



HAL
open science

Le concept de niche chez les drosophiles

Daniel Lachaise

► **To cite this version:**

Daniel Lachaise. Le concept de niche chez les drosophiles. Revue d'Écologie, 1979, 3, pp.425-456.
hal-03530451

HAL Id: hal-03530451

<https://hal.science/hal-03530451>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LE CONCEPT DE NICHE CHEZ LES DROSOPHILES

par Daniel LACHAISE

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

SOMMAIRE

INTRODUCTION	425
1. — Les Drosophiles des <i>Ficus</i> d'Afrique tropicale	430
2. — Les Drosophiles des cactus du désert de Sonora	435
2.1. Besoins de croissance et de reproduction	437
2.2. Tolérance aux alcaloïdes	440
3. — Mécanismes de la différenciation des niches	442
3.1. Séparation des niches par les spectres de levures consommées ...	442
3.2. Chevauchement des niches et compétition	444
3.3. Relâchement de la niche et transfert de gîte larvaire	446
4. — Variation de la niche et variabilité génétique	446
CONCLUSION	449
RESUME	452
SUMMARY	452
BIBLIOGRAPHIE	453

INTRODUCTION

Soixante ans de controverses pour ne pas arriver à le bien définir, tel est le bilan pour le moins déroutant d'un concept tenace que les écologistes nomment de façon entendue et presque familière « la niche ». Si le concept de niche a la vie si dure, c'est qu'il doit traduire une profonde nécessité théorique. La façon d'appréhender le concept a été, et est encore, le plus souvent intuitive. L'écologiste de terrain, collecteur de faits, sent le besoin d'en raccorder la somme à une explication synthétique. Dans ce

but il s'est doté de lois, généralement proposées par des modélisateurs, où il a trouvé un refuge causal (voir la discussion de Vuilleumier, dans ce fascicule). Il en est ainsi du principe d'exclusion compétitive, de la notion de coexistence, de la notion d'espèce et aussi du concept de niche, toutes ces « propositions » étant parfaitement interdépendantes. Ce qui a peut-être sauvé le concept de niche, le plus vulnérable de tous, c'est justement son imprécision, ses équivoques, voire ses contradictions. Les approches multiples lui ont en effet permis d'évoluer, et aujourd'hui, les dogmes sont, sinon remis en cause, tout au moins rediscutés : le principe d'exclusion (Ayala, 1969 ; 1970a ; 1971 ; Gilpin et Justice, 1972) ; la notion d'espèce (*in* Bocquet, Générumont, Lamotte éd., 1976, 1977) ; comme aussi le concept de niche lui-même (Maguire, 1967 ; MacArthur et Levins, 1967 ; Levins, 1968 ; MacArthur et Levins, 1968 ; Roughgarden, 1972 ; Vandermeer, 1972 ; Emlen, 1973 ; Pianka, 1974 ; Taylor, 1975 ; May éd., 1976, et les diverses contributions au colloque de Montpellier publiées dans ce fascicule). Ainsi, de plus en plus nombreux sont les travaux montrant que l'exclusion n'est pas une conséquence obligatoire de la compétition, et que celle-ci peut s'accommoder de la coexistence, pourvu que les espèces en compétition pour une même ressource limitée inhibent moins la croissance des autres espèces en compétition que leur propre croissance (Ayala, 1970b). La réalité de la « facilitation », qui est le contraire de la compétition, a même été largement prouvée (voir les références dans Bos *et coll.*, 1977). Il y a « facilitation » dans le cas où l'utilisation effective de la ressource partagée, c'est-à-dire sa transformation en biomasse, est plus grande quand les deux espèces coexistent que lorsqu'elles exploitent séparément la même quantité de ressource. La niche est cependant un concept bien plus global que le principe d'exclusion et inclut donc celui-ci ; ce qui revient aussi à reconnaître qu'elle ne s'exprime pas seulement en termes de compétition.

Précisons que sous le terme « niche » il faut entendre la résultante de l'ensemble des facteurs qui limitent l'expression d'un pool de gènes dans un milieu donné. Pianka (1974) parle encore à son propos de niveau d'adaptation et Emlen (1973) de fonction adaptative. Elle traduit l'effet à une génération donnée de la sélection naturelle. La niche pourrait être le concept de rencontre entre la génétique des populations naturelles et une écologie qui ne refuse plus d'être évolutive. Vuilleumier (1973) montre combien les systèmes génétiques et écologiques sont étroitement intriqués. Pour que le concept de niche soit réellement utile il faut se donner les moyens de relier les variables écologiques à des paramètres de populations. Vuilleumier présente ainsi clairement la relation existant entre des paramètres fondamentaux en écologie (r et K) et ceux de la génétique des populations comme la valeur adaptative darwinienne (W) par l'intermédiaire des concepts de sélection r et K . Il justifie notamment l'utilisation par

MacArthur et Wilson (1967) de la capacité limite du milieu (K) pour définir la valeur adaptative dans une population densité-dépendante. La niche est même considérée par de nombreux auteurs comme une mesure de cette valeur adaptative, laquelle est une probabilité tout à la fois de survie et de reproduction, à chaque point d'un hyper-espace environnemental (Levins, 1968). A la combinaison des réponses de chaque génotype aux variables du milieu, correspond un « bénéfice net », défini comme un accroissement plus ou moins important de la valeur adaptative (Emlen, 1973). Taylor (1975, 1976) exprime cela en disant que la valeur adaptative absolue de chaque génotype est regardée comme une fonction de « lieu » dans l'espace de la niche et de densité de population en ce lieu. Il y a vingt ans, Hutchinson (1957) définissait déjà les limites de la niche, considérée comme un hyper-espace à n -dimensions, par la valeur adaptative.

La limite de cette approche tient aux difficultés de mesurer la valeur adaptative à partir d'une population naturelle, alors que la transposition des valeurs obtenues dans les élevages reste toujours sujette à caution. C'est probablement la raison qui a dû pousser de nombreux écologistes (Pianka, 1976) à négliger résolument les considérations de succès reproductif pour assimiler la niche de façon plus limitative au seul spectre d'utilisation des ressources. Pianka (1976) reconnaît cependant que le concept de niche gagnera à ce que le lien soit fait entre les stratégies optimales de recherche de la nourriture et les stratégies optimales de reproduction. De fait, comme le font remarquer Bourlière et Lamotte (1976), c'est par le biais de l'adaptation démographique que les avantages conférés par les aptitudes individuelles s'expriment au plan des populations.

Dans une population locale, un certain nombre de génotypes de l'espèce ne seront assurément pas représentés, aussi la marge de réponses possibles aux pressions du milieu est-elle plus étroite que pour l'espèce dans la totalité (Emlen, 1973). De plus, les populations locales n'utilisent pas nécessairement toutes les ressources qu'elles seraient capables d'utiliser et elles ne vivent pas dans toutes les conditions qu'elles seraient capables de tolérer. Ces notions importantes ont amené Hutchinson (1957) à distinguer la « niche fondamentale » propre à l'espèce et la « niche réalisée » qui caractérise la population locale. La niche fondamentale (ou pré-compétitive) est tout à fait virtuelle (Pianka, 1976) ; elle n'existe nulle part, et son intérêt n'est que théorique. La niche réalisée (ou post-compétitive) est en revanche celle que les données empiriques essaient de cerner. Elle se rapporte à une population locale (dème), dont on admettra grossièrement qu'elle est panmictique, ce qui est une façon exagérée de dire que le brassage génétique en son sein est plus important que les flux géniques existant avec d'autres dèmes. Si l'entité « espèce » n'a qu'une niche fondamentale, elle a autant de niches réalisées que de popu-

lations locales. Les deux notions complémentaires de niche fondamentale et de niche réalisée sont finalement parallèles à celles de r_{\max} et r_{reel} (Pianka, 1974). La niche, pas plus que la population, n'est un système clos et il serait illusoire de chercher à l'enfermer dans un espace fini, fut-il multidimensionnel : il y a des intergradations entre niches réalisées comme il y en a entre populations locales d'une même espèce.

La relation « une espèce-une niche », qui a atteint peut-être trop vite le statut inébranlable du dogme, est cependant à nuancer avec la notion de « similitude limite » ou « chevauchement maximal tolérable » avancée par MacArthur et Levins (1967). A l'encontre de certains auteurs qui considèrent l'habitat comme l'une des composantes de la niche au même titre que les autres, Whittaker *et coll.* (1973) dissocient radicalement la niche de l'habitat, et nomment « écotope » l'effet cumulé des deux (pour une discussion plus précise de la notion d'écotope, voir l'article original). Or, il en découle que deux espèces vivant dans deux habitats différents pourraient théoriquement y occuper la même niche. On peut enfin ajouter qu'il y a dans ce dogme le risque de réduire et d'assimiler trop complètement le concept de niche au principe d'exclusion compétitive. Admettre en effet qu'une niche réalisée ne caractérise qu'un seul et unique dème, pré-suppose que l'exclusion compétitive a nécessairement opéré. Dire que, de deux espèces interstériles occupant exactement la même niche, l'une finira par éliminer l'autre pourvu que la première ait un avantage reproductif aussi petit soit-il sur la seconde, est un raisonnement circulaire puisque l'on explique le concept par le principe. On trouve là les termes d'un raisonnement qui s'apparente au syllogisme : le principe d'exclusion en serait la prémisse majeure, la coexistence de plusieurs espèces la prémisse mineure, et la troisième proposition (la conclusion) serait bien sûr que ces espèces n'occupent pas la même niche. L'inconvénient de cette formulation est qu'aucun fait empirique n'est en contradiction avec elle à cause de la réversibilité des propositions (Hardin, 1960).

Chez la *Drosophile* comme chez tous les insectes holométaboles, les stades larvaires sont séparés du stade adulte par une révolution au sein de l'organisme, la métamorphose, où ont lieu des différenciations suivies de redifférenciations cellulaires. Les pressions sélectives des milieux, le plus souvent fort différents, où vivent respectivement larves et adultes, peuvent varier de façon considérable. La question se pose alors de savoir si, aux différents stades de développement, correspondent autant de niches réalisées. Selon David (*comm. pers.*) les gènes qui s'expriment différemment au moins partiellement chez les larves et chez les adultes, argument qui plaiderait en faveur de la reconnaissance d'au moins deux niches réalisées successives. Un autre point de vue consiste à considérer le génotype comme un tout, quel que soit le stade d'expression des gènes, chacun des stades de développe-

ment subissant alors une compression écologique au sein de la niche réalisée de l'ensemble des génotypes qui participent au pool de gènes. Dissocier la niche de la larve de celle de l'adulte présente quelques inconvénients. Le premier est que l'on met sur le même plan évolutif la population de larves d'une espèce d'une part, avec la population adulte qui en découle, d'autre part avec les populations larvaires et adultes d'autres espèces. Cela signifierait que la sélection diversifiante pourrait s'exercer de la même façon pour séparer les niches des différents stades de développement d'une espèce donnée, que pour séparer celles de deux espèces. En poussant le raisonnement à l'absurde on devrait alors admettre qu'un stade de développement pourrait théoriquement en exclure un autre ! Une telle alternative n'est évidemment pas défendable, même dans les situations où la compétition intraspécifique, voire intracyclique, est bien plus intense que la compétition interspécifique. En terme de valeur adaptative darwinienne, autrement dit de contribution relative d'un génotype au pool de gènes de la génération suivante, il est quelque peu gênant de morceler le génotype. Le second inconvénient vient de ce qu'il resterait une ambiguïté pour définir de quelle niche relèvent les œufs et les pupes. Par ailleurs chez d'autres insectes présentant un premier stade larvaire actif en liaison avec la recherche de l'hôte (planidium de *Bombyliidae*, triongulin de *Meloidae*) qui diffère fondamentalement des stades ultérieurs liés à l'hôte, il faudrait alors multiplier encore plus le nombre des niches réalisées. Aussi, semble-t-il préférable, pour ne pas vider la niche de son contenu évolutif, sans lequel le concept ne se justifie plus autant, (1) d'attribuer aux larves et aux adultes d'une même espèce une niche réalisée unique avec seulement distinction des variables déterminantes respectives ; (2) de se référer à la niche du pool de gènes de la population plutôt qu'aux niches multiples des différents génotypes isolés, ce qui serait tout aussi concevable.

La séparation des niches exige le plus souvent de faire intervenir la combinaison de plusieurs variables aussi différentes que les composantes spatio-temporelles et les composantes physiologiques. La discussion sera illustrée par deux exemples précis : les *Drosophiles* des *Ficus* en Afrique tropicale, pour les composantes spatio-temporelles (Lachaise, 1976 ; 1977) et les *Drosophiles* des cactus dans le désert de Sonora en Arizona, pour les composantes physiologiques (Heed et Kircher, 1965 ; Kircher *et coll.*, 1967 ; Kircher, 1969 ; Fellow et Heed, 1972). Ensuite seront discutés les mécanismes déterminant la différenciation des niches ; et enfin sera abordée la relation entre le polymorphisme génétique et l'amplitude de la niche.

1. — LES DROSOPHILES DES FICUS D'AFRIQUE TROPICALE

Les nombreux *Ficus* endémiques à l'Afrique tropicale hébergent un genre entier de *Drosophilidae* (*Lissocephala*) et la totalité d'un groupe d'espèces (*fima*) relevant du genre *Drosophila*, qui leur sont inféodées. A ces sycophages obligatoires s'ajoute un nombre considérable de *Drosophiles* sycophages facultatives : dans les savanes préforestières de Lamto en Côte-d'Ivoire, on a pu recenser jusqu'à 55 espèces de *Drosophilidae* sur un seul *Ficus capensis*, dont une trentaine sont actuellement connues pour s'y reproduire (Lachaise, 1976 ; 1977).

Chez les *Ficus* le réceptacle est une urne (sycone) dont la paroi interne est tapissée de fleurs ; la figue est donc une inflorescence. La cavité interne communique avec l'extérieur par un orifice, l'ostiole, obturé par des écailles charnues étroitement imbriquées les unes aux autres. Chez *F. capensis* la figue est monoïque, on rencontre d'abord les fleurs mâles, en disposition annulaire autour de l'ostiole, puis couvrant le reste de la paroi de la cavité, les fleurs femelles. Celles-ci sont de deux sortes, à style long ou à style court, selon qu'elles recevront le grain de pollen ou l'œuf du

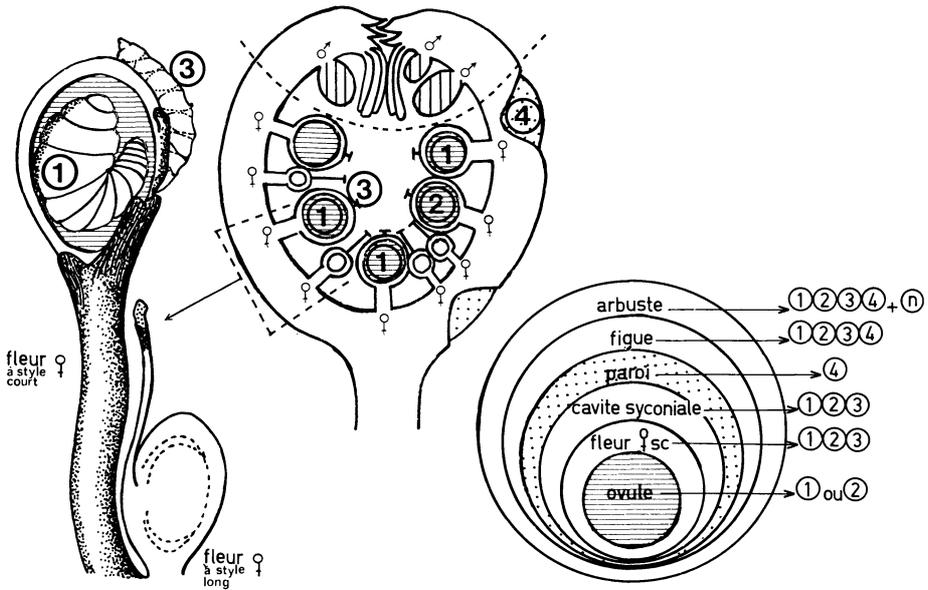


Figure 1. — Représentation schématique des gîtes larvaires disponibles dans la figue de *Ficus capensis* (Moracée) dans les savanes boisées de Lamto (Côte-d'Ivoire) permettant la coexistence de : 1. *Ceratosolen capensis* (Agaonidae, Agaoninae) ; 2. *Sycophaga* sp. (Agaonidae, Sycophaginae) ; 3. *Lissocephala disjuncta* (Drosophilidae) ; 4. *Zaprionus vittiger* (Drosophilidae). A droite, représentation schématique du phénomène « d'emboîtement » des microhabitats.

chalcidien *Agaonidae* pollinisateur sans l'intervention duquel la fécondation de la figue serait impossible. L'âge de la figue peut être connu avec relativement de précision en se référant au stade de développement de l'inflorescence (Galil et Eisikowitch, 1968). Couplé à l'évolution du cortège de levures dans le temps, le développement du sycone se juxtapose à l'hétérogénéité structurale pour faire de la figue un microcosme dont les disponibilités en gîtes larvaires justifient la diversité de ses colonisateurs. Pour les Drosophiles le *Ficus* entier peut être considéré comme un microhabitat, comme aussi bien en changeant d'échelle une figue seule, ou à un autre niveau encore plus fin, chacun des gîtes larvaires contenus dans la figue ; c'est le phénomène « d'emboîtement » (fig. 1).

Les Drosophiles colonisent la figue de *F. capensis*, tout au long des six à huit semaines nécessaires à sa maturation, par au moins trois vagues successives. La première conquête de la figue est réalisée exclusivement par les espèces du genre *Lissocephala*, le plus primitif de la famille des *Drosophilidae*, dont toutes les espèces de la région éthiopienne sont strictement inféodées aux différents *Ficus* (sycophages obligatoires). Bien qu'on ne soit pas encore en mesure de prouver qu'il y a une relation de spécificité entre l'espèce de *Ficus* et l'espèce de *Lissocephala*, un certain nombre d'arguments suggèrent la possibilité d'une spéciation parallèle et liée au sein de ces deux genres (Lachaise, 1977). La ponte des femelles de *Lissocephala* se produit très précocement, alors que la figue est encore verte et immature (phase interflorale), à la faveur d'une aptitude comportementale très particulière : les femelles, grâce à un postabdomen télescopique prolongé par un oviscapte allongé, remarquable pour des Drosophilides, insèrent leurs œufs entre les écailles de l'ostiole. La larve de premier stade pénètre dans le réceptacle en se forçant un chemin entre les écailles imbriquées bouchant son orifice. La totalité du développement larvaire s'accomplit dans l'obscurité de la cavité syconiale. Les larves de *Lissocephala* se nourrissent vraisemblablement des micro-organismes introduits dans la cavité, préalablement stérile de la figue, par les femelles de *Ceratosolen capensis* (Chalcidien *Agaonidae*) qui sont les pollinisateurs obligatoires et spécifiques du *Ficus capensis*. Leur développement achevé, les larves de troisième stade de *Lissocephala* quittent le réceptacle par l'ostiole toujours fermé, de la même façon qu'elles y étaient entrées ; elles se laissent choir sur le sol où elles s'empupent (fig. 2).

La seconde vague de colonisation débute peu de temps avant la sortie des larves l_3 de *Lissocephala*, alors que le sycone a atteint la fin de la phase mâle. Il s'agit d'une nouvelle conquête de la figue tout à fait différente et indépendante de la précédente. Elle est réalisée par les femelles d'une espèce de *Zaprionus*, un genre de Drosophilides essentiellement africain, *Z. vittiger*. Les œufs

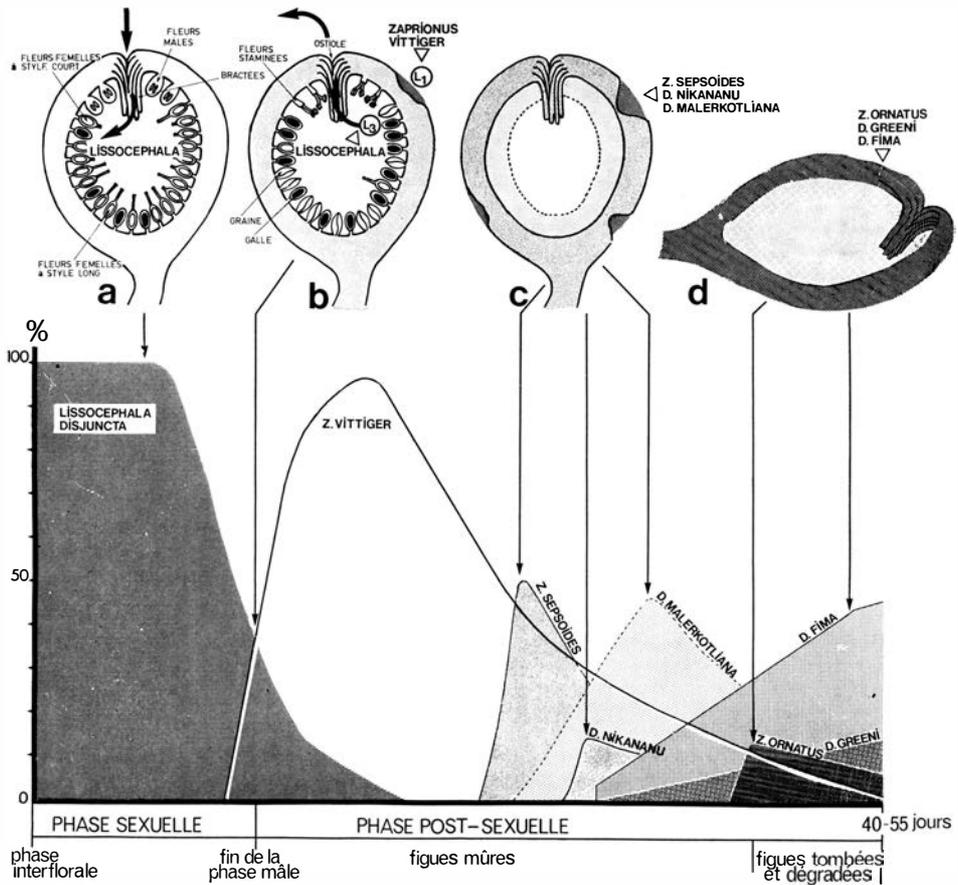


Figure 2. — Succession des pontes de différentes espèces de Drosophilidae sur les figes de *Ficus capensis* dans les savanes boisées de Lamto (Côte-d'Ivoire) d'après Lachaise (1977).

sont pondus non plus dans l'ostiole mais extérieurement, dans les blessures de l'exocarpe. Lorsqu'il y a excès de levures ingérées, une proportion appréciable d'entre elles peuvent effectuer tout le transit intestinal sans être digérées. Elles se retrouvent vivantes dans le rectum et sont alors évacuées avec les fèces (Lachaise, non publié). L'inoculation passive des levures fermentatives par les femelles de *Z. vittiger* s'effectue à la fois de cette façon et par transport accidentel de cellules dans la pilosité des pattes. Les larves contribuent ensuite à assurer la dispersion des levures. Alors commence le processus de fermentation alcoolique.

C'est à la fin de la phase mâle de développement du sycone que le plus grand nombre de gîtes larvaires disponibles dans une

seule et même figue sont utilisés simultanément. Dans la cavité du sycone de *Ficus capensis*, les larves du chalcidien *Ceratosolen capensis* pollinisateur et symbionte de la figue, ou de son compétiteur *Sycophaga* sp., « parasite » de la figue, occupent l'intérieur des fleurs femelles à style court dont l'ovule leur sert de nourriture (sycophiles primaires). Les tissus de l'ovule dont la femelle de *Ceratosolen* induit l'hypertrophie peuvent être occasionnellement, et dans un deuxième temps, exploités par les sycophiles secondaires, inquilines de *Ceratosolen* et « parasites » de la figue : *Apocrypta* sp. et *Eukoebelea* sp. (*Torymidae Idarninae*). Les mêmes fleurs, mais cela est également vrai pour les fleurs à style long, sont exploitées sur leur surface externe par les larves de *Lissocephala ambigua* qui se nourrissent probablement de la pellicule de microorganismes (levures et bactéries) qui les couvre. On réserve le terme sycophile aux larves qui se développent dans les ovaires pour les différencier des sycophages qui peuvent, pour certains d'entre eux, pénétrer dans la figue mais pas dans les fleurs femelles. A l'extérieur de la paroi du réceptacle, les larves L_1 de *Zaprionus vittiger* sont alors étroitement localisées dans les poches parenchymateuses en début de fermentation. Du partage strict des ressources de la figue à la fin de la phase mâle, il résulte une coexistence sans interférence des deux espèces de Drosophilidae et une discrimination trophique totale avec les Chalcidiens (fig. 1).

La figue ne semble pas même saturée en ce qui concerne sa capacité limite, puisque les fleurs mâles et les fleurs femelles à style long ne sont pas colonisées. Il est vrai que le rôle de ces dernières étant essentiel dans la reproduction du *Ficus*, leur destruction serait critique pour la survie de l'espèce. Galil et Eiskowitch (1968) signalent toutefois que les *Sycophaga*, compétiteurs occasionnels des *Ceratosolen* pollinisateurs légitimes, peuvent pondre dans les fleurs femelles à style long, aussi bien que dans celles à style court chez le *Ficus sycomorus* de l'est africain. Il n'est pas question ici des insectes sycophages, même obligatoires, qui percent le sycone de *Ficus capensis* encore en place sur l'arbre pour y assurer leur développement, tel que le *Curculionidae* de la figue (Haines, 1927), ou pour se nourrir des graines issues de la fécondation des fleurs à style long, tels que les *Lygaeidae* arboricoles *Dinomachus marshalli* ou *Appoloniuss quadratus* signalés par Slater (1972) du *Ficus capensis* d'Afrique du Sud ; ceux-ci provoquent en effet par leur perforation une décompression accidentelle trop précoce de l'atmosphère interne de la cavité du sycone, laquelle est fatale aux larves de *Ceratosolen* et probablement aussi à celles des *Lissocephala* en provoquant la chute prématurée de la figue. La particularité des *Ceratosolen* et des *Lissocephala* est d'avoir réussi par des processus coévolutifs à se reproduire dans la figue sans en compromettre le développement.

La seconde vague de colonisation se poursuit de façon très

graduelle sur la figue à maturité (phase post-sexuelle du sycone). Au fur et à mesure que s'étendent les poches en fermentation, lesquelles finiront pas devenir coalescentes, augmente la quantité de nourriture accessible à la plupart des Drosophilidae dont la diversité s'accroît corrélativement (*Zaprionus sepsoides*, *Drosophila malerkotliana*, *D. nikananu*).

La troisième vague de colonisation commence avec la chute de la figue mûre, ou juste avant, et jusqu'au dessèchement de celle-ci sur le sol. Elle est caractérisée par un nouveau *Zaprionus* (*Z. ornatus*), mais surtout par l'apparition des espèces du groupe *melanogaster* (*Drosophila melanogaster*, *D. yakuba*, *D. greeni*) et du groupe *fima* (*D. fima*). Bien que nous n'ayons pas isolé de levures des tractus digestifs de larves, faute de pouvoir identifier celles-ci, nous pouvons cependant corréler l'accroissement de la fermentation alcoolique avec l'apparition de Drosophiles adultes dont les jabots recèlent en majorité des levures à forte capacité fermentative, et ceci pour deux raisons : 1) les sites alimentaires des adultes et les gîtes larvaires sont confondus chez les Drosophiles des *Ficus*, ce qui n'est pas toujours le cas notamment pour les substrats de latitude tempéré ; 2) les mêmes levures que celles présentes dans les jabots adultes ont été isolées de la surface de la figue où s'alimentaient les larves, ce qui confirme qu'elles en sont bien originaires (Lachaise *et coll.*, sous presse).

Le déterminisme de la succession des espèces de Drosophiles sur les figues de *Ficus capensis* est complexe et repose en partie sur les facteurs déclenchant leur dégradation. On sait notamment que les Chalcidiens *Agaonidae* inhibent la dégradation de la figue (Galil *et coll.*, 1973). Aussi longtemps que ces larves sont vivantes dans les fleurs femelles à style court, c'est-à-dire pendant toute la phase interflorale, la figue montre une grande résistance à la décomposition. Au début de la phase mâle suivante, et tant que la figue reste close, il se produit dans l'atmosphère de sa cavité interne une chute de la teneur en O₂ et une augmentation concomitante considérable de la teneur en CO₂, laquelle ralentit le processus de dégradation. L'exocarpe et l'épaisseur du parenchyme du réceptacle empêchent les échanges gazeux avec l'extérieur.

A la fin de la phase mâle, la perforation par les mâles d'*Agaonidae* de tunnels de sortie par où leurs femelles s'échappent, provoque une chute brutale de la teneur en CO₂ (Burg et Burg, 1965 ; Galil *et coll.*, 1973). L'inhibition de la fermentation alcoolique est alors levée et la concentration d'éthanol s'accroît rapidement. Celle-ci devient alors un nouveau facteur limitant de la niche des Drosophiles des *Ficus*. David *et coll.* (1974), David et Bocquet (1975, 1976) ont clairement montré le rôle essentiel de la tolérance différentielle aux alcools primaires et secondaires comme variable principale permettant de différencier les niches des espèces affines du sous-groupe *melanogaster* et notamment

celles des deux espèces domestiques et cosmopolites *Drosophila melanogaster* et *D. simulans*. La tolérance à l'éthanol est élevée chez la première et augmente avec la latitude, tandis que celle de la seconde est bien plus faible et indépendante de la latitude. Une même différence est observée, quel que soit l'alcool primaire testé. L'éthanol est le mieux toléré des alcools primaires, or c'est aussi le plus abondant dans les substrats naturels. Pour les alcools à chaîne plus longue, la toxicité s'accroît avec le nombre d'atomes de carbone de la molécule. *D. melanogaster* tolère aussi mieux les alcools secondaires que *D. simulans* bien que les différences soient moins marquées que pour les alcools primaires.

Dans les substrats naturels, la plupart des alcools, autres que l'éthanol, pourraient être métabolisés par les levures au même titre que l'éthanol et interviennent dans le régime alimentaire des Drosophiles, mais, selon ces auteurs, leur concentration doit être si faible que leur toxicité ne serait pas un facteur limitant. Notons que *D. melanogaster* se reproduit sur la figue de *Ficus capensis* dans les savanes de Lamto lorsque les figuiers sont localisés dans des zones d'habitat ou de plantations. Conformément à ce qui vient d'être dit, elle pond sur la figue mûre, soit juste avant sa chute, soit après, lorsque la fermentation alcoolique est avancée, et appartient ainsi, comme on pouvait s'y attendre, à la troisième vague de colonisation.

2. — LES DROSOPHILES DES CACTUS DU DESERT DE SONORA

Au regard des écosystèmes adjacents, la diversité des espèces vivant dans le désert de Sonora, bordure nord-ouest de la Sierra Madre occidentale, est faible. Le peuplement de Drosophiles qui se reproduisent dans les poches en fermentation du stipe des cactées géantes (*Cereanae*) représente un modèle écologique suffisamment simple pour avoir permis une étude poussée par Heed et ses élèves (*loc. cit.*). La faible diversité des espèces s'accompagne d'un faible chevauchement des niches, dont l'amplitude, restreinte ici à la diversité des cactus utilisés comme gîtes larvaires, est résumée dans le tableau I. *Drosophila packea* se reproduit exclusivement dans le stipe du cactus « senita », *Lophocereus schottii*, et ne partage avec aucune autre espèce ce gîte larvaire, bien que localement deux autres espèces puissent se reproduire dans les fruits de ce cactus. Sensiblement moins stricte est l'inféodation de *Drosophila nigrospiracula* aux tissus fermentés du stipe du célèbre cactus « saguaro », *Carnegiea gigantea*. En revanche les exigences des larves de *Drosophila mojavensis* ne sont pas aussi spécifiques puisqu'aux cactus « organ pipe » *Lemaireocereus thurberi* et « agria » *Machaerocereus gummosus*, s'ajoutent d'au-

TABLEAU I

Bilan sur dix années des émergences de Drosophila obtenues à partir des stipes de cactus en fermentation dans le désert de Sonora (E.-U.). D'après Fellows et Heed (1972).

Copyright 1972 by the Ecological Society of America.

Cactus	espèce inféodée	nombre de récoltes	total des émergences	% espèce inféodée
Senita (<i>Lophocereus schottii</i>)	<i>D. pachea</i>	57	25.395	99.9 %
Saguaro (<i>Carnegiea gigantea</i>)	<i>D. nigrospiracula</i>	13	15.178	99.3 %
Cardon (<i>Pachycereus pringlei</i>)	<i>D. nigrospiracula</i> ^a	7	2.273	96.8 %
Hecho (<i>Pachycereus pecten-arboriginum</i>)	<i>D. nigrospiracula</i> ^a	1	1.224	59.0 %
Organ Pipe (<i>Lemaireocereus thurberi</i>)	<i>D. mojavnensis</i>	15	1.328	99.2 %
Agria (<i>Machaerocereus gummosus</i>)	<i>D. mojavnensis</i>	17	4.352	99.9 %
Cina (<i>Rathbunia alamosensis</i>)	<i>D. arizonensis</i> ^b	9	1.316	94.2 %
<i>Opuntia phaeacantha</i>	<i>D. longicornis</i> ^c	5	3.348	91.2 %
<i>Opuntia wileoxii</i>	<i>D. aldrichi</i> ^c	7	1.119	89.4 %

a ne partage sa niche larvaire avec d'autres espèces que dans le sud

b partage sa niche larvaire de façon irrégulière mais partout

c partage sa niche larvaire régulièrement

tres gîtes larvaires tels que les cladodes et les fruits de deux *Opuntia*, les fruits et le stipe du « saguaro », ainsi que le stipe du cactus « cina » *Rathbunia alamosensis*. *Drosophila arizonensis*, une espèce jumelle de *D. mojavensis*, se reproduit principalement sur « cina », mais utilise aussi les fruits et les cladodes d'*Opuntia*, les fruits du « saguaro » et les fruits de *Citrus*. *D. pachea* peut donc être considérée comme monophage, *D. nigrospiracula* comme oligophage, et les deux autres espèces comme polyphages.

Les grandes différences dans l'amplitude des gîtes larvaires utilisés respectivement par les quatre espèces de *Drosophiles* ont conduit Fellows et Heed (1972) à réaliser quelques expériences en laboratoire. Des tests préliminaires ont rapidement montré que *D. pachea* ne pouvait se reproduire sur un milieu standard à base de banane, de malt et de maïs, que si l'on y ajoutait un fragment de cactus « senita » autoclavé. En l'absence de celui-ci, les larves, après un éventuel début de développement, mouraient inéluctablement au second stade. Les mêmes tests révélaient par ailleurs la plus ou moins grande toxicité des fragments de « senita » pour les larves et les adultes des autres espèces sympatriques de *Drosophila*. Les tests préliminaires renforçaient donc les déductions faites sur le terrain que le cactus devait contenir au moins un facteur nécessaire au développement de *D. pachea* et au moins un facteur tendant à exclure les autres espèces.

2.1. BESOINS DE CROISSANCE ET DE REPRODUCTION

Le cactus « senita » renferme plusieurs alcaloïdes, ainsi que deux stérols inhabituels, le lophénol (4 α -méthyle- Δ^7 -cholestène-3 β -ol), 0,23 % de cactus sec, et le schottenol (Δ^7 -stigmastène-3 β -ol), 0,13 % de cactus sec. Afin de déterminer leur rôle sur la croissance de *D. pachea*, Heed et Kircher (1965) testent les stérols isolés du cactus, d'abord séparément, puis de façon combinée, à toutes les concentrations. Les contrôles consistent en milieux à base de banane enrichis ou non de fragments de cactus « senita ». Le lophénol ne permet pas de croissance, même si un début de développement a pu être observé chez de nombreuses larves. Le développement est en revanche complet avec l'adjonction de schottenol dont la concentration détermine le nombre de descendants. La fertilité de la descendance est testée en transférant tous les adultes émergeant en F₁ sur un milieu de banane auquel est ajouté un fragment de cactus « senita ». Quelle que soit la concentration, les F₁ produisent toutes de nombreuses larves, à l'exception de celles qui se développent sur 0,01 % de schottenol, lesquelles ont donné moins de larves et dont beaucoup sont mortes. *D. pachea* a donc besoin de schottenol et ne peut pas utiliser le lophénol. Le schottenol synthétisé donne le même résultat que le schottenol extrait du cactus « senita ».

TABLEAU II

*Nombre de descendants de Drosophila pachea
dans différents essais de substitution du schottenol
par d'autres stérols. D'après Heed et Kircher (1965).*

Copyright 1965 (13 August) by the American Association for the Advancement of Science.

	Δ	Culture après 16 jours	Nb F ₁ après 33 jours	F ₂ sur milieu standard + :		
				cactus senita	stérol	sans stérol
Cholestérol	5	larves mortes	0			
β -sitostérol	5	larves mortes	0			
Stigmastérol	5	larves mortes	2			
Lophénol	7	larves mortes	1			
Schottenol	7	pupes	260	nbx	nbx	2
Δ^7 -cholestène-3 β -ol	7	pupes	270	nbx	nbx	24
Δ^7 -ergostène-3 β -ol	7	larves mortes	2			
Ergostérol	5,7	larves mortes	0			
$\Delta^{5,7}$ -cholestadiène-3 β -ol	5,7	pupes	250	nbx	nbx	29
$\Delta^{5,7}$ -stigmastadiène-3 β -ol	5,7	pupes	175	nbx	0w	0w
Pas de stérol	-	larves mortes	4			

Afin d'exclure l'éventualité de l'intervention de microorganismes comme intermédiaire dans l'utilisation du schottenol, une autre souche de *D. pachea* a été préparée dans des conditions aseptiques, et testée périodiquement pour vérifier l'absence de contamination. En présence du cactus « senita » ou de schottenol, *D. pachea* arrive à maturation et se reproduit dans le milieu aseptique, montrant ainsi que les microorganismes n'interviennent pas dans l'utilisation du stérol par la *Drosophile*.

Pour déterminer si d'autres stérols peuvent être substitués au schottenol dans le régime de *D. pachea*, une série d'autres stérols sont ajoutés au milieu standard (tableau II). Avec des stérols en Δ^5 , dont le cholestérol, aucune croissance n'est obtenue. En revanche, quatre stérols, tous en Δ^7 , donnent des résultats positifs. Précisons qu'un stérol est dit en Δ^5 lorsque la double liaison (insaturation) part du carbone 5, et en Δ^7 lorsqu'elle commence au carbone 7. Or, le stérol n'est métaboliquement actif, en particulier comme précurseur de l'écdysone, que si l'insaturation se trouve en Δ^7 (Allais, 1974). Dépourvue de l'équipement enzymatique qui permettrait de réaliser le glissement de l'insaturation de Δ^5 en Δ^7 , *D. pachea* ne peut se reproduire que dans un substrat contenant naturellement un stérol en Δ^7 . Par ailleurs, seule la dé-éthylation mais pas la dé-méthylation serait susceptible de se produire en C_{24} dans la molécule de stérol chez *D. pachea*, pour donner des dérivés du cholestane (Heed et Kircher, 1965 ; Kircher et Heed, 1970).

Il semble bien que *D. pachea* soit la première espèce connue à ne pas être capable d'utiliser le cholestérol. Elle n'est pas non plus apte à le remplacer par le β -sitostérol, l'ergostérol ou encore le stigmastérol, comme le fait *D. melanogaster* (Van't Hoog, 1936). Chez *D. pachea*, la croissance larvaire et la maturation sont assurées par le Δ^7 -cholestène- 3β -ol, le $\Delta^{5,7}$ -stigmastadiène- 3β -ol, le Δ^7 -stigmastène- 3β -ol (schottenol) et le $\Delta^{5,7}$ -stigmastadiène- 3β -ol, mais seuls les trois premiers donnent des femelles fertiles. Cela suggère que la croissance et la mue peuvent dériver des quatre stérols, mais que les facteurs contrôlant la maturation des œufs dans la femelle ne peut pas résulter de l'action du dernier d'entre eux.

Incapable de convertir les stérols Δ^5 - 3β en composés métaboliquement actifs, *D. pachea* a des exigences alimentaires pour un stérol comprenant un atome d'hydrogène ou un groupement éthyle en C_{24} et une double liaison en position Δ^7 . La dépendance à l'égard d'un stérol Δ^7 est donc une variable limitante de la niche réalisée de *D. pachea*, mais cela ne suffit pas à expliquer qu'elle soit la seule espèce à se reproduire dans les tissus fermentés du stipe du cactus « senita ». Si Heed et Kircher (loc. cit.), assimilent la niche de *D. pachea* au seul microhabitat (le cactus « senita »), conception voisine de l'ancienne définition qu'en donnait Grinnell à partir de 1924, cela se justifie cependant par la présence dans ce dernier

d'une seconde variable limitante de la niche de *D. packea*. Le cactus renferme en effet une autre substance qui est toxique à des degrés divers pour les autres espèces sympatriques de *Drosophila* et pour laquelle *D. packea* a acquis une tolérance.

2.2. TOLÉRANCE AUX ALCALOÏDES

La toxicité du cactus « senita » et de l'alcaloïde qu'il renferme, la pilocéréine, à l'égard des adultes de huit espèces de *Drosophila* sympatriques de *D. packea* dans le désert de Sonora est montrée dans la figure 3. Dans la majorité des cas l'alcaloïde

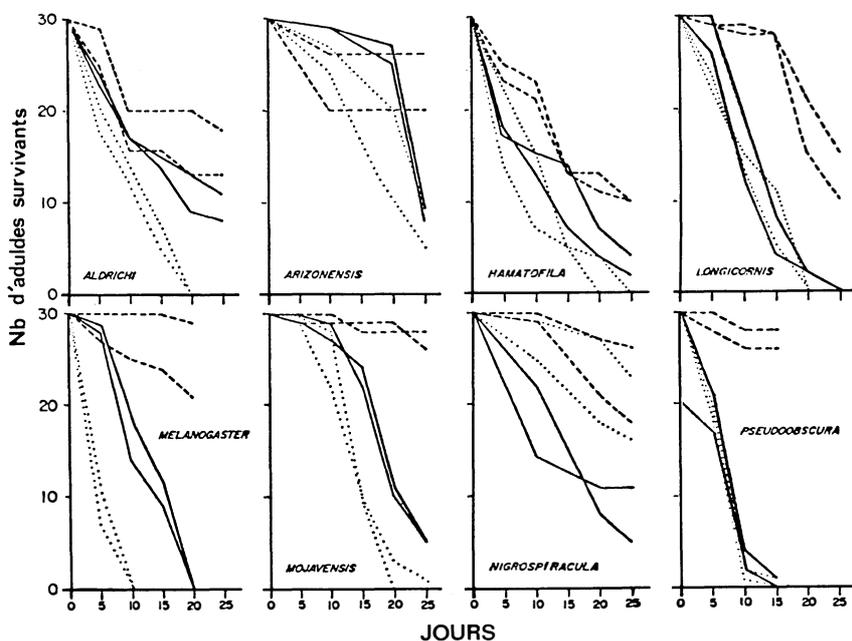


Figure 3. — Mortalité des adultes de huit espèces de *Drosophila* des cactus du désert de Sonora (E.U.) placés sur milieu standard (tiretés) ; sur milieu additionné d'un fragment de cactus « senita » (trait plein) ; et sur milieu additionné de pilocéréine à 1 % (pointillés), d'après Kircher et coll. (1967).

est au moins aussi toxique sinon plus que le cactus lui-même. Une exception cependant, avec *D. nigrospiracula* pour laquelle le cactus s'est révélé plus toxique encore que l'alcaloïde sans toutefois influencer sur la longévité des adultes (Kircher et coll., 1967). Une expérience semblable avec la lophocéréine montre que, à l'exception de *D. hamatofila*, cet alcaloïde n'a pas d'effet sur la longévité des adultes à une concentration de 1 %. Cette concentration étant nettement supérieure à celle trouvée dans le cactus

(0,18 %), la lophocéréine ne doit pas participer beaucoup de la toxicité du cactus pour les *Drosophila* adultes dans les conditions naturelles. La toxicité relative des deux alcaloïdes, ainsi que celle du cactus « senita » entier, ont été testées pour les larves de différentes espèces. Toutes sont affectées par le « senita » et la pilocéréine, soit que les larves meurent avant de produire des descendants, soit encore que le nombre de F₁ et F₂ est réduit de façon drastique. La toxicité de l'alcaloïde se révèle de nouveau comparable à celle du cactus. Les résultats obtenus avec la lophocéréine montrent sa moindre toxicité vis-à-vis des différentes espèces.

Le résultat le plus remarquable est l'absence de mortalité chez les adultes de *D. pachea* lorsque ceux-ci sont placés sur un milieu contenant jusqu'à 14 % de pilocéréine ou 10 % de lophocéréine en plus des 1 % d'alcaloïdes que recèle le « senita » (tableau III).

TABLEAU III

Survie des adultes de Drosophila pachea et nombre de descendants en fonction de l'augmentation de la concentration de l'alcaloïde ajouté au milieu. D'après Kircher et coll. (1967).

CONC ⁿ de l'alcaloïde	----- PILOCEREINE -----				----- LOPHOCEREINE -----			
	Nombre d'adultes vivant après 20 jours		Nb de descendants après 6 semaines		Nb d'adultes vivant après 20 jours		Nb de descendants après 6 semaines	
	a	b	a	b	a	b	a	b
0 (senita seul)	27	29	441	454	27	25	315	—
1	30	27	345	156	17	25	98	25
2	—	—	—	—	21	16	180	210
4	28	27	69	127	—	—	—	—
5	—	—	—	—	7	17	68	87
9	28	26	8	3	—	—	—	—
10	—	—	—	—	23	23	32	74
14	24	18	2	7	—	—	—	—

Or, pendant la même période, une concentration de 1 % de pilocéréine tue tous les adultes de *D. aldrichi*, *D. hamatofila*, *D. longicornis*, *D. melanogaster*, *D. mojavensis* et *D. pseudoobscura*, seuls les adultes de *D. nigrospiracula* se révèlent relativement moins sensibles. Les plus fortes concentrations de pilocéréine diminuent cependant le nombre de descendants produits par *D. pachea*, encore que dans tous les cas ils soient fertiles.

La capacité de tolérance de *D. pachea* pour la pilocéréine dans le stipe du cactus, couplée avec son exigence absolue de schottenol, explique la spécificité de cette espèce pour le cactus. D'autres espèces de *Drosophila* du désert de Sonora, qui pour-

raient tout aussi bien utiliser les stérols du cactus « senita », sont exclues de ce gîte larvaire à cause de la toxicité de la pilocérine pour leurs adultes et leurs larves. On a là un exemple précis où deux variables limitantes suffisent à caractériser la niche d'une espèce.

3. — MECANISMES DE LA DIFFERENCIATION DES NICHES

3.1. SÉPARATION DES NICHES PAR LES SPECTRES DE LEVURES CONSOMMÉES

Les *Drosophiles* sont limitées dans l'exploitation du substrat parce qu'elles sont incapables de métaboliser les sucres qu'il renferment en substances indispensables à leur croissance et à leur reproduction. Aussi sont-elles devenues, très vraisemblablement à la suite de processus coévolutifs, dépendantes d'organismes qui sont capables de réaliser de telles transformations, les levures. Celles-ci, dépourvues de matériel chlorophyllien, ne sont pas non plus autonomes et dépendent étroitement de la nature du substrat. Aborder l'étude de la niche des *Drosophiles* implique donc de décomposer trois types d'interactions : substrat-levures, substrat-*Drosophiles*, levures-*Drosophiles*.

Les différentes espèces de la microflore de levures et de bactéries ont chacune un éventail de propriétés métaboliques différentes, ne serait-ce que dans la production d'alcools. La composition chimique des tissus du stipe de cactus ou du parenchyme de la paroi des figues dépendent de la présence de tel ou tel type de microorganisme. Si la croissance larvaire de *D. packea* dans les poches en fermentation du cactus « senita » dépend d'un stérol non transformé par les levures présentes, ce n'est pas toujours le cas. Wagner (1944, 1949) a en effet démontré de façon indirecte le rôle des levures dans la transformation d'un stérol indispensable au développement de *D. aldrichi* et *D. mulleri* dans les fruits du cactus *Opuntia lindheimeri*. La comparaison des spectres de levures intervenant dans le régime alimentaire est donc très informative quant à « l'amplitude » de la niche des espèces de *Drosophiles* affines et sympatriques.

Le jabot des *Drosophiles* adultes est un diverticule de l'œsophage ; d'origine ectodermique comme ce dernier, il est dépourvu de propriétés digestives. Le transit intestinal des levures passe nécessairement par le jabot, à l'intérieur duquel elles restent vivantes et où elles sont stockées quelques heures. Il est donc possible de prélever le jabot puis, par une série de dilutions progressives et de filtration sur membranes, de mettre son contenu en culture. C'est ce qui a été fait dans les savanes de Lamto en Côte-d'Ivoire à partir des *Drosophiles* coexistant notamment sur

les figures de *Ficus capensis* (Lachaise *et coll.*, sous presse ; Pignal *et coll.*, 1977).

La niche d'une population locale, c'est-à-dire d'un ensemble de génotypes, ne peut être qu'un nuage de probabilités de présence ou probabilités de réponse ; la proportion des individus qui répondent diminue à mesure qu'augmente la distance au centre de la niche. Pour traduire ce fait, nous disposons d'un certain nombre d'analyses multivariées dont les principes sont finalement très proches du concept de niche selon Hutchinson. On a choisi l'analyse des correspondances car elle permet la superposition des individus (*Drosophiles*) et des variables (levures) sur les mêmes projections. Dans l'espace factoriel des jabots, les levures sont les centres de gravité des groupes de jabots et dans l'espace factoriel des levures, c'est l'inverse. Pour chaque groupe montrant les mêmes caractéristiques (*Drosophila* appartenant à la même espèce, substrat de même nature) on a pu tracer des ellipses d'équiprobabilité à 90 %. Dans le calcul de l'équation de l'ellipse, tous les individus ont le même poids. L'analyse des correspondances, de même que l'analyse en composantes principales, ne tient pas compte de l'appartenance des individus à des « populations » distinctes comme le fait l'analyse discriminante. Les prélèvements de levures effectués directement sur le substrat ont confirmé que les levures isolées des jabots des *Drosophiles* adultes provenaient bien de là. Les résultats donnent une valeur précise du chevauchement des niches des espèces affines et mettent en relief des associations espèces de *Drosophile*-substrat par l'intermédiaire des spectres de levures. Ainsi, *Drosophila greeni* est associée au fruit du Palmier Rônier, *D. bangi* à la sève de ce même Palmier et, ce qui nous intéresse plus spécialement dans l'exemple discuté ici, les espèces du groupe *fima* sont toutes associées aux figures de *Ficus capensis*, ce qui montre que la spécialisation de ce groupe d'espèces sur les *Ficus* se retrouve au niveau des spectres de levures (Lachaise *et coll.*, sous presse).

La présence d'une espèce de levure dans un jabot de *Drosophile* est significative, alors que l'absence ne l'est pas. Ne pas considérer l'absence d'une espèce dans un échantillonnage vient indiscutablement d'un manque d'information. Cependant, comme le souligne Green (1971) à propos d'un autre type d'analyse multivariée, l'analyse discriminante qu'il utilise pour différencier les niches de Mollusques Bivalves dans les lacs canadiens, tenir compte de l'absence d'une variable donnée chez un individu crée une certaine ambiguïté : « si une espèce est présente, on peut conclure qu'elle peut vivre là et que la niche fondamentale de l'espèce doit inclure ce point de l'espace écologique. Si l'espèce est absente, il y a trois interprétations possibles : 1) l'espèce ne peut pas vivre là, c'est-à-dire que sa niche n'inclut pas ce point ; 2) l'espèce est capable de vivre là, mais n'a jamais l'occasion de le faire pour des

raisons zoogéographiques ; 3) l'espèce vit réellement là mais l'échantillon fait au hasard n'inclut pas de représentant de cette espèce ». C'est pourquoi l'on peut en théorie démontrer que deux espèces n'occupent pas la même niche, mais jamais qu'elles occupent une seule et même niche.

3.2. CHEVAUCHEMENT DES NICHES ET COMPÉTITION

Chez *Ficus capensis* les deux espèces sycophages obligatoires *Lissocephala disjuncta* et *Drosophila fima* déposent leurs œufs aux deux extrêmes du gradient de ressource représenté par les états fermentatifs successifs d'une seule et même figue. Les espèces sycophages facultatives (*Z. vittiger*, *Z. sepsoides*, *D. malerkotliana*, *D. nikananu*) occupent une position intermédiaire. La discrimination totale des sites et des périodes de ponte des premières résulte-t-elle d'une sélection diversifiante dont le facteur principal serait la compétition par exploitation ? Selon Pianka (1974, 1976), en effet, le chevauchement des niches, non seulement ne traduirait pas une situation de compétition, mais signifierait exactement le contraire. Le chevauchement maximal tolérable devrait être plus faible dans des situations de compétition intense, que dans celles où le rapport de la demande à la ressource est plus faible. Les valeurs du chevauchement des niches ont même été proposées comme estimation de la compétition présente et comme indicateur de la compétition passée (Levins, 1968 ; Schoener, 1974).

Peut-on alors déduire du non chevauchement de la ponte des *Drosophiles* sycophages obligatoires que leurs coefficients de compétition respectifs sont élevés ? Doit-on voir dans le recouvrement partiel des pontes des sycophages facultatives une faible inhibition mutuelle de la croissance de leurs populations respectives ? Il est indéniable que la succession des pontes de la guildes des *Drosophiles* des *Ficus* offre les conditions d'une « compétition diffuse », notion proposée par MacArthur (1972) pour décrire l'effet compétitif global résultant des pressions conjointes exercées par plusieurs compétiteurs interspécifiques. Il faut entendre par-là qu'une faible inhibition compétitive exercée par un grand nombre d'autres espèces peut être équivalente à une forte inhibition compétitive due à un petit nombre d'espèces.

Y a-t-il eu toutefois compétition entre les espèces de *Drosophiles* des *Ficus* ? La compétition qui provoque une réduction de la valeur adaptative de certaines espèces par rapport à d'autres ne se produit que si la ressource est saturée et en quantité limitée. Il n'est pas du tout évident que ce soit le cas de la figue. Colwell et Futuyma (1971), Rathcke (1976) mettent en garde contre les risques d'erreur pouvant résulter de l'assimilation du chevauchement à la compétition. Le chevauchement indique un degré de coexistence et non un degré de compétition (Vandermeer, 1972). Commentant la figure 3, C.E. Taylor (*comm. pers.*) estime que le

fait de trouver ensemble les larves d'espèces différentes ne signifie pas qu'elles soient en compétition et que, réciproquement, le fait qu'elles ne soient pas trouvées ensemble n'indique pas qu'un déplacement compétitif se soit produit. La différenciation des niches des Drosophiles de *Ficus capensis* ne traduirait que la spécialisation, pas la compétition.

Chez les Drosophiles des cactus du désert de Sonora, le chevauchement des espèces les plus polyphages est limité par une combinaison de facteurs dont les pressions compétitives doivent faire partie. Si toutefois la compétition a pu jouer pour empêcher certaines espèces polyphages de coloniser des cactus qui ne sont pas leurs hôtes habituels, elle n'est sans doute pas à l'origine de la discrimination de la niche de *D. pachea*.

Strong (1977) a montré qu'il pouvait y avoir absence de compétition, même avec des chevauchements de niches de l'ordre de 70 %. Chez les Insectes, les déplacements compétitifs ont plutôt été signalés chez des espèces agressives ou territoriales telles que les fourmis (Rathcke, 1976). Ces différents exemples montrent qu'il serait imprudent de substituer de façon systématique les valeurs du chevauchement des niches aux coefficients de compétition.

3.3. RELACHEMENT DE LA NICHE ET TRANSFERT DE GITE LARVAIRE

L'inféodation aux *Ficus* des espèces de *Lissocephala* est propre au continent africain et ne se retrouve dans aucune autre région de son aire de distribution pantropicale. On est donc en droit de supposer que la colonisation des *Ficus* a précédé la spéciation du genre *Lissocephala* dans la région éthiopienne (Lachaise, 1977). Le transfert de l'espèce ancestrale de *Lissocephala* d'un gîte larvaire, probablement des feuilles en décomposition, à la cavité close des figes immatures a dû se faire à la faveur d'un « relâchement écologique » de sa niche réalisée, c'est-à-dire d'un accroissement de l'amplitude de cette dernière dans un habitat dépourvu de compétiteur ou en présence de ressources non disponibles dans son habitat habituel. Selon Christiansen et Fenchel (1977), le phénomène de « relâchement écologique » ne doit pas nécessairement dépendre, tout au moins initialement, d'une quelconque innovation génétique. C'est ce que suggère aussi Carson (1974) à propos de trois espèces de Drosophiles, dont une *Lissocephala* des Iles Christmas, ayant accompli une innovation évolutive en se reproduisant comme commensaux obligatoires de crabes terrestres tropicaux : « que la capacité d'évolution innovative ait été latente dans trois lignées phylétiques séparées suggère que la base génétique de l'innovation doit être largement répandue dans les populations naturelles ».

4. — VARIATION DE LA NICHE ET VARIABILITE GENETIQUE

Une fois les variables limitantes des niches analysées, il importe de se demander si l'amplitude de la niche ne traduirait pas une plus ou moins grande variabilité génétique : « Genetic variability is a parameter of interest for comparison with niche breadth » (Dobzhansky, 1970). Si le nombre des allèles par locus, leurs fréquences relatives et, surtout, le degré d'hétérozygotie moyen ont une signification adaptative, on peut poser l'hypothèse qu'ils doivent augmenter avec l'amplitude de la niche. De la formalisation de cette question essentielle en « génétique écologique » est né le modèle de la « variation de la niche » (Van Valen, 1965 ; Rothstein, 1973 ; Roughgarden, 1974 ; Steiner, 1977). A l'origine fondé sur la relation pouvant exister entre un caractère morphologique et l'amplitude de la niche, le modèle a rapidement substitué à ce caractère la variabilité des alloenzymes.

La vérification de cette hypothèse a d'abord été recherchée expérimentalement par Powell (1971) et MacDonald et Ayala (1974). En suivant respectivement des populations de *Drosophila willistoni* et *D. pseudoobscura* dans des séries de cages hétérogènes ou homogènes quant au milieu, ces différents auteurs ont montré qu'à une augmentation de l'hétérogénéité de celui-ci correspond un accroissement de l'hétérozygotie aux locus enzymatiques étudiés. Les conditions expérimentales étaient les mêmes dans les deux cas, l'hétérogénéité du milieu étant provoquée en faisant varier le milieu de culture, les levures, la température et, dans le travail le plus récent, la luminosité. Powell a testé 22 locus enzymatiques dans 13 populations au bout de 15 générations ; MacDonald et Ayala ont testé 20 locus enzymatiques dans 18 populations au bout de 12 à 15 générations. La même corrélation positive qu'ils obtiennent entre la diversité du milieu et le polymorphisme génétique appuie l'hypothèse selon laquelle la sélection opérant sur les populations naturelles maintient un « polymorphisme équilibré ».

Shugart et Blaylock (1973) arrivent à la même conclusion, avec une méthode inverse. En partant de l'hypothèse que l'accroissement du taux de mutations favorise l'augmentation de l'hétérozygotie, ils irradient des mâles de *D. simulans* et les placent en compétition avec *D. melanogaster* ; les femelles ne sont pas irradiées. Ils constatent ainsi que les aptitudes compétitives de *D. simulans* s'améliorent et que l'amplitude de sa niche s'accroît corrélativement avec l'augmentation de la dose d'irradiation.

Dans les conditions naturelles une telle étude n'est possible que si l'on dispose de suffisamment d'informations, d'une part sur l'écologie de l'espèce, d'autre part sur la fonction de l'alloenzyme dans la physiologie de l'organisme. Ainsi, c'est en reprenant les nombreuses données écologiques rassemblées par

Montgomery (1975) sur les *Drosophiles* des îles Hawaii que Steiner (1977) a pu obtenir une corrélation significative entre la variabilité génétique, sur au moins 12 locus, et le nombre de sites de ponte utilisés par 18 espèces. Chez l'une d'elles, il a également montré que l'hétérozygotie moyenne par locus était corrélée avec l'altitude.

En ce qui concerne les *Drosophiles* des cactus américains, *Drosophila packera*, dont l'écologie, le comportement et la physiologie sont maintenant bien connus, se prêtait particulièrement bien à une telle étude. On se souvient que son gîte larvaire exclusif, les poches en fermentation du stipe du cactus « senita », renferme les variables qui suffisent à l'originalité de sa niche. Le type et la concentration des acides gras, des substances non saponifiables (stérols) et des alcaloïdes restent sensiblement constants dans toute l'aire de distribution, pourtant vaste, du cactus (Kircher, 1969). Si les allèles observés et les fréquences génotypiques obéissent aux pressions de la sélection opérant au niveau des tissus dégradés du stipe du cactus, on peut s'attendre à les retrouver de façon uniforme dans toute l'aire de distribution de *D. packera*. Or c'est effectivement une remarquable constance à la fois dans les fréquences des gènes et dans celles des génotypes que révèle l'étude de Rockwood-Sluss *et coll.* (1973). La migration seule, disent-ils ne serait pas suffisante, si l'on ne fait pas intervenir la sélection résultant d'une interaction génotype-milieu, pour maintenir stable la fréquence des gènes.

L'interprétation des structures géniques demanderait une meilleure connaissance de la fonction des alloenzymes que celle que l'on a aujourd'hui, néanmoins Rockwood-Sluss *et al.* (*loc. cit.*) obtiennent un certain nombre de corrélations intéressantes entre la variation de la composition du cactus et la variabilité dans la fréquence des allèles d'une localité à l'autre. Le tableau IV résume les corrélations observées entre la concentration de certains composés chimiques contenus dans le cactus — acides gras, alcaloïdes, substances non saponifiables (stérols) — et la fréquence des allèles de quatre locus polymorphes. Est-b, Est-c et Acph sont corrélées avec la fraction stérolique du cactus, Est-c étant également corrélée avec les changements de concentration de différents alcaloïdes. Par exemple la fréquence des allèles 1 et 2 de l'Est-b et celle des allèles 1, 2 et 3 de l'Est-c décroît tandis que celle de l'allèle 3 de l'Est-b et des allèles 4, 5 et 6 de l'Est-c s'accroît à mesure que la concentration des substances non saponifiables augmente de 2 à 5 % (poids sec). De même la fréquence des allèles 1, 2 et 3 de l'Est-c décroît alors que celle des allèles 4, 5 et 6 s'accroît à mesure que la concentration des alcaloïdes passe de 3 à 8 % (poids sec). Sans le prouver de façon irréfutable, ces résultats suggèrent une interaction directe entre génotype et substrat.

L'association ainsi mise en évidence entre la diversité taxinomique d'un substrat larvaire et la variabilité génétique des popu-

TABLEAU IV

Corrélation positive (↑) ou négative (↓) entre la concentration des composés du cactus « senita » et la fréquence des allèles chez différentes populations de Drosophila pachea. D'après Rockwood-Sluss et coll. (1973).

Locus enzymatique	Composé	Corrélation	Allèles
Est-b	ACIDES GRAS	sans	
	ALCALOIDES	sans	
	NON-SAPONIFIABLES	R = 0,88*	1,2↓ 3↑
Est-c	ACIDES GRAS	sans	
	ALCALOIDES	R = 0,82*	4,5,6↑ 1,2,3↓
	NON-SAPONIFIABLES	R = 0,85	4,5,6↑ 1,2,3↓
Acph	ACIDES GRAS	sans	
	ALCALOIDES	sans	
	NON-SAPONIFIABLES	R = 0,94*	3↓ 1,2,4↑
Mdh-d	ACIDES GRAS	sans	
	ALCALOIDES	sans	
	NON-SAPONIFIABLES	sans	

* Significatif à 99%

lations de *Drosophila* utilisant ces substrats est une confirmation dans les conditions naturelles des expériences de Powell (1971) et MacDonald et Ayala (1974). Elle suggère une relation directe entre la variation de la composition allélique et l'amplitude de la niche réalisée. Soulignons toutefois que l'hypothèse de la « variation de la niche » n'est pas corroborée par tous les travaux qui ont cherché à la vérifier. Mentionnons, pour rester chez les *Drosophiles*, les résultats de Sabath (1974) qui ne trouve pas de corrélation entre l'amplitude de la niche basée sur la microdistribution et la variabilité des alloenzymes. Il est vrai que les paramètres déterminant la microdistribution peuvent très bien réagir au hasard, eu égard aux forces sélectives opérant sur les locus enzymatiques étudiés. On peut remarquer à ce propos, avec Fontdevila *et coll.* (1975), que la sélection ne joue probablement pas seulement, ou pas souvent, sur un gène isolé, mais plutôt sur une série de complexes de gènes coadaptés dont font partie les gènes des alloenzymes. Notons aussi que Sabath (*loc. cit.*) ne fait intervenir en moyenne que 7 locus par espèce, ce qui peut paraître insuffisant. Deux des espèces hawaïennes étudiées par Steiner (1977) font également exception en ce qu'elles révèlent une forte variabilité génétique pour un nombre restreint de sites de ponte.

Il se peut aussi que l'amplitude de la niche, estimée à partir d'une seule dimension directement liée à la valeur adaptative, soit plus significative que si elle l'était à partir d'une combinaison de multiples dimensions. Steiner (1977) suggère qu'une telle dimension pourrait être par exemple le type de substrat de ponte ou le nombre d'espèces de plantes utilisées à cette fin par les *Drosophiles*.

CONCLUSION

Les « *Drosophiles* des *Ficus* africains » et les « *Drosophiles* des cactus américains » sont deux exemples parmi de nombreux autres qui montrent comment la coévolution peut aboutir à différencier les niches écologiques jusqu'à les discriminer totalement dans une relation de spécificité stricte. La richesse spécifique des peuplements de *Drosophiles* des *Ficus* soulève par ailleurs un des problèmes centraux de la théorie de la niche, celui de la concentration d'espèces (« species packing ») ; combien d'espèces peuvent coexister en équilibre ; ou, en d'autres termes, quelle est la limite de la similitude d'espèces qui coexistent (MacArthur et Levins, 1967) ; ou encore, jusqu'où une niche réalisée peut-elle se réduire pour qu'une population puisse s'y maintenir (Pielou, 1975). Un certain nombre de modèles suggèrent que le chevauchement maximal tolérable des niches devrait s'amenuiser à mesure que le nombre d'espèces en compétition augmente. Tout le problème, on l'a vu pour les *Drosophiles* des *Ficus*, vient de la difficulté de démontrer que l'on a effectivement affaire à une situation de compétition. Pour le prouver il serait nécessaire de savoir calculer avec précision le paramètre K ainsi que les coefficients de compétition dans les conditions naturelles ; or le non chevauchement des niches le long d'un gradient de ressources n'est pas un argument suffisant pour prouver l'action de la compétition, et *a fortiori* pour en donner une estimation.

La capacité de discrimination de la plante hôte est très développée chez les deux espèces des cactus *D. pachea* et *D. nigrospiracula* ; mais, si leurs niches sont bien différenciées, les forces sélectives qui ont conduit ces espèces à une spécificité plus ou moins stricte ont très bien pu être différentes. Alors que la supériorité compétitive de *D. nigrospiracula* est de toute évidence à l'origine du déplacement compétitif des autres espèces du cactus « saguaro », la spécificité de *D. pachea* pour le cactus « senita » semble obéir à une spécialisation (besoin de schottenol, tolérance aux alcaloïdes) qui peut très bien avoir été indépendante de toute pression compétitive.

Les espèces polyphages *D. mojavenis* et son espèce jumelle *D. arizonensis* seraient en revanche favorisées par une sélection

que Fellow et Heed (1972) qualifient de « passive », c'est-à-dire qu'elles sont capables de pondre de façon opportuniste sur une grande variété de substrats (cactus ou autres). Elles seraient soumises à une sélection alternative qui favoriserait une forte spécificité pour l'hôte pendant les périodes où la disponibilité et l'accessibilité de celui-ci serait grande, et au contraire une polyphagie pendant la sécheresse estivale. Alors que des tests de substitution avec des fragments de différents cactus montrent que de probables changements génétiques subséquents ne permettent plus à la niche réalisée de *D. pachea* de se relâcher, celles des espèces polyphages seraient infiniment plus sujettes au relâchement et à la compression écologiques. D'après MacArthur (1972) et MacArthur et Wilson (1967), cette dernière prendrait dans la plupart des cas la forme de la compression pour l'habitat (ici une espèce de cactus peut être considérée comme un microhabitat), alors que les spectres de levures consommées restent sensiblement uniformes quelle que soit l'espèce de *Drosophile* des cactus (Heed *et coll.*, 1976). Si le relâchement écologique peut s'accompagner de la révélation de potentialités génétiques préalablement cachées, il ne traduit pas obligatoirement un quelconque changement dans la composition du patrimoine génétique de la population. La compression écologique, en revanche, peut être à l'origine de la sélection de certains génotypes dont peut résulter un changement irréversible de la niche réalisée.

La compression des niches réalisées n'est pas la conséquence des seules compétitions par exploitation ou par interférence, elle peut résulter des pressions sélectives exercées par la prédation ou le parasitisme. Ainsi, selon Spieth (1968 et 1973) tous les aspects du comportement de nombreuses *Drosophiles* endémiques des îles Hawaii indiquent une extrême adaptation à l'évitement de la prédation. Les premières *Drosophiles* immigrant à Hawaii se seraient trouvées d'emblée soumises à une pression de prédation constante exercée par des oiseaux insectivores et des Diptères Muscoïdes prédateurs endémiques, présents dans les îles Hawaii avant l'arrivée des *Drosophiles*. La sélection directionnelle qui en est résultée a abouti à développer des modifications conjointes de la biologie des *Drosophiles*, la plus importante étant le développement d'un comportement territorial vrai qui se traduit par la séparation du site d'accouplement de ceux de ponte et d'alimentation. L'abandon de la parade sexuelle sur ces derniers sites, où elle se produit habituellement pour la grande majorité des *Drosophiles*, a eu pour conséquence de soustraire l'activité incessante de la parade à la vue des prédateurs. La nécessité pour les mâles d'attirer les femelles sur le territoire d'accouplement a aussi entraîné rapidement une forte sélection sexuelle. Si l'on ajoute que le comportement territorial s'accompagne d'un développement du cryptisme, de l'immobilité pendant l'accouplement, de l'absence de grégairisme, on conçoit que la prédation ait pu

être la force sélective majeure ayant guidé la spéciation et l'évolution des niches de nombreuses *Drosophiles* hawaïennes. Soulignons aussi qu'un tel comportement territorial n'est pas exceptionnel chez les *Drosophiles* puisque, outre sa fréquence chez les espèces des îles Hawaïi, il a également été signalé chez des *Hirtodrosophila* mycophages de la forêt ombrophile du Queensland dans le nord-est australien (Parsons, 1976 ; Parsons et Bock, 1976 et 1977).

Si la compétition n'est pas la seule force sélective en jeu, elle n'en reste pas moins, d'une façon générale, la plus importante dans la séparation des niches des *Drosophiles*. Sous les latitudes tempérées la séparation des sous-espaces de la niche occupée respectivement par les larves et les adultes, ainsi que le partage des sites alimentaires des adultes, sont interprétés comme des stratégies adoptées pour réduire la compétition intraspécifique dans des régions où les substrats sont probablement limités en quantité et éphémères (Carson *et coll.*, 1956 ; Begon, 1973 et 1975 ; Heed *et coll.*, 1976). En revanche, les levures isolées des jabots des *Drosophiles* adultes vivant dans des régions tropicales correspondent aux levures isolées des substrats alimentaires. Par ailleurs, les *Drosophiles* tropicales discriminent les levures à un degré nettement supérieur à celui des *Drosophiles* des régions tempérées. Les analyses des spectres de levures dans les zones tropicales montrent que ceux-ci sont plus diversifiés entre espèces qu'au sein d'une espèce, indiquant par là une diversification des régimes alimentaires. Cette capacité de différencier les levures selon leurs propriétés physiologiques peut être interprétée comme une stratégie tendant à réduire la compétition interspécifique dans des régions où les substrats et les *Drosophiles* sont abondants et diversifiés (Da Cunha *et coll.*, 1957 ; Heed *et coll.*, 1976 ; Lachaise *et coll.*, sous presse).

Sous sa forme classique la génétique des populations se heurte à une difficulté lorsqu'il s'agit de démontrer la signification adaptative du polymorphisme génétique. Il importe à l'écologiste de tester la valeur de ses succès au crible de la complexité de la sélection naturelle. Autrement dit, de poser le problème à l'envers : là, le concept de niche peut devenir la base d'une nouvelle façon d'appréhender la biologie des populations. Encore faut-il percevoir la niche comme un concept nécessairement évolutif ; car si la niche peut être conçue en termes de facteurs immédiats (proximate factors), elle n'est réellement utile que si elle est pensée en termes évolutifs (ultimate factors). Finalement, la niche peut être comprise comme l'ensemble des conditions permettant l'expression des potentialités génétiques limitée par les pressions de compétition inter- et intra-spécifique, de prédation et de parasitisme, maintenant un ensemble de génotypes en équilibre. Des organismes plus spécialisés ou qui ont des capacités homéostatiques restreintes sont capables de tolérer des changements du

milieu moins importants que des généralistes ou des organismes dotés d'une homéostasie bien développée (Pianka, 1974). Les quelques exemples présentés dans le dernier chapitre montrent une corrélation tout à fait intéressante entre la composition allélique et l'amplitude de la niche.

Les différents allèles d'un même gène ne sont pas nécessairement sensibles aux mêmes pressions de sélection. Un allèle fortement sélectionné dans certaines conditions de milieu peut être totalement neutre dans d'autres conditions. Pour une même espèce, des allèles semblables peuvent donc avoir des valeurs sélectives totalement différentes dans les diverses niches réalisées qui se remplacent graduellement dans l'espace et dans le temps. La sélection diversifiante, qui favorise des allèles dans les diverses niches de l'espèce, n'est-elle pas aussi nommée de façon significative la « sélection multiniche ».

RESUME

Deux modèles de coévolution entre des insectes et leurs plantes hôtes, les *Drosophiles* des *Ficus* en Côte-d'Ivoire et les *Drosophiles* des cactus dans le désert de Sonora aux Etats-Unis, servent de base à la discussion du concept de niche. Le premier modèle est issu d'un écosystème de savanes tropicales, caractérisé par une grande richesse et une forte diversité des espèces entraînant des concentrations d'espèces et d'importants chevauchements de niches ; le second est issu d'un écosystème désertique caractérisé par une faible richesse et une faible diversité des espèces ne provoquant qu'un chevauchement limité des niches. La niche est conçue comme l'ensemble des pressions du milieu qui s'exercent sur le pool de gènes d'une population locale dans un habitat donné en limitant l'expression de ses potentialités à un moment précis.

SUMMARY

The niche theory is discussed in the light of two coevolutionary models : the coevolution of *Drosophilids* and their *Ficus* hosts in the Afrotropical region (after Lachaise's data) and the coevolution of cactiphilic *Drosophila* and their desert cactus hosts in the Nearctic region (after Heed's data). The former model provides species packing, wide niche overlap and resource partitioning whereas the latter, because of a smaller species diversity, leads to a greater breeding-site separation and host-specificity. The niche is conceived as the trade-off between the selective pressures which act to limit the expression of the genetic potentialities of a deme in a definite habitat and at a given time.

REMERCIEMENTS

Je remercie sincèrement Messieurs les Professeurs M. Lamotte et J. David et mon collègue Monsieur M. Veuille de la lecture critique qu'ils ont faite du manuscrit et des améliorations qu'ils y ont apportées. Je tiens à remercier vivement Monsieur le Professeur W.B. Heed de l'Université de l'Arizona à Tucson de m'avoir autorisé à reproduire les figures et les tableaux concernant les *Drosophiles* des cactus.

Muriel Roll of *The Ecological Society of America* m'a autorisé à reproduire le tableau 1, page 851, vol. 53, 1972 du journal *Ecology* (Copyright 1972 by the *Ecological Society of America*). Grayce A. Finger de l'*American Association for the Advancement of Science* qui publie le journal *Science* m'a permis de reproduire le tableau 4, page 760, vol. 149, 1965 de ce journal (Copyright 1965, 13 August, by *The American Association for the Advancement of Science*). Je remercie M. J. Church, *Managing Editor* de *Pergamon Journals* de m'autoriser à reproduire la figure 2 et le tableau 2, vol. 13, 1967 du *Journal of Insect Physiology*. Je suis gré à George Lefevre, *Editor* du journal *Genetics* publié par *The Genetics Society of America* de m'avoir permis d'utiliser le tableau 11, page 143, vol. 73, 1973 de ce périodique.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLAIS, J.P. (1974). — *Les stérols chez les insectes. Structure et origine des stérols du criquet* *Locusta migratoria migratorioides* (Reic. & Fair.) (Orthoptères, Acrididae). Thèse d'Etat, Université Paris-Sud, Orsay.
- AYALA, F.J. (1969). — Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. *Nature*, 224 : 1076-1079.
- AYALA, F.J. (1970a). — Invalidation of principle of competitive exclusion defended. *Nature*, 227 : 89-90.
- AYALA, F.J. (1970b). — Competition, coexistence, and evolution, p. 121-158. In M.K. Hecht and W.C. Steere (ed.) *Essays in evolution and genetics in honor of Theodosius Dobzhansky*. Appleton-Century-Crofts, New York.
- AYALA, F.J. (1971). — Competition between species : Frequency dependence. *Science*, 171 : 820-824.
- BEGON, M. (1973). — Preliminary observations on the yeasts associated with *Drosophila obscura* and *D. subobscura*. *Dros. Inform. Serv.*, 50 : 128-129.
- BEGON, M. (1975). — The relationships of *Drosophila obscura* Fallen and *D. subobscura* Collin to naturally occurring fruits. *Oecologia*, 20 : 255-277.
- BLONDEL, J. et BOURLIÈRE, F. (1979). — La niche écologique, mythe ou réalité ? *Terre et Vie*, 33 : 345-374.
- BOCQUET, C., GÉNÈRMONT, J. et LAMOTTE, M., éd. (1976-1977). — Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Mém. Soc. Zool. France*, n° 38, T. I, 407 pp. et 1977, n° 39, T. II, 381 pp.
- BOS, M., BURNET, B., FARROW, R. and WOODS, R.A. (1977). — Mutual facilitation between larvae of the sibling species *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Evolution*, 31 : 824-828.
- BOURLIÈRE, F. et LAMOTTE, M. (1976). — Les stratégies démographiques en dynamique des populations animales. *Bull. Soc. Zool. France*, 101 : 651-652.
- BURG, S.P. and BURG, E.A. (1965). — Ethylene action and the ripening of fruits. *Science*, 148 : 1190-1196.
- CARSON, H.L., KNAPP, E.P. and PHAFF, H.J. (1956). — Studies on the ecology of *Drosophila* in the Yosemite Region of California. III. The yeast flora of the natural breeding sites of some species of *Drosophila*. *Ecology*, 37 : 538-544.

- CARSON, H.L. (1974). — Three flies and three islands : Parallel evolution in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 71 : 3517-3521.
- CHRISTIANSEN, F.B. et FENCHEL, T.M. (1977). — *Theories of populations in biological communities*. Ecological Studies, 20. Springer-Verlag Berlin.
- COLWELL, R.K. and FUTUYMA, D.J. (1971). — On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52 : 567-576.
- CUNHA, A.B. DA, SHEHATA, A.M. E.-T. and OLIVEIRA, W. DE (1957). — A study of the diets and nutritional preferences of tropical species of *Drosophila*. *Ecology*, 38 : 98-106.
- DAVID, J., FOUILLET, P. and ARENS, M.F. (1974). — Comparaison de la sensibilité à l'alcool éthylique de six espèces de *Drosophila* du sous-groupe *melanogaster*. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 115 : 401.
- DAVID, J. and BOCQUET, C. (1975). — Latitudinal adaptation of two *Drosophila* sibling species : Similarities and differences. *Nature*, 257 : 588.
- DAVID, J. and BOCQUET, C. (1976). — Compared toxicities of different alcohols for two *Drosophila* sibling species, *D. melanogaster* and *D. simulans*. *Comp. Physiol. Biochem.*, 54 C : 71.
- DOBZHANSKY, Th. (1970). — *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- EMLEN, J.M. (1973). — *Ecology : an evolutionary approach*. Addison-Wesley Publishing Company, Reading.
- FELLOWS, D.P. and HEED, W.B. (1972). — Factors affecting host plant selection in desert-adapted cactiphilic *Drosophila*. *Ecology*, 53 : 850-858.
- FONTDEVILA, A., MENDEZ, J., AYALA F.J. and MACDONALD, J. (1975). — Maintenance of allozyme polymorphisms in experimental populations of *Drosophila*. *Nature*, 255 : 149-151.
- GALIL, J., EISIKOWITCH, D. (1968). — On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. *Ecology*, 49 : 259-269.
- GALIL, J., ZERONI, M. et BAR-SHALOM, D. (1973). — Carbon dioxide and ethylene effects in the co-ordination between the pollinator *Blastophaga quadraticeps* and the syconium in *Ficus religiosa*. *New Phytol.*, 72 : 1113-1127.
- GILPIN, M.E. et JUSTICE, K.E. (1972). — Reinterpretation of the invalidation of the principle of competitive exclusion. *Nature*, 236 : 273-301.
- GREEN, R.H. (1971). — A multivariate statistical approach to the Hutchinsonian niche : Bivalve molluscs of central Canada. *Ecology*, 52 : 543-556.
- GRINNELL, J. (1924). — Geography and evolution. *Ecology*, 5 : 225-229.
- HAINES, G.C. (1927). — The Fig Curculio. *Farming in South Africa*, 2883, 504 : 1-3.
- HARDIN, G. (1960). — The competitive exclusion principle. *Science*, 131 : 1292-1293.
- HEED, W.B. and KIRCHER, H.W. (1965). — Unique sterol in the ecology and nutrition of *Drosophila pachea*. *Science*, 149 : 758-761.
- HEED, W.B., STARMER, W.T., MIRANDA, M., MILLER, M.W. and PHAFF, H.J. (1976). — An analysis of yeast flora associated with cactiphilic *Drosophila* and their host plants in the Sonoran Desert and its relation to temperate and tropical associations. *Ecology*, 57 : 151-160.
- HOOG, E.G., VAN'T (1936). — Aseptic culture of insects in vitamin research. *Z. Vitaminforsch.*, 5 : 118-126.
- HUTCHINSON, G.E. (1957). — Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, 22 : 415-427.
- KIRCHER, H.W., HEED, W.B., RUSSELL, J.S. and GROVE, J. (1967). — Senita cactus alkaloids : Their significance to Sonoran Desert *Drosophila* ecology. *J. Insect Physiol.*, 13 : 1869-1874.
- KIRCHER, H.W. (1969). — The distribution of sterols, alkaloids, and fatty acids in Senita cactus, *Lophocercus schottii*, over its range in Sonora, Mexico. *Phytochemistry*, 8 : 1481-1488.

- KIRCHER, H.W. et HEED, W.B. (1970). — Phytochemistry and host plant specificity in *Drosophila*. *Recent Advance Phytochem.*, 3 : 191-208.
- LACHAISE, D. (1976). — Les Drosophilidae des savanes préforestières de Lamto (Côte d'Ivoire). IV. Synécologie fonctionnelle du peuplement de *Ficus capensis*. *Bull. Ecol.*, 7 : 79-104.
- LACHAISE, D. (1977). — Niche separation of African *Lissocephala* within the *Ficus* Drosophilid community. *Æcologia*, 31 : 201-214.
- LACHAISE, D., PIGNAL, M.C. et ROUAULT, J. (sous presse). — Yeast flora partitioning by Drosophilid species inhabiting a tropical African savanna of the Ivory Coast. (Diptera). *Ann. Soc. Ent. Fr.*
- LEVINS, R. (1968). — *Evolution in changing environments*. Monogr. Pop. Biol., Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 203 pp.
- MACARTHUR, R.H. and WILSON, E.O. (1967). — *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, 203 pp.
- MACARTHUR, R.H. et LEVINS, R. (1967). — The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *Amer. Nat.*, 101 : 377-385.
- MACARTHUR, R.H. (1972). — *Geographical ecology : patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York, 269 pp.
- MCDONALD, J. and AYALA, F.J. (1974). — Genetic response to environmental heterogeneity. *Nature*, 250 : 572-574.
- MCNAUGHTON, S.J. and WOLF, L.L. (1970). — Dominance and the niche in ecological systems. *Science*, 167 : 131-139.
- MAGUIRE, B. (1967). — A partial analysis of the niche. *Amer. Natur.*, 101 : 515-523.
- MAY, R.M., éd. (1976). — *Theoretical ecology. principles and applications*. W.B. Saunders company, Philadelphia, 317 pp.
- MONTGOMERY, S.L. (1975). — Comparative breeding site ecology and the adaptive radiation of picture-winged *Drosophila* (Diptera : Drosophilidae) in Hawaii. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.*, 22 : 67-103.
- PARSONS, P.A. (1976). — Lek behaviour in *Drosophila (Hirtodrosophila) polypori* Malloch — an Australian rainforest species. *Evolution*.
- PARSONS, P.A. & BOCK, I.R. (1976). — Convergent evolution : Lek behaviour in two *Drosophila* subgenera. *Search*, 7 : 486.
- PARSONS, P.A. & BOCK, I.R. (1977). — Lek behaviour in three species of the subgenus *Hirtodrosophila* of Australian *Drosophila*. *Nature*, 265 : 48.
- PASTEUR, G. (1974). — Génétique biochimique et populations, ou : pourquoi sommes-nous multi-polymorphes ? In, Le polymorphisme dans le règne animal. *Mém. Soc. Zool. France*, 37 : 473-531.
- PIANKA, E. (1974). — *Evolutionary ecology*. Harper & Row, N.Y. 356 pp.
- PIANKA, E. (1976). — Competition and niche theory. P. 114-141. In, *Theoretical ecology, principles and applications*, R.M. May, éd., W.B. Saunders, Philadelphia.
- PIELOU, E.C. (1975). — *Ecological diversity*. Wiley, New York.
- PIGNAL, M.C., LACHAISE, D. et BERNILLON, D. (1977). — Yeast flora associated with Drosophilids of savanna in tropical Africa. *Proc. 5th Intern. Spec. Symp. Yeasts. Keszthely, Hungary*.
- POWELL, J.R. (1971). — Genetic polymorphisms in varied environments. *Science*, 174 : 1035-1036.
- RATHCKE, B.J. (1976). — Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. *Ecology*, 57 : 76-88.
- ROCKWOOD-SLUSS, E.S., JOHNSTON, J.S. and HEED, W.B. (1973). — Allozyme genotype-environment relationships. I. Variation in natural populations of *Drosophila pachea*. *Genetics*, 73 : 135-146.

- ROTHSTEIN, S.I. (1973). — The niche-variation model ; is it valid ? *Amer. Natur.*, 107 : 598-620.
- ROUGHGARDEN, J. (1972). — Evolution of niche width. *Amer. Natur.*, 106, 952 : 683-718.
- ROUGHGARDEN, J. (1974). — Niche width : biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. *Amer. Natur.*, 108 : 429-442.
- SABATH, M.D. (1974). — Niche breadth and genetic variability in sympatric natural populations of *Drosophilid* flies. *Amer. Natur.*, 108 : 533-540.
- SCHOENER, T.W. (1974). — Some methods for calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. *Amer. Natur.*, 108 : 332-340.
- SHUGART, H.H. and BLAYLOCK, G.B. (1973). — The niche-variation hypothesis : an experimental study with *Drosophila* populations. *Amer. Natur.*, 107 : 575-579.
- SLATER, J.A. (1972). — Lygaeid bugs (Hemiptera : Lygaeidae) as seed predators of figs. *Biotropica*, 4 : 145-151.
- SPIETH, H.T. (1968). — Evolutionary implications of sexual behavior in *Drosophila*. in, *Evolutionary Biology*, Vol. 2 : 157-193, Th. Dobzhansky, M.K. Hecht and Wm. C. Steere ed., Appleton-Century-Crofts, New York.
- SPIETH, H.T. (1973). — Mating behavior and evolution of the Hawaiian *Drosophila*. P. 94-101. In, *Genetic mechanisms of speciation in insects*. M.J.D. White ed., D. Reidel Publishing Company, Dordrecht-Holland.
- STEINER, W.W.M. (1977). — Niche width and genetic variation in Hawaiian *Drosophila*. *Amer. Natur.*, 111 : 1037-1045.
- STRONG, D.R. (1977). — Insect species richness : Hispine beetles of *Heliconia latispatha*. *Ecology*, 58, 3 : 573-582.
- TAYLOR, C. (1975). — Genetic loads in heterogeneous environments. *Genetics*, 80 : 621-635.
- TAYLOR, C.E. (1976). — Genetic variation in heterogeneous environments. *Genetics*, 83 : 887-894.
- VANDERMEER, J.H. (1972). — Niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 3 : 107-132.
- VAN VALEN, L. (1975). — Morphological variation and the width of the ecological niche. *Amer. Natur.*, 99 : 377-389.
- VUILLEUMIER, F. (1973). — Rapports entre l'écologie et la génétique des populations. *Terre et Vie*, 27 : 179-231.
- VUILLEUMIER, F. (1979). — La niche de certains modélisateurs : paramètres d'un monde réel ou d'un univers fictif ? *Terre et Vie*, 33 : 375-423.
- WAGNER, R.P. (19) — The nutrition of *Drosophila mulleri* and *D. aldrichi*. Growth of the larvae on cactus extract and the microorganisms found in cactus. *Univ. Texas Publ.*, 4445 : 104-128.
- WAGNER, R.P. (1949). — Nutritional differences in the *mulleri* group. *Univ. Texas Publ.*, 4920 : 39-41.
- WHITTAKER, R.H., LEVIN, S.A. and ROOT, R.B. (1973). — Niche, habitat, and ecotope. *Amer. Natur.*, 107 : 321-338.