and fatty acids in Senita cactus, *Lophocereus schottii*, over its range in Sonora, Mexico. *Phytochemistry*, 8 : 1481-1488.
- KIRCHER, H.W. & HEED, W.B. (1970). — Phytochemistry and host plant specificity in *Drosophila*. *Recent Adv. Phytochem.*, 3 : 191-208.
- KIRCHER, H.W., HEED, W.B., RUSSEL, J.S. & GROVE, J. (1967). — Senita cactus alkaloids : their significance to Sonoran Desert *Drosophila* ecology. *J. Insect Physiol.*, 13 : 1869-1874.
- KRIEGER, R.I., FEENY, P. & WILKINSON, C.F. (1971). — Detoxication enzymes in the guts of caterpillars : An evolutionary answer to plant defenses? *Science*, 172 : 579-581.
- LABEYRIE, V., Ed. (1977). — *Comportement des insectes et milieu trophique*. Edit. C.N.R.S., Paris.
- LACHAISE, D. (1977). — Niche separation of African *Lissocephala* within the *Ficus* drosophilid community. *Ecologia (Berl.)*, 31 : 201-214.
- LACHAISE, D. & TSACAS, L. (1982). — Breeding-sites in tropical African drosophilids. In : M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson Jr., Eds., *The Genetics and Biology of Drosophila*, Vol. 3d. Academic Press, London, New York, San Francisco, Toronto, Sydney, sous presse.
- LACHAISE, D., TSACAS, L. & COUTURIER, G. (1982). — The Drosophilidae associated with tropical African figs. *Evolution*, 31 : 141-151.
- LAWTON, J.H. (1975). — In : F.H. Perring, Ed., *The Biology of Bracken*. Academic Press, London.
- LAWTON, J.H. (1976). — The structure of the arthropod community on bracken. *Bot. J. Linn. Soc.*, 73 : 187-216.
- LEVIN, D.A. (1971). — Plant phenolics : An ecological perspective. *Am. Nat.*, 105 : 157-181.
- LEVIN, D.A. (1973). — The role of trichomes in plant defense. *The Quarterly Review of Biology*, 48 : 3-15.
- LEVINS, R. (1968). — *Evolution in Changing Environments*. Monogr. Pop. Biol. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- LEVINS, R. & MACARTHUR, R. (1969). — An hypothesis to explain the incidence of monophagy. *Ecology*, 50 : 910-911.
- LOOMIS, W.D. & BATTAILE, J. (1966). — Plant phenolics and the isolation of plant enzymes. *Phytochemistry*, 5 : 423-438.
- MA, W.C. & SCHOONHOVEN, L.M. (1973). — Tarsal chemosensory hairs of the large white butterfly *Pieris brassicae* and their possible role on oviposition behavior. *Ent. Exp. & Appl.*, 16 : 343-357.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967). — *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- MARTIN, T.E. (1981). — Species-area slopes and coefficients : a caution on their interpretation. *Am. Nat.*, 118 : 823-837.
- MATTSON, W.J. (1977). — Size and abundance of forest Lepidoptera in relation to host plant resource. In : V. Labeyrie, Ed., *Comportement des insectes et milieu trophique*. Edit. C.N.R.S., Paris, pp. 429-441.
- MCNEILL, S. & SOUTHWOOD, T.R.E. (1978). — The role of nitrogen in the development of insect/plant relationships. In : J.B. Harborne & H.F. van Emden, Eds., *Biochemical Aspects of Insect/Plant Interactions*. Academic Press, London & New York, pp. 00-00.
- MEINWALD, J., BORIACK, C.J., SCHNEIDER, D., BOPPRE, M., WOOD, W.F. & EISNER, T. (1974). — Volatile ketone in the hair-pencil secretion of danaid butterflies (*Amauris* and *Danaus*). *Experientia*, 30 : 721-723.
- MERLE, P. du (1981). — Variabilité génétique et adaptation à l'hôte chez *Tortrix viridana* L. (Lep. Tortricidae). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 292 : 519-522.

- MULLER, C.H. (1969). — The «co-» in coevolution. *Science*, 164 : 197-198.
- MULLER, F.P. (1986). — Hosts and non-hosts in subspecies of *Aulacorthum solani* (K.) and intraspecific hybridizations (Homoptera, Aphididae). In : T. Jermy, Ed., *The host-plant in relation to insect behaviour and reproduction*, Akad. Kiado, Budapest, pp. 187-190.
- OPLER, P.A. (1973). — Fossil lepidopterous leaf mines demonstrate age of some insect-plant relationships. *Science*, 179 : 1321-1323.
- OPLER, P. (1974). — Oaks as evolutionary islands for leaf-mining insects. *Amer. Sci.*, 62 : 67-73.
- OPLER, P.A. (1978). — Interaction of plant life history components as related to arboreal herbivory. In : G.G. Montgomery, Ed., *The ecology of arboreal herbivores*. Smithsonian, Washington, pp. 23-31.
- PARKER, J. (1977). — Phenolics in black oak bark and leaves. *J. Chem. Ecol.*, 3 : 489-497.
- PESSON, P. (1980). — A propos de l'instinct botanique des insectes : un aspect de la coévolution des plantes et des insectes. *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 16 : 435-452.
- POWELL, J.R. & TAYLOR, C.E. (1979). — Genetic variation in ecologically diverse environments. *Amer. Sci.*, 67 : 590-596.
- RAMIREZ, B.W. (1969). — Fig wasps : mechanism of pollen transport. *Science*, 163 : 580-581.
- RAMIREZ, B.W. (1974). — Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 61 : 770-780.
- RAUSHER, M.D. (1979). — Larval habitat suitability and oviposition preference in three related butterflies. *Ecology*, 60 : 503-511.
- RAUSHER, M.D. (1980). — Host abundance, juvenile survival, and oviposition preference in *Battus philenor*. *Evolution*, 34 : 342-355.
- REHR, S.S., FEENY, P. & JANZEN, D.H. (1973). — Chemical defense in Central American non-ant acacias. *J. Anim. Ecol.*, 42 : 405-416.
- REICHSTEIN, T., EUW, J. von, PARSONS, J.A. & ROTHCHILD, M. (1968). — Heart poisons in the monarch butterfly. *Science*, 161 : 861-866.
- RHOADES, D.F. & GATES, R.G. (1976). — Toward a general theory of plant anti-herbivore chemistry. In : J.W. Wallace & R.L. Mansell, Eds., *Biochemical Interactions between Plants and Insects. Recent Adv. Phytochem.*, 10, Plenum Press, New York & London, pp. 168-213.
- ROBINSON, T.R. (1974). — Metabolism and function of alkaloids in plants. *Science*, 184 : 430-435.
- RODRIGUEZ, E. & LEVIN, D.A. (1976). — Biochemical parallelisms of repellents and attractants in higher plants and arthropods. In : J.W. Wallace & R.L. Mansell, Eds., *Biochemical Interactions between Plants and Insects. Recent Adv. Phytochem.*, 10, Plenum Press, New York & London, pp. 214-270.
- ROESKE, C.N., SEIBER, J.N., BROWER, L.P. & MOFFIT, C.M. (1976). — Milkweed cardenolides and their comparative processing by monarch butterflies. In : J.W. Wallace & R.L. Mansell, Eds., *Biochemical Interactions between Plants and Insects. Recent Adv. Phytochem.*, 10, Plenum Press, New York & London, pp. 93-167.
- ROSENTHAL, G.A., DAHLMAN, D.L. & JANZEN, D.H. (1976). — A novel means for dealing with L-canavanine, a toxic metabolite. *Science*, 192 : 256-258.
- ROTHCHILD, M. (1972 a). — Secondary plant substances and warning colouration in insects. In : H.F. van Emden, Ed., *Insect/Plant Relationships*. Blackwell Scient. Publ., Oxford, pp. 59-83.
- ROTHCHILD, M. (1972 b). — Some observations on the relationship between plants, toxic insects and birds. In : J.B. Harborne, Ed., *Phytochemical Ecology*. Academic Press, London & New York, pp. 2-12.

- ROUGHGARDEN, J. (1976). — Resource partitioning among competing species — A coevolutionary approach. *Theor. Pop. Biol.*, 9 : 388-424.
- SALE, J.B. (1965). — Hyrax feeding on a poisonous plant. *E. African Wildlife Journal*, 3 : 127.
- SCHNEIDER, D., BOPPRE, M., SCHNEIDER, H., THOMPSON, W.R., BORIACK, C.J., PETTY, R.L. & MEINWALD, J. (1975). — A pheromone precursor and its uptake in male *Danaus* butterflies. *J. Comp. Physiol.*, 97 : 245.
- SCHULTZ, J.C. & BALDWIN, I.T. (1982). — Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae. *Science*, 217 : 149-151.
- SCRIBER, M. (1977). — Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cercropia* (Lepidoptera : Saturniidae). *Æcologia (Berl.)*, 28 : 269-287.
- SEIGLER, D. & PRICE, P.W. (1976). — Secondary compounds in plants : primary functions. *Am. Nat.*, 110 : 101-105.
- SHAPIRO, A.M. & CARDE, R.T. (1970). — Habitat selection and competition among sibling species of satyrid butterflies. *Evolution*, 24 : 48-54.
- SHARP, M.A., PARKS, D.R. & EHRLICH, P.R. (1974). — Plant resources and butterfly habitat selection. *Ecology*, 55 : 870-875.
- SIMBERLOFF, D.S. (1978). — Colonisation of islands by insects : immigration, extinction and diversity. In : L.A. Mound & N. Waloff, Eds., *Diversity of Insect faunas*. Symp. R. ent. Soc. London, 9, Blackwell Scient. Publ., Oxford, London, Edinburgh & Melbourne, pp. 139-153.
- SINGER, M.C. (1971). — Evolution of food-plant preferences in the butterfly *Euphydryas editha*. *Evolution*, 25 : 383-389.
- SINGER, M.C. (1972). — Complex components of habitat suitability within a butterfly colony. *Science*, 176 : 75-77.
- SMITH, B.D. (1966). — Effect of the plant alkaloid sparteine on the distribution of the Aphid *Acyrtosiphon spartii* (Koch.). *Nature*, 212 : 213-214.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1961). — The number of species of insects associated with various trees. *J. anim. Ecol.*, 30 : 1-8.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1973). — The insect/plant relationship — an evolutionary perspective. In : H.F. van Emben, Ed., *Insect/Plant Relationships*. Blackwell Scient. Publ., Oxford, pp. 3-20.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1976). — Bionomic strategies and population parameters. In : R.M. May, Ed., *Theoretical Ecology — Principles and Applications*. Blackwell Scient. Publ., Oxford, pp. 26-48.
- STRONG, D.R. (1974 a). — The insects of British trees : community equilibration in ecological time. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 61 : 692-701.
- STRONG, D.R. (1974 b). — Nonasymptotic species richness models and the insects of British trees. *Proc. natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 71 : 2766-2769.
- STRONG, D.R. (1974 c). — Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities : the pests of Cacao. *Science*, 185 : 1064-1066.
- STRONG, D.R. (1977 a). — Rolled-leaf hispine beetles (Chrysomelidae) and their Zingiberales host plants in middle America. *Biotropica*, 9 : 156-169.
- STRONG, D.R. (1977 b). — Insect species richness : hispine beetles of *Heliconia latispatha*. *Ecology*, 58 : 573-582.
- STRONG, D.R. (1979). — Biogeographic dynamics of insect-host plant communities. *Ann. Rev. Entomol.*, 24 : 89-119.
- STRONG, D.R., MCCOY, E.D. & REY, J.R. (1977). — Time and the number of herbivore species : the pests of sugarcane. *Ecology*, 38 : 167-175.
- STRONG, D.R. & WANG, M.D. (1977). — Evolution of insect life histories and host plant chemistry : Hispine beetles on *Heliconia*. *Evolution*, 31 : 854-862.

- STURCHKOW, B. & LOW, I. (1961). — Die Wirkung einiger *Solanum*-Alkaloid-glykoside auf den Kartoffelkäfer, *Leptinotarsa decemlineata* Say. *Ent. Exp. & Appl.*, 4 : 133-142.
- TAYLOR, C.E. & POWELL, J.R. (1978). — Habitat choice in natural populations of *Drosophila*. *Öcologia (Berl.)*, 31 : 39-59.
- TEMPLE, S.A. (1977). — Plant-Animal mutualism : Coevolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science*, 197 : 885-886.
- TODD, G.W., GETAHUN, A. & CRESS, D.C. (1971). — Resistance in barbey to the greenbug, *Schizaphis graminum*. 1. Toxicity of phenolic and flavonoid compounds and related substances. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 64 : 718-722.
- TSACAS, L. & CHASSAGNARD, M.T. (1981). — Nouvelles espèces de *Lissocephala* Malloch de la forêt de Taï, Côte-d'Ivoire (Diptera, Drosophilidae). Diagnose préliminaire. *Annls Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 17 : 259-264.
- TSACAS, L. & LACHAISE, D. (1979). — La radiation africaine des *Lissocephala* inféodées aux *Ficus* (Dipt. *Drosophilidae*). *Annales Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 15 : 589-603.
- TSACAS, L., LACHAISE, D. & DAVID, J. (1981). — Composition and biogeography of the Afrotropical Drosophilid fauna. In : M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson, Jr. Eds., *The Genetics and Biology of Drosophila*. Academic Press, London, New York, San Francisco, Toronto, Sydney, Vol. 3 a, pp. 197-259.
- TSACAS, L. & TESHOME, M. (1981). — Deux *Gitona* phytophages africains : *G. pauliani* et *G. ethiopica* (Diptera, Drosophilidae). Leurs rapports avec la bilharziose. *Revue fr. Ent. (N.S.)*, 3 : 151-154.
- TURNER, J.R.G. (1976). — Muellerian mimicry : classical « beanbag » evolution and the role of ecological islands in adaptive race formation. In : S. Karlin & E. Nevo, Eds., *Population genetics and ecology*. Academic Press, New York & London, pp. 185-218.
- WALDBAUER, G.P. (1962). — The growth and reproduction of maxillectomized tobacco hornworms feeding on normally rejected non-solanaceous plants. *Ent. Exp. & Appl.*, 5 : 147-158.
- WARD, L.K. (1977). — The conservation of juniper : the associated fauna with special reference to southern England. *J. appl. Ecol.*, 14 : 81-120.
- WARD, L.K. & LAKHANI, K.H. (1977). — The conservation of juniper : the fauna of food plant island sites in southern England. *J. appl. Ecol.*, 14 : 121-135.
- WHITTAKER, R.H. (1970). — The biochemical ecology of higher plants. In : E. Sondheimer & J.B. Simeone, Eds., *Chemical Ecology*. Academic Press, New York, pp. 43-70.
- WHITTAKER, R.H. & FEENY, P. (1971). — Allelochemics : Chemical interactions between species. *Science*, 171 : 757-770.
- WIEBES, J.T. (1979). — Coevolution of figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10 : 1-12.
- WIKLUND, C. (1973). — Host plant suitability and the mechanism of host selection in *Papilio machaon*. *Ent. Exp. & Appl.*, 16 : 232-242.
- WILLIAMS, A.H. (1963). — Enzyme inhibition by phenolic compounds. In : J.B. Pridham, Ed., *The Enzyme Chemistry of Phenolic Compounds*. Pergamon Press, Oxford, pp. 87-95.
- WILLIAMS, K.S. & GILBERT, L.E. (1981). — Insects as selective agents on plant vegetative morphology : Egg Mimicry Reduces Egg Laying by Butterflies. *Science*, 212 : 467-469.
- WOOD, T.K. (1980). — Divergence in the *Enchenopa binotata* Say complex (Homoptera : Membracidae) effected by host plant adaptation. *Evolution*, 34 : 147-160.