

**LES RELATIONS ARACEAE-DROSOPHILIDAE.
DROSOPHILA ARACEA UNE ESPÈCE ANTHOPHILE
ASSOCIÉE À L'ARACÉE XANTHOSOMA ROBUSTUM
AU MEXIQUE (DIPTERA : DROSOPHILIDAE)**

Léonidas TSACAS (*)(**) & Marie-Thérèse CHASSAGNARD (*)

(*) CNRS, Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutives, 1, route de la Terrasse, F-91198 Gif-sur-Yvette Cedex

(**) Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Entomologie, 45, rue Buffon, F-75005 Paris

Mots-clés : anthophilie, compétition, interaction Drosophilidae-fleurs, stades préimaginaux, genitalia, *Chyliza* sp.

Résumé. – *Drosophila aracea* n'appartient à aucun groupe du sous-genre *Drosophila*. Ses genitalia, mâles et femelles, ainsi que quelques caractères des stades préimaginaux sont figurés pour la première fois. Le spadice et le développement de l'inflorescence de l'Aracée *Xanthosoma robustum*, endémique en Amérique Centrale, sont décrits. La ponte de *Drosophila aracea* a lieu dans la partie du spadice occupée par les fleurs femelles où se déroule le développement des stades préimaginaux de la drosophile, la pupaison ayant lieu dans le sol. Les interactions *D. aracea* – *X. robustum* sont étudiées et comparées avec celles de *Colocasiomyia* – Araceae des régions orientale et australasienne. *D. aracea* ne possède qu'une seule des caractéristiques des Drosophiles anthophiles strictes. L'hypothèse d'une différenciation récente à partir d'un ancêtre généraliste est avancée. Une mise au point sur nos connaissances concernant les relations Araceae – Drosophilidae a également été esquissée.

Summary. – **The relations Araceae – Drosophilidae. The anthophilic *Drosophila aracea* and its host-plant *Xanthosoma robustum* in Mexico (Diptera : Drosophilidae).** – *Drosophila aracea* belongs to the subgenus *Drosophila* but assigning it to any species group is still questionable. Its male and female genitalia and some characters of the preimaginal stages are figured for the first time. *Xanthosoma robustum* (Araceae) is endemic to Central America, its spadix and the development of the inflorescence are described. The eggs of *Drosophila aracea* are laid in the spadix, on the female flowers, in which the preimaginal instars of the fly develop; pupation takes place in the ground. The interaction *D. aracea* – *Xanthosoma robustum* are studied and compared with the interaction *Colocasiomyia* – Araceae of the oriental and australasian regions. *D. aracea* presents only one of the characteristics of a strict anthophilic *Drosophila*. The assumption is made that it is possibly a species that has recently arisen from a generalist ancestor. A review of our present knowledge on the relation Araceae-Drosophilidae has also been sketched.

Un grand nombre de Drosophilidae visitant les fleurs de diverses familles de plantes a été capturé dans toutes les régions biogéographiques; les régions tropicales du Nouveau et de l'Ancien Monde abritent la majorité de ces espèces.

Cependant, il n'est pas toujours facile de déterminer s'il s'agit de visiteurs occasionnels ou de mouches dont les fleurs constituent le site alimentaire ou le gîte larvaire (Brcnic, 1983). Pour de nombreuses espèces, il a été possible de décrire les « conditions » morphologiques, physiologiques, comportementales, génétiques et démographiques résultant de l'inféodation des drosophiles dans le microenvironnement que constitue une fleur ou une inflorescence. Le fait qu'une drosophile, ou un quelconque autre insecte soit inféodé sur la fleur d'une espèce de plante ou d'un groupe de plantes du même genre ou des genres voisins est l'aboutissement d'une longue histoire évolutive d'interactions entre la plante-hôte et la drosophile qui se nourrit ou se développe sur elle.

Durant les 15 dernières années, des révisions et mises au point sur les Drosophilidae anthophiles ont été publiées concernant les faunes de toutes les régions biogéographiques : Okada (1975, 1990), orientale; Montgomery (1975), Pacifique (îles Hawaii); Brcnic (1983), surtout néotropicale; Lachaise & Tsacas (1983) et Tsacas & Chassagnard (1988), afrotropicale.

Ces auteurs ont traité ces problèmes, outre les particularismes biogéographiques, selon des points de vue différents : Okada (*l. c.*) et Tsacas & Chassagnard (*l. c.*) s'intéressent surtout à la systématique; Brcnic (*l. c.*) aborde les problèmes d'écologie et d'évolution avec le regard du biologiste évolutionniste; tandis que Lachaise & Tsacas (*l. c.*) éclairent plus les aspects écologiques et coévolutifs.

Dans ces travaux, les Drosophilidae des Araceae occupent une partie très restreinte, qui reflète la grande pénurie de nos connaissances sur ce sujet. Depuis 1980, la situation a évolué considérablement grâce à des travaux effectués en grande majorité dans les pays de la région orientale à l'instigation des chercheurs, principalement, japonais (Okada, 1975, 1980, 1986a, 1986b, 1987, 1988, 1990 ; Carson & Okada, 1980 ; Okada & Carson, 1982 ; Toda & Okada, 1983 ; Honda-Yafuso, 1983; Okada & Yafuso, 1989 ; Yafuso & Okada, 1990) qui ont mis en évidence les relations très étroites et jusqu'alors insoupçonnées entre les Araceae et les Drosophilidae (tableau I). Certaines de ces espèces montrent une étroite spécificité non seulement pour une espèce de plante mais pour une structure bien déterminée de celle-ci, du type « une espèce de drosophile / une partie d'inflorescence » d'une Araceae (Couturier *et al.*, 1986).

Pour comprendre et interpréter le cas de *Xanthosoma robustum* – *Drosophila aracea*, il a été nécessaire d'entreprendre une mise au point sur nos connaissances actuelles concernant les relations Araceae – Drosophilidae. Ce cas diffère des autres, déjà connus, parce que la drosophile impliquée est une espèce beaucoup moins spécialisée que les *Colocasiomyia* étudiées précédemment. Ceci nous a incité à tenter une mise au point sur le sujet incluant ce dernier cas.

L'intérêt des études des Drosophilidae floricoles réside dans le fait qu'elles permettent d'intégrer des facteurs écologiques et des facteurs génétiques ce qui peut conduire à une meilleure compréhension de la dynamique des populations et des caractéristiques de l'évolution de la famille (Brcnic, 1983).

Le présent travail n'aborde pas les relations *Xanthosoma robustum* – *Drosophila aracea* d'une manière globale mais il offre le matériel de base pour une telle approche par la présentation d'un nouveau modèle facile à exploiter.

Profitant de deux courts séjours au Mexique en 1984 et 1987 nous avons cherché les drosophiles sur les inflorescences de diverses espèces d'Aracées rencontrées dans l'état de Veracruz. C'est ainsi que nous avons trouvé et pu observer avec quelques détails les relations *Drosophila aracea* – *Xanthosoma robustum*.

Matériel et méthodes

Le matériel a été récolté au Mexique dans l'état de Veracruz, le long de la piste allant de Catemaco à Montepio, à une quinzaine de kilomètres de Los Tuxtlas (Station Biologica de la Universidad autonoma de México).

TABLEAU I

Liste des Drosophilidae du globe vivant dans les Araceae. Partie du spadice : F = fleurs pistillées; M = fleurs staminées. Références : 1, Brncic, 1983; 2, Carson & Okada, 1980; 3, Honda-Yafuso, 1983; 4, Okada, 1975; 5, Okada, 1980; 6, Okada, 1986a; 7, Okada, 1986b; 8, Okada, 1987; 9, Okada & Carson, 1980; 10, Okada & Carson, 1982; 11, Okada & Yafuso, 1989; 12, Pipkin *et al.*, 1966; 13, Sturtevant, 1942; 14, Toda & Okada, 1983; 15, Valerio, 1984; 16, Wheeler & Heed, 1957; 17, Yafuso & Okada, 1990; 18, présente publication

GENRE sous-genre	ESPÈCE	PLANTE - HÔTE	PARTIE du SPADICE	PAYS	AUTEURS		
COLOCASIOMYIA	<i>colocasiae</i>	<i>Colocasia esculenta</i>	M	Indonésie	6, 7, 14		
		<i>Alocasia macrorrhiza</i>	F	Java	17		
		<i>Homalomena pendula</i>	F	»	17		
	<i>iskandari</i>	<i>Colocasia esculenta</i>	F	Indonésie	6, 7		
		<i>Colocasia esculenta</i>	F	Birmanie (Burma)	7, 14		
		<i>Colocasia gigantea</i>	F	Java	17		
	<i>aconica</i>	<i>Alocasia macrorrhiza</i>	F	»	17		
		<i>Homalomena pendula</i>	F	»	17		
		<i>Colocasia esculenta</i>	F	Nouvelle-Guinée	2		
	<i>pistilicola</i>	<i>Colocasia esculenta</i>	M	»	2, 7		
		<i>Colocasia gigantea</i>	?	Java	8		
	<i>stamenicola</i>	<i>Homalomena lancifolia</i>	M	Malaisie	6, 7		
		<i>Homalomena lancifolia</i>	F	»	6, 7		
	<i>gigantea</i>	<i>Homalomena sp.</i>	F	Philippines	7, 14		
		<i>heterodonta</i>	<i>Homalomena sp.</i>	F	Java	17	
	<i>alocasiae</i>	<i>Homalomena pendula</i>	F	»	17		
		<i>Aglaonema pictum</i>	-	»	17		
	<i>sulawesiana</i>	<i>Alocasia odora</i>	M	Ryukyus & Taiwan	4, 5, 7		
		<i>Alocasia macrorrhiza</i>	F	Sulawesi	11		
	<i>xenolocasiae</i>	<i>Alocasia odora</i>	F	Ryukyus & Taiwan	3, 4, 5, 7		
		<i>Homalomena sp.</i>	M, F	Java	17		
<i>xanthogaster</i>	<i>Homalomena pendula</i>	F	»	17			
	<i>Aglaonema pictum</i>	-	»	17			
STYLOPTERA	<i>repletoides</i> <i>alocasiae</i>	<i>Colocasia esculenta</i>	pourris	Nouvelle-Guinée	2		
		<i>Alocasia macrorrhiza</i>	?	»	9		
		<i>Alocasia hollrungii</i>	?	»	9		
DETTOPSOMYIA	<i>formosa</i>	<i>Colocasia esculenta</i>	?	»	2		
DROSOPHILA							
S.G. Scaptodrosophila	<i>alpiniae</i> <i>amydriae</i> <i>aproclinata</i> <i>incisurifrons</i> <i>metatarsalis</i> <i>nigrops</i> <i>nuda</i> <i>paraguma</i> <i>parviramosa</i> <i>plaua</i> <i>spathicola</i> <i>xanthops</i>	<i>Alocasia macrorrhiza</i>	?	»	9		
		<i>Amydrium sp.</i>	pourris	»	10		
		<i>Alocasia hollrungii</i>	?	»	9		
		<i>Alocasia macrorrhiza</i>	?	»	9		
		<i>Alocasia macrorrhiza</i>	?	»	9		
		<i>Colocasia esculenta</i>	?	»	9		
		<i>Alocasia macrorrhiza</i>	?	»	9		
		<i>Alocasia macrorrhiza</i>	?	»	9		
		<i>Alocasia macrorrhiza</i>	?	»	9		
		<i>Alocasia macrorrhiza</i>	?	»	9		
		<i>Alocasia angustiloba</i>	?	»	9		
		<i>Alocasia macrorrhiza</i>	?	»	9		
		<i>Alocasia macrorrhiza</i>	pourris	»	9		
		<i>Alocasia macrorrhiza</i>	?	»	9		
		S.G. Drosophila	<i>aracea</i> <i>cardinoides</i> <i>castanea</i> <i>neomorpha</i> <i>quadriserrata</i>	<i>Xanthosoma robustum</i>	F	Mexique,	16, 18
				<i>Syngonium sp.</i>	?	Amérique centrale	16
				<i>Araceae g. sp.</i>	?	Panama	12
<i>Dieffenbachia oerstedii</i>	?			Costa Rica	15		
<i>Araceae g. sp.</i>	?			Panama	12		
<i>Amydrium sp.</i>	pourris			Nouvelle-Guinée	10		
S.G. Phloridosa	<i>tutzi</i>	<i>Zantedeschia sp.</i>	?	U.S.A. (Californie)	15		
SCAPTOMYZA							
S.G. Dentiscaptozyma	<i>denticauda</i> <i>melancholica</i>	<i>Zantedeschia sp.</i>	?	Chili	1		
		<i>Zantedeschia sp.</i>	?	»	1		

Les *Xanthosoma robustum* y forment des populations étendues sur les bas fonds humides qui longent la piste. La période d'observation et de récolte est mi-octobre.

Les inflorescences de différents stades ont été couvertes individuellement dans des sacs en plastique et portées au laboratoire. Consécutivement, les mouches qui sortaient des spadices ont été comptées; certaines femelles ont été mises dans des tubes contenant du milieu maïs habituel pour l'établissement de souches vivantes. Par la même occasion, les Coléoptères qui sortaient des inflorescences ont été récoltés et conservés dans l'alcool à 70°.

Les inflorescences, après la sortie des adultes de drosophiles, ont été examinées sous le microscope binoculaire pour la recherche des oeufs, des larves et des pupes et l'observation de l'état du développement des fleurs.

Les observations sur la morphologie et la durée du développement de *D. aracea* ont été effectuées à partir d'individus d'élevage.

1. LA PLANTE-HÔTE : *XANTHOSOMA ROBUSTUM* SCHOTT

1.1. Écologie et caractéristiques de la plante

Dans le genre *Xanthosoma* une quarantaine d'espèces sont connues; la répartition de ce genre couvre presque toute l'Amérique tropicale, principalement les basses altitudes. Sept espèces sont connues de l'Amérique Centrale, dont 5 du Mexique : *X. hoffmanii* Schott, 1865; *X. mexicana* Liebm., 1850; *X. pedatum* Hemsl., 1885; *X. robustum* Schott, 1853; *X. violaceum* Schott, 1853 (Matuda, 1954).

X. robustum est endémique de l'Amérique Centrale et du Mexique, elle pousse sur des sols humides, dans des marécages, des fonds marécageux, sur des terrains ouverts, des fourrés ou des forêts claires, en plaine et jusqu'à une altitude de 900 m (Matuda, 1954; Standley & Steyermark, 1958). On la rencontre également sur sol marécageux près des berges des cours d'eau où elle forme parfois de larges colonies. C'est une plante qui frappe par ses belles spathes et la grande taille de ses feuilles qui peuvent atteindre 2 mètres de long ("elephant ears" des nord-américains); elle est utilisée comme plante d'ornement dans des parcs et des jardins.

Les feuilles sont utilisées par les autochtones comme parapluies; au Guatemala, les jeunes feuilles mangées cuites ont la réputation d'améliorer la lactation des jeunes mères; les rhizomes par contre sont vénéneux. Dans certaines régions, la sève laiteuse crue est utilisée pour remplacer le sulfate pour la coagulation de la gomme naturelle lors de la fabrication des imperméables (Standley & Steyermark, 1958).

X. robustum possède plusieurs noms locaux : « hoja elegante », « mafafa », etc.; dans la région de notre étude on l'appelle, comme au Chiapas, « capote ».

1.2. L'inflorescence

L'inflorescence des Araceae émerge de la base de la plante sur une tige verticale (fig. 10) et représente un type très contracté simulant souvent une fleur où la spathe fait office de périanthe (Emberger, 1960). Celle de *X. robustum* est un spadice de 20-35 cm de long entouré d'une bractée, la spathe. Cette dernière est divisée en 2 parties par une constriction (fig. 1, 7) :

– le tube basal à parois épaisses, de couleur verte et d'une longueur de 6-10 cm aux stades 1 à 3, délimite une chambre dans laquelle se loge la partie du spadice composée des fleurs femelles et la zone intermédiaire ou neutre;

– le limbe apical, de couleur blanchâtre et mesurant 10-25 cm de long.

L'organisation de l'inflorescence de *X. robustum* est proche de l'organisation

typique des Aracées; le spadice est composé de la base à l'apex comme il suit (fig. 1, 7, 11) :

1. des fleurs pistillées (femelles) fertiles, sur 1/6 environ du spadice;
2. des fleurs staminées (mâles) atrophiées, sur le 1/5 environ de la longueur du spadice, qui constitue une zone intermédiaire ou transitoire ou neutre;
3. des fleurs staminées fertiles sur tout le reste du spadice.

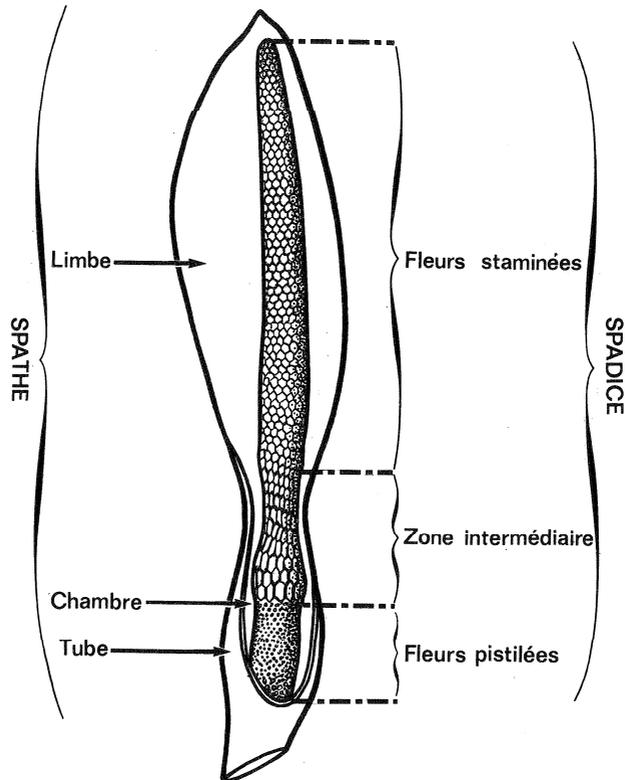


Fig. 1, *Xanthosoma robustum* Schott. Inflorescence (schématique).

Cette disposition des fleurs, femelles fertiles et mâles fertiles ou atrophiées, est en rapport avec la fécondation croisée, entomogame de la plante.

1.3. Le développement de l'inflorescence

Le développement de l'inflorescence chez les Aracées peut être divisé en 5 stades (Carson & Okada, 1980; Honda-Yafuso, 1983). Cette division permet de mieux décrire la relation de la plante avec la drosophile et de préciser la correspondance du développement de l'inflorescence avec celle de la drosophile. Ces stades sont définis par la phénologie de l'inflorescence et correspondent, en même temps, aux modifications physiologiques des fleurs (maturation, fécondation, etc.).

Les 5 stades sont définis comme suit :

Stade 1 (fig. 2, 10) : le limbe de la spathe est fermé ou à peine entrouvert à son apex, les anthères ne sont pas encore ouvertes, le tube reste fermé, la partie occupée par

les fleurs pistillées qu'il entoure est sèche ou commence à peine à se couvrir d'une substance gélatineuse incolore. La durée de ce stade est courte, environ 24 heures.

Stade 2 (fig. 3, 8) : le limbe est entièrement ouvert, les anthères commencent à s'ouvrir laissant échapper abondamment le pollen, la zone des fleurs pistillées se couvre d'une substance gélatineuse transparente. A la fin de ce stade, le passage, déjà étroit par la constriction de la spathe à la hauteur de la zone neutre, devient difficilement franchissable pour les drosophiles, par l'accumulation de l'excès de pollen. La durée de ce stade est d'environ 2-4 jours. Le passage du stade 1 au stade 2 caractérisé par l'ouverture du limbe est souvent très rapide et imprécis.

Stade 3 (fig. 4, 9) : le limbe de la spathe et la partie du spadice occupée par les fleurs mâles commencent à flétrir, ensuite ils pourrissent et finissent par tomber; à l'intérieur du tube la substance gélatineuse s'épaissit et sa couleur vire au marron. Durée du stade, 3-4 jours.

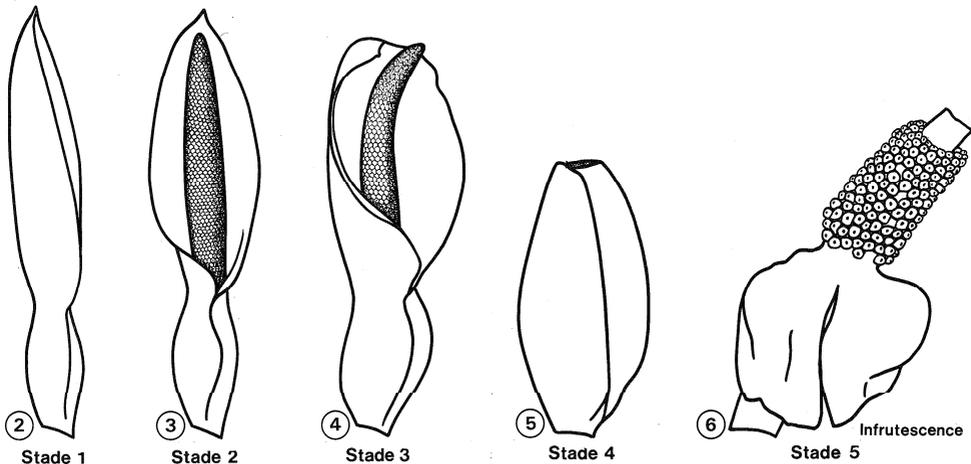


Fig. 2-6, *Xanthosoma robustum* Schott. Les stades du développement de l'inflorescence (schématique). - 2, stade 1. - 3, stade 2. - 4, stade 3. - 5, stade 4, jeunes fruits. - 6, stade 5, infrutescence. Les 5 stades sont à la même échelle, remarquer l'augmentation de la taille du tube au stade 4.

Stade 4, jeunes fruits (fig., 5, 10, 13) : le limbe et la partie du spadice qui porte les fleurs mâles sont tombés, laissant libre la communication du tube avec l'extérieur, le tube reste en place sans flétrir et conserve sa couleur verte, les fleurs femelles sont déjà transformées en fruits, la substance gélatineuse se dessèche progressivement. Pendant ce stade la croissance de la partie du spadice qui supporte les fleurs pistillées ainsi que le tube de la spathe, faible aux stades 1 et 3, continue et même s'accélère au stade 4. Durée de ce stade longue, plus d'une semaine.

Stade 5, infrutescence (fig. 6, 14) : les fruits mûrissent, la spathe éclate mettant à nu la partie basale du spadice qui porte les fruits en place couverts d'une poudre de couleur marron, reste de la substance gélatineuse desséchée.

2. LA DROSOPHILE : *DROSOPHILA ARACEA* HEED & WHEELER

Drosophila (Drosophila) aracea Heed & Wheeler (in Wheeler & Heed, 1957) a été décrite d'après des individus émergés ou capturés sur les Aracées *Xanthosoma* sp., *Syn-gonium* sp. et une espèce d'un genre non identifié, provenant de divers pays de l'Amé-

rique Centrale : El Salvador, Honduras, Nicaragua et Costa Rica. Sa découverte au Mexique étend considérablement son aire de répartition vers le nord-ouest.

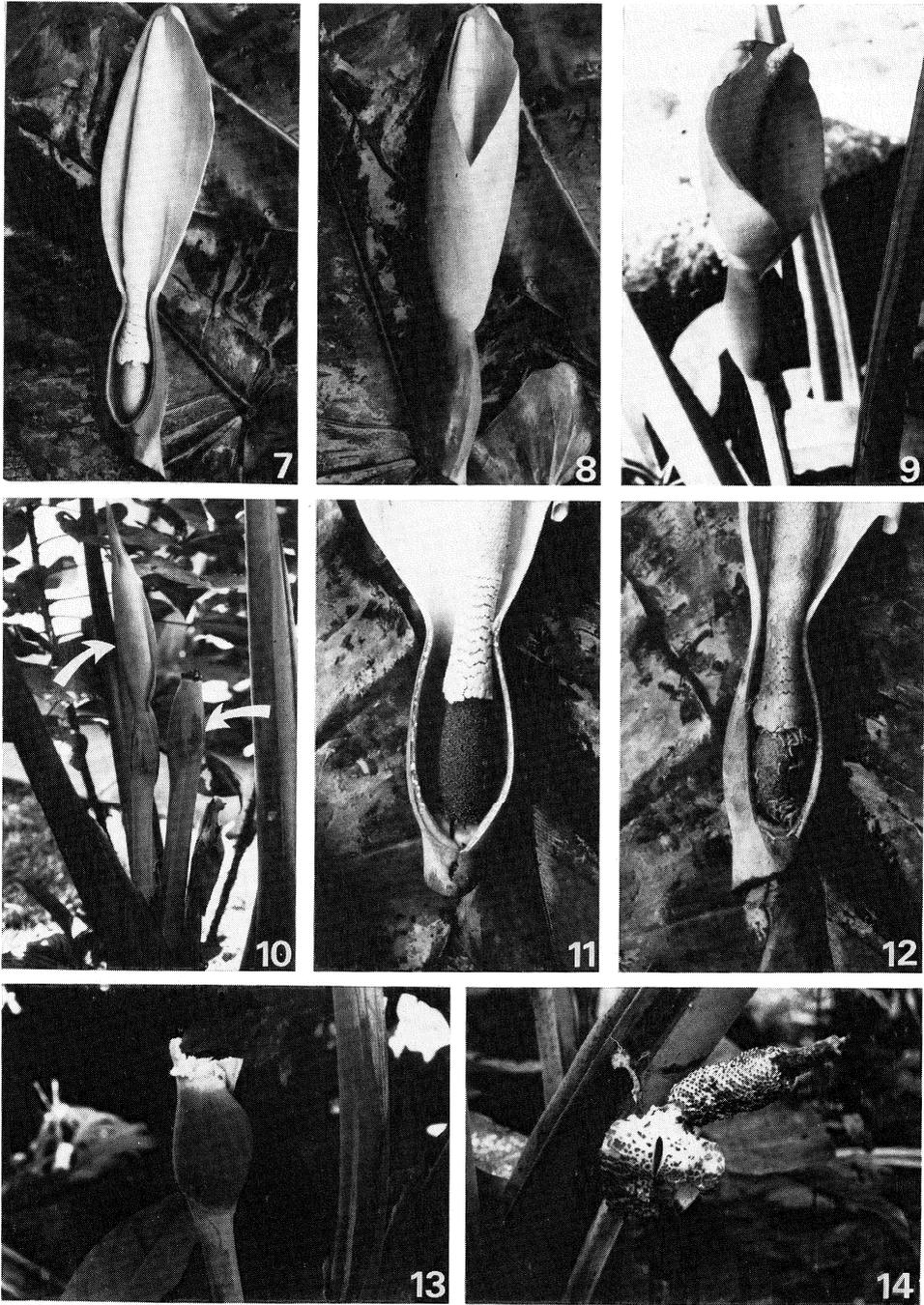


Fig. 7 à 14, *Xanthosoma robustum* Schott. – 7, inflorescence, stade 2, la moitié de la spathe est enlevée. – 8, *id.*, stade 2. – 9, *id.*, stade 3. – 10, *id.*, stades 2 et 4 en place. – 11, chambre de la spathe incluant la partie des fleurs pistillées. – 12, *id.*, avec des larves adultes de *Chyliza* sp. – 13, inflorescence stade 4, sur place. – 14, infrutescence, stade 5, sur place.

2.1. Complément de description

La description de *D. aracea* par Heed & Wheeler est complète en ce qui concerne la morphologie générale, mais il manque quelques précisions qui, si elles ne sont pas indispensables pour la reconnaissance de l'espèce, aident cependant à sa rapide et sûre détermination. De plus, elles pourraient être utiles dans les comparaisons dont découle sa position au sein du genre *Drosophila*. Il s'agit principalement de l'iconographie des genitalia mâles, de l'ovipositeur et de quelques caractères des stades préimaginaux.

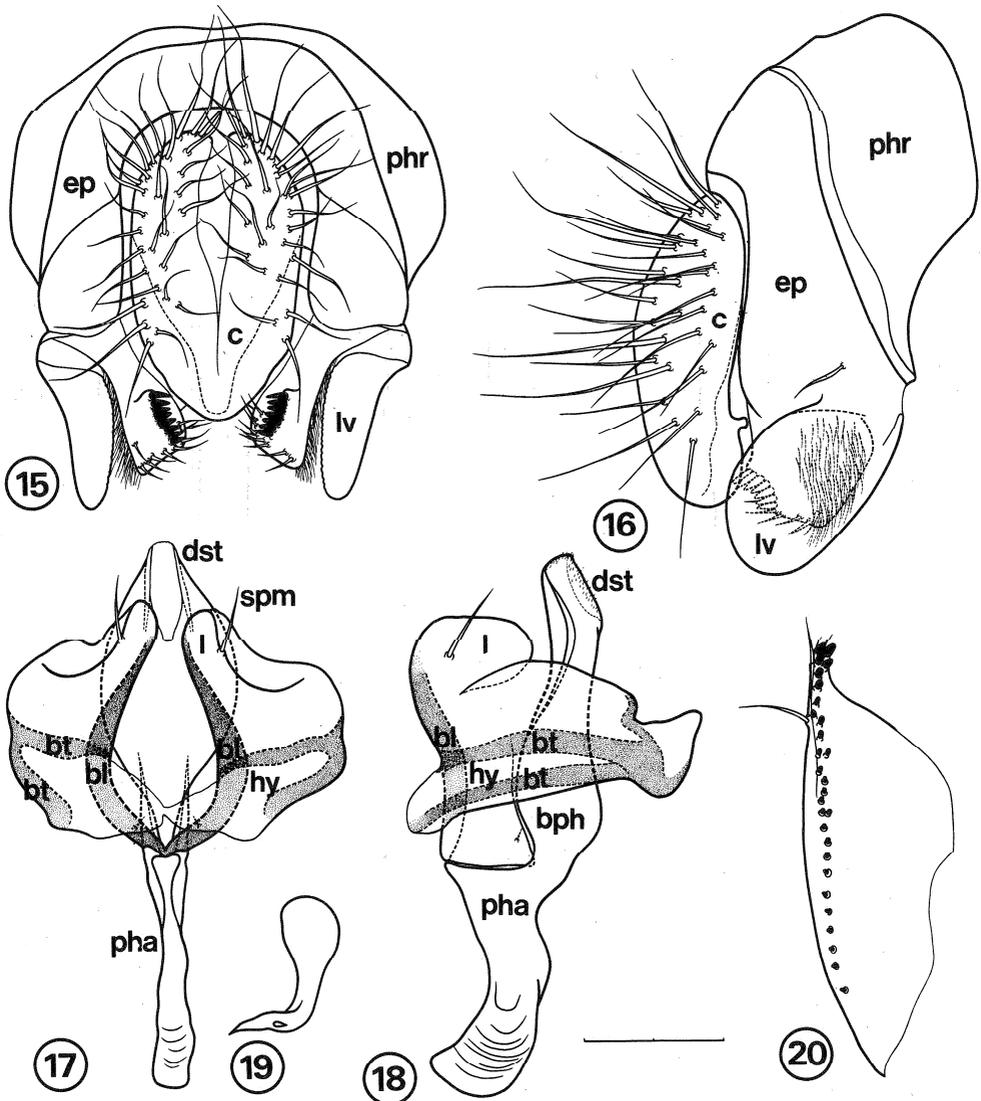


Fig. 15 à 20, *Drosophila (D.) aracea* Heed & Wheeler, appareil génital mâle et ovipositeur. – 15, épandrium et organes annexes en vue caudale. – 16, *id.*, en vue latérale. – 17, phallus, hypandrium et organes annexes en vue ventrale. – 18, *id.*, en vue latérale. – 19, sclérite de la pompe éjaculatrice. – 20, ovipositeur. Échelle = 0,1 mm. (*bl* : bande sclérifiée longitudinale; *bph* : basiphallus; *bt* : bande sclérifiée transversale; *c* : cerque; *dst* : distiphallus; *ep* : épandrium; *hy* : hypandrium; *l* : lobe paramédian de l'hypandrium; *lv* : lobe ventral de l'épandrium; *pha* : phallapodème; *phr* : phragme; *spm* : soie paramédiane).

Appareil génital mâle. Epandrium (fig. 15, 16, 21, 22) étroit dans sa partie dorsale, plus large dans sa partie ventrale, les lobes ventraux forment 2 grands lobes arrondis, un de chaque côté, qui couvrent entièrement les surstyles; dorsalement aux bords ventraux se situe une courte soie; phragme volumineux. Surstyles développés avec un peigne marginal postérieur composé de 7-8 dents, ses 2/3 antérieurs sont couverts d'une courte pilosité, sur ses bords, ventral et postérieur, existe une rangée d'une dizaine de soies; cerques oblongs confluant dans leur partie ventrale, couverts de longues soies qui laissent libre seulement une étroite zone ventrale (environ le 1/5 de leur longueur). Hypandrium (fig. 17, 18) de forme irrégulière et inhabituelle renforcé par des bandes indurées : 2 transversales réunies dorsalement et 2 longitudinales longeant l'échancrure médiane de l'hypandrium; cette échancrure délimite 2 lobes paramédians dont chacun porte une soie. Basiphallus large, distiphallus étroit couvert sur les bords, apical et dorsal, d'une minuscule pilosité (fig. 23, 24); phallapodème comprimé latéralement et courbé ventralement. Sclérite de la pompe éjaculatrice (fig. 19) petit, son bras court bombé, son bras long, en vue latérale, élargi.

Ovipositeur (fig. 20, 25-27). Large, très rétréci à l'apex, formant un bec qui porte 4 robustes petites dents suivies de 24 autres disposées sur une rangée marginale irrégulière, leur taille diminuant de l'apex vers la base de l'ovipositeur, il porte également 2 courtes soies apicales près de la base des 2 premières dents, et 2 longues soies ventrales, l'une, la moins longue, située juste après les 4 premières dents, dirigée ventro-apicalement, et l'autre, très longue, située à la hauteur de la 9^e dent, dirigée ventralement. Les 2 valves sont légèrement courbées vers l'axe médian et se chevauchent dans leur extrémité apicale.

Spermathèques. Incolores, apparemment sans capsule indurée.

2.2. Œuf, larve mature, pupa

Œuf : il porte 2 paires de filaments presque aussi longs que la moitié de sa propre longueur, longueur de l'œuf : longueur des filaments antérieurs = 1,9; les filaments antérieurs à extrémité légèrement élargie sont un peu plus longs que les postérieurs dont l'extrémité est effilée, longueur des filaments antérieurs : postérieurs ca. 1,1.

Larve mature : les stigmates antérieurs, étudiés sur le puparium, portent de nombreux filaments ca. 25, dont l'extrémité est en forme de crosse (fig. 31) (« clubbet » Okada, 1968); on y reconnaît : 2 pseudobasaux, 2 basaux, 2 pseudocentraux, ca. 10 centraux et ca. 9 marginaux, les antibasaux ne se distinguent pas des marginaux. Le nombre des centraux et des marginaux diffère de 1-2 unités selon les individus.

La disposition des filaments (fig. 30) ne peut entrer dans aucun des types définis par Okada (1968) et Throckmorton (1962). En effet, chez *D. aracea* se réalise un nouveau type qui comprend simultanément des pseudobasaux (type Y, type *immigrans*) et des pseudocentraux (type X, type *robusta*). *Drosophila aracea* se singularise également par le grand nombre des digitations qui peuvent excéder les 25.

Pupa : les figures 28 et 29 montrent, en vue caudale, les derniers segments du puparium et la représentation graphique des tubercules. L'importance phylogénétique de la disposition de ces tubercules n'est pas étudiée; il semble cependant que la configuration de ces éléments chez *D. aracea* (absence de ventrolatéraux et subventraux petits) est celle de la majorité des espèces du sous-genre *Drosophila*.

2.3. Cycle de développement

Drosophila aracea est connue de 3 genres d'Araceae : *Xanthosoma*, *Syngonium* et un 3^e non identifié (Wheeler & Heed, 1957).

L'élevage de l'espèce sur du milieu maïs habituel pour les drosophiles de labora-

toire, n'a posé aucun problème, une souche a été maintenue au Laboratoire plus de 6 ans. Le cycle du développement de *D. aracea* au Laboratoire à une température de $21^{\circ} \pm 2^{\circ}$ s'accomplit en 17-19 jours. La durée du cycle dans la nature n'est pas connue avec précision, on peut estimer la durée du développement embryonnaire à moins de 24 heures,

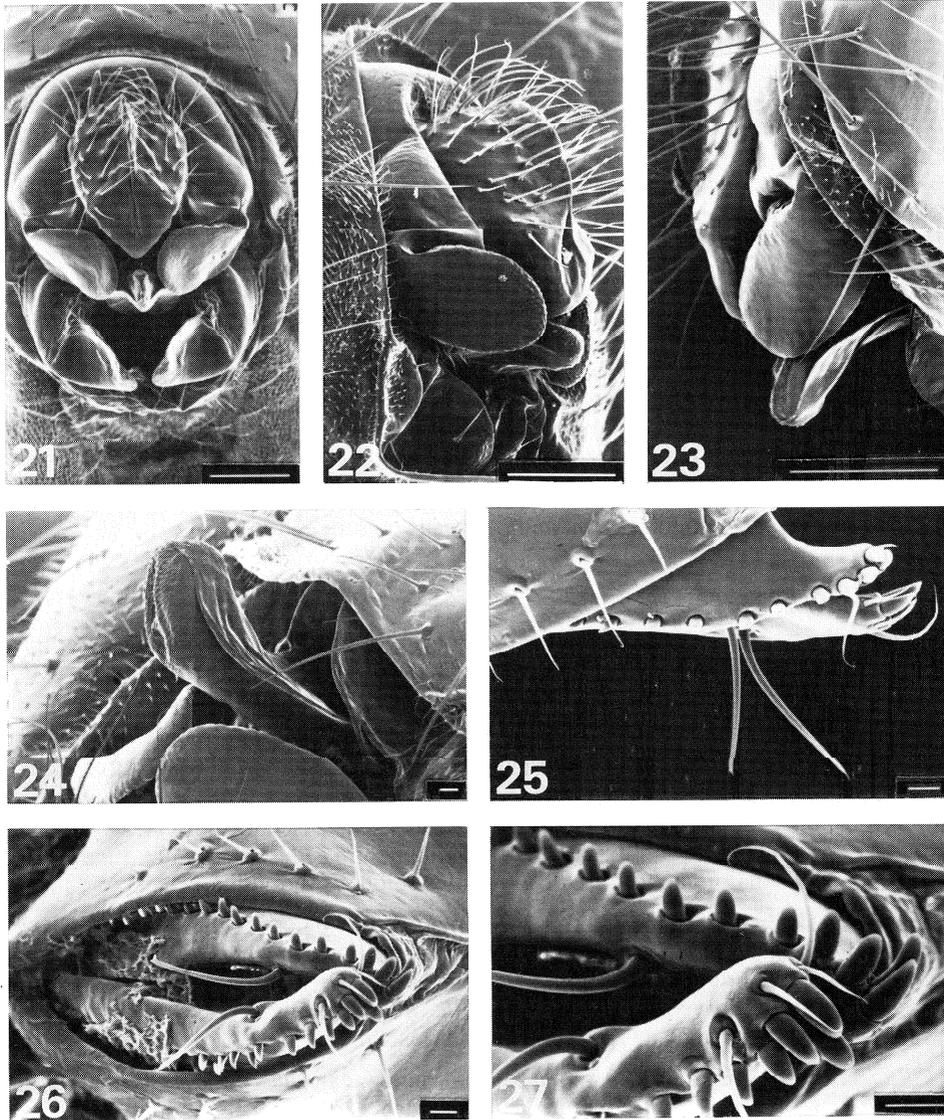


Fig. 21 à 27, *Drosophila (D.) aracea* Heed & Wheeler. – 21, genitalia mâles en vue caudale. – 22, *id.*, en vue latérale. – 23, cerques, lobe ventral de l'épandrium et extrémité du phallus. – 24, distiphallus. – 25, ovipositeur en vue latérale. – 26, *id.*, en vue ventrale. – 27, *id.*, extrémité. Échelles : 21, 22, 23 = 100 μ m; 24-27 = 10 μ m.

celle des L1-3 à 6-7 jours. La durée de la pupaison échappe à toute observation directe du fait qu'elle a lieu dans le sol; au Laboratoire elle est d'environ 8-10 jours. Il est raisonnable d'estimer la durée du développement total, oeuf-adulte, de *D. aracea* dans la nature, au Mexique à Los Tuxtlas, à 16-18 jours.

2.4. Taxinomie

D. aracea a été placée lors de la description, dans le sous-genre *Drosophila* (Wheeler & Heed, 1957), Throckmorton (1962) considère qu'elle appartient bien à la lignée phylétique de ce sous-genre. Cependant, la position de cette espèce dans un des nombreux groupes d'espèces du sous-genre reste imprécise. Throckmorton (*l. c.*) qui a construit un arbre phylogénétique pour le genre *Drosophila* et les genres affines, considère *D. aracea* comme entité à part et ne l'inclut dans aucun des groupes existant qu'il a accepté tels qu'ils étaient définis et sans proposer une quelconque modification de leur statut.

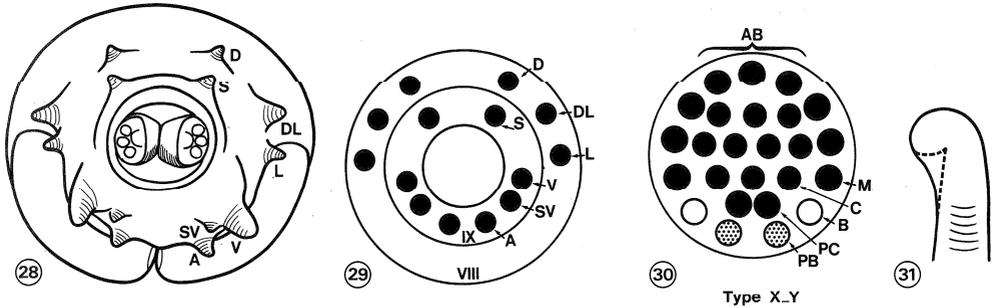


Fig. 28 à 31, *Drosophila (D.) aracea*, stades préimaginaux. – 28, derniers segments abdominaux du puparium en vue caudale. – 29, *id.*, schématique. – 30, disposition des filaments respiratoires des stigmates antérieurs du puparium (schématique). – 31, extrémité d'un filament respiratoire, en forme de crosse (clubbed) (schématique). (A : anaux; AB : antibasaux; B : basaux; C : centraux; D : dorsaux; DL : dorsolatéraux; L : latéraux; M : marginaux; PB : pseudobasaux; PC : pseudocentraux; S : de siphon; SV : subventraux; V : ventraux).

L'étude des genitalia mâles ne permet malheureusement pas non plus d'éclaircir la position de cette espèce au sein du sous-genre *Drosophila*; elle a cependant contribué à mieux comprendre sa particularité. Quant à l'ovipositeur, par sa structure, il dénote le caractère anthophile de l'espèce. Il est toujours fâcheux de créer un groupe pour une seule espèce, ainsi nous laissons *Drosophila aracea* « non classée ».

3. INTERACTIONS XANTHOSOMA-DROSOPHILA

3.1. La population des adultes dans l'inflorescence

L'inflorescence devient attractive pour la drosophile au début du stade 2 (tableau II). L'affluence massive des mouches continue pendant toute la durée de ce stade pour diminuer ensuite au stade 3. Cependant, à aucun moment il n'a été observé un rassemblement d'adultes sur le limbe ou la zone staminée. Il semble que les mouches entrent immédiatement dans la chambre avant que l'accès ne soit rendu difficile par l'accumulation du pollen. Le développement des larves issues de la ponte massive durant le stade 2 continue tout au long du stade 3 pour arriver à terme à la fin du stade 3 ou au début du stade 4, avant l'épaississement de la substance gélatineuse et son assèchement consécutif. Au stade 5 l'inflorescence, devenue infrutescence, est complètement neutre vis-à-vis de la drosophile.

La population des adultes s'établit d'emblée au stade 2 à un niveau élevé (tableau III). La moyenne est de 53,41 ($\pm 9,58$) individus par inflorescence (amplitude : 9-138), pour diminuer au stade 3 : 37,60 ($\pm 2,74$) individus (amplitude : 26-44) et disparaître au stade 4. L'absence de données sur la densité des populations d'autres espèces du genre *Drosophila* vivant dans les Aracées oblige à une comparaison avec celle des espèces du

genre *Colocasiomyia* (1) inféodées aux Aracées dans les régions orientale et australa-sienne. Dans le cas rapporté ici, chaque espèce d'Aracée héberge deux espèces synhospitaliques (Eisler, 1966) de *Colocasiomyia*, l'une vivant dans la zone des fleurs pistillées du

TABLEAU II

Stades successifs du développement du spadice de *Xanthosoma robustum* et populations de *Drosophila aracea* dans les inflorescences; donnés qualitatives.

	St 1	St 2	St 3	St 4	St 5
Zone à fleurs mâles	turgescence	turgescence	flétrie	tombée	—
Zone à fleurs femelles (substance gélatineuse)	début	fluide, transparente	épaisse, marron	sèche	réduite en poudre
Anthères	debut ouverture	éclatées	flétris	—	—
Pollen	peu	abondant	—	—	—
Attraction vis-à-vis de <i>D. aracea</i>	aucune	très grande	grande	aucune	aucune
Adultes	non	très nombreux	nombreux	non	non
Oeufs	non	très nombreux	nombreux	non	non
Larves	non	très nombreuses	nombreuses	rare	non
Pupes	non	non	non	très rares	non

spadice et l'autre dans la zone des fleurs staminées. Pour la comparaison, nous considérons seulement les espèces pistilicoles. Les chiffres concernant les espèces staminicoles sont donnés à titre indicatif. En effet, *X. robustum* n'héberge qu'une seule espèce, *D. aracea* qui néglige complètement la région des fleurs staminées.

Sur *Colocasia esculenta*, en Nouvelle Guinée, Carson & Okada (1980) ont trouvé 2 espèces, *Colocasiomyia stamnicola* Carson & Okada et *Colocasiomyia pistilicola* Carson & Okada. La moyenne d'individus par inflorescence de cette dernière espèce est de 45,7, celle de *Colocasiomyia stamnicola* est de 47,0 (Carson & Okada, 1980). Sur *Alocasia*

TABLEAU III

Nombre, moyenne et erreur standard d'individus de *Drosophila aracea* par spadice en fonction de quatre stades de développement de l'Aracée *Xanthosoma robustum*. n = nombre total de *D. aracea* par stade.

Stades	Spadices examinés	avec <i>D. aracea</i>	Mâles		Femelles		Total	
			n	x ± ES	n	x ± ES	n	x ± ES
St 1	11	néant	—	—	—	—	—	—
St 2	17	17	380	22,35 ± 4,30	528	31,06 ± 5,39	908	53,41 ± 9,58
St 3	13	5	93	18,60 ± 1,89	95	19,00 ± 1,35	188	37,60 ± 2,74
St 4	10	néant	—	—	—	—	—	—

(1) Jusqu'à une date très récente les espèces de ce genre étaient citées sous le nom générique de *Drosophillela* Duda (Okada, 1988).

odora au Japon (Okinawa), Honda-Yafuso (1983) a compté 61,1 individus par inflorescence de l'espèce pistilicole *C. alocasiae* Okada; de l'espèce staminicole *C. xenalocasiae* Okada elle n'a compté que 29,6 individus. Enfin, en Birmanie, Toda & Okada (1983) ont calculé une moyenne d'individus par inflorescence de *Colocasia esculenta*, de 24,1 individus de l'espèce pistilicole *C. diconica* Toda & Okada et 14,0 de l'espèce staminicole *C. colocasiae* Duda, 1924 (= *C. monoconica* Toda & Okada).

De cette comparaison, il résulte que la densité de population de *D. aracea* dans les inflorescences est plus élevée que celle des espèces pistilicoles du g. *Colocasiomyia*, à l'exception de *C. alocasiae* dont la densité de population est anormalement élevée du fait des conditions climatiques exceptionnelles du mois de juin de l'année d'observation (Honda-Yafuso, 1983). Si on ne tient pas compte du prélèvement de ce mois, la moyenne de *C. alocasiae* tombe à 49,0 individus qui est moins élevée que celle de *D. aracea*. La densité de population des mouches de cette dernière espèce est surprenante si on considère leur taille, ca. 3,5 mm, et le petit espace libre dans la chambre de la spathe, en comparaison avec celle moins élevée, des *Colocasiomyia*, espèces de taille beaucoup plus petite, ca. 1,5 mm.

Okada & Yafuso (1989) rapportent également quelques données sur les *Colocasiomyia* de Sulawesi qui, par leur imprécision, ne permettent pas une comparaison avec celles de *D. aracea*.

Une autre caractéristique de la population des adultes de *D. aracea* est sa durée de séjour dans l'inflorescence, environ 4-7 jours, qui contraste avec celle des espèces de *Colocasiomyia* dont les populations sont éphémères : 1 jour pour *C. pistilicola* (Carson & Okada, 1980). Pour *C. diconica*, les auteurs ne donnent pas de chiffres précis (Toda & Okada, 1983; Honda-Yafuso, 1983) mais laissent sous-entendre qu'elle serait également courte.

Le régime alimentaire des adultes de *D. aracea* n'est pas connu. Valerio (1984) ayant travaillé, au Costa Rica, sur *Drosophila castanea* Patterson & Mainland qui visite les inflorescences de *Dieffenbachia oerstedii* (Araceae), pense que les mouches se nourrissent de pollen : "They probably feed on pollen, since other tissues of the spadix remain healthy". Le fait que les adultes de *D. aracea* vivent plusieurs jours confinés dans la chambre de la spathe, où ils sont entrés avant l'accumulation du pollen qui rend leur sortie difficile, n'exclut pas la possibilité pour eux de se nourrir du pollen qui leur reste toujours accessible. On peut également supposer qu'ils utilisent la substance gélatineuse très fluide du stade 2 et du début du stade 3. Dans cette hypothèse le prélèvement doit être minime puisque aucune diminution de cette substance n'a été observée.

3.2. La répartition des adultes et des pontes de *D. aracea* dans les inflorescences de *X. robustum*

Deux facteurs de répartition apparaissent essentiels pour comprendre la stratégie d'exploitation des inflorescences de *Xanthosoma* par la population de *D. aracea* : l'étalement de cette population sur l'ensemble des plantes-hôtes disponibles et la densité des individus par inflorescence. Les valeurs moyennes de cette densité et leurs erreurs standards sont données dans le tableau III. Des tests t de Student (tableau IV) ont permis la comparaison de moyennes inter-sexes à chacun des stades floraux (mâles st2 cf. femelles st2) ou (mâles st3 cf. femelles st3) et la comparaison des moyennes intra-sexes, ou tous sexes confondus, en fonction de ces différents stades (mâles st2 cf. mâles st3) ou (femelles st2 cf. femelles st3) ou (total st2 cf. total st3).

Les résultats du tableau III montrent que, en terme de «présence-absence», l'étalement est maximal au stade 2 où 100 % des inflorescences sont occupées par *D. aracea* pour se réduire à 38 % au stade 3. Les tests de comparaisons des moyennes (tableau IV) montrent de leur côté qu'il n'y a pas de biais dû au sex-ratio, lequel reste stable quel que

soit le stade floral concerné (mâles st2/femelles st2 : $t = 1,262$, 32 ddl, différence des moyennes non significative (n.s.) au seuil $P > 0,05$; mâles st3/femelles st3 : $t = 0,172$, 8 ddl, n.s., $P > 0,05$).

TABLEAU IV

Tests de comparaison de moyennes (test t de Student). Comparaison intra-sexes ou tous sexes confondus en fonction des stades floraux (mâles st2 cf. mâles st3) ou (femelles st2 cf. femelles st3) ou total (total st2 cf. total st3) et comparaison inter-sexes à chacun de ces stades (mâles st2 cf. femelles st2) ou (mâles st3 cf. femelles st3). ddl = nombre de degrés de liberté; s. = significatif; n.s. = non significatif; α = seuil de signification; * = non fait.

	Mâles st3	Femelles st2	Femelles st3	Total st3
Mâles st2	$t = 0,799$ 17 ddl égales (n.s.) $\alpha = 0,05$ $p > 0,05$	$t = 1,262$ 32 ddl égales (n.s.) $\alpha = 0,05$	*	*
Mâles st3	$t = 1,646$ 16 ddl (n.s.) $\alpha = 0,05$ $p > 0,05$	*	$t = 0,172$ 8 ddl égales (n.s.) $\alpha = 0,05$	*
Femelles st2			$t = 2,167$ 17 ddl différentes (s.) $\alpha = 0,05$	*
Total st2				$t = 1,646$ 16 ddl égales (n.s.) $\alpha = 0,05$

De la même façon, les mâles ne semblent pas manifester de préférence entre les stades 2 et 3 (mâles st2/mâles st3 : $t = 1,646$, 16 ddl, n.s., $P > 0,05$). En revanche, les femelles, quant à elles, montrent une densité moyenne par inflorescence supérieure au stade 2 par rapport à ce qu'elle est au stade 3 ($t = 2,167$, 17 ddl, moyenne significativement différente au risque $P > 0,05$).

Il ressort clairement de cette analyse que le stade 2 est le stade optimal : il y a étalement maximal de la population adulte et densité maximale par inflorescence. Au stade 3, on observe une nette régression de la population qui n'occupe plus qu'un tiers environ des inflorescences de *Xanthosoma* et avec des densités plus faibles.

De cette comparaison des femelles du stade 2 résulte une certaine synchronisation de l'oviposition dont on peut supposer qu'elle est nécessaire pour que le développement d'un maximum de larves arrive à terme. En effet, les pontes tardives effectuées au stade 3 peu propice, ne disposent pas d'un temps suffisant pour que s'accomplisse le développement complet des larves.

Les données du tableau V corroborent cette interprétation : on constate qu'au stade 3 le nombre d'oeufs pondus est minime, par contre les larves matures (L3) y sont majoritaires, ce qui contraste avec le stade 2 où les jeunes larves (L1 et L2) constituent la totalité de la population larvaire. Au stade 4, persistent encore quelques larves matures, dans 2 des spadices examinés.

Le fait que le nombre des pupes trouvées dans la chambre de la spathe est extrêmement petit suggère que la pupaison a normalement lieu dans le sol où les larves se laissent probablement tomber au terme de leur développement. La présence de pupes dans la chambre serait donc accidentelle. Ce comportement est contraire à celui des espèces pis-

tilicoles de *Colocasiomyia* qui toutes s'empurent à l'intérieur de la chambre. Tel n'est pas le cas des espèces staminicoles (Carson & Okada, 1980; Toda & Okada, 1983; Honda-Yafuso, 1983).

La densité de la population des stades préimaginaux de *D. aracea* est maximale au stade 2. Cette population est composée d'œufs et de larves L1 et L2. Le nombre des œufs pondus est extrêmement élevé; dans un spadice, 640 œufs ont été comptés pour une moyenne de 373,7. Les œufs sont pondus un par un dans la substance gélatineuse, seuls les filaments restent à la surface. Il n'a pas été observé de ponte par amas ou dans une zone de la région pistillée privilégiée à l'exception d'un cas où les œufs ont été disposés dans une moitié seulement de la surface de cette zone. Le nombre élevé des œufs est en rapport avec le grand nombre des femelles, 31,7 par spadice, la durée de leur séjour à l'intérieur de la chambre ainsi que le nombre des ovarioles par femelle, ca. 24 (à la limite inférieure du groupe IIIa de Kambysellis & Heed, 1971). Ces conditions, non réunies dans le cas des espèces de *Colocasiomyia*, explique la grande différence de la densité de population des stades préimaginaux entre les espèces de ce genre et de *D. aracea*.

Les stades préimaginaux, œuf-pupe, se chevauchent dans une certaine mesure : au stade 2 du spadice on rencontre œufs et L1 et L2, tandis qu'au stade 3 bien que les L3 soient majoritaires on trouve encore des L1 et L2 et même quelques œufs, au stade 4 les L3 sont très peu nombreuses et la présence des pupes rare et accidentelle. Ainsi est vérifiée la synchronisation de la ponte au stade 2.

Les larves se développent dans la substance gélatineuse mais on ne sait pas de quoi elles se nourrissent, est-ce de cette substance ou des microorganismes (levures, bactéries...) qui s'y développent? Deux observations rendent plausible la deuxième hypothèse : la quantité de la substance gélatineuse ne semble pas diminuer, les tissus végétaux et particulièrement les fleurs pistillées ne subissent aucun dégât par la présence des larves de drosophiles et donnent normalement des fruits. Le rôle de la substance gélatineuse dans le développement de l'inflorescence n'a pas été abordé lors de la présente étude.

3.3. Compétiteurs et autres Insectes trouvés dans les inflorescences

Dans la zone des fleurs pistillées de certaines inflorescences de *X. robustum*, on rencontre un grand nombre de grosses larves de Diptère appartenant à une espèce non déterminée du genre *Chyliza* (Psilidae) (fig. 12). Sa fréquence est élevée puisqu'elle a été trouvée dans 12 des 40 inflorescences des stades 2-4 étudiées, soit 30 % (tableau V). La détermination générique de l'espèce a été effectuée d'après des imagos obtenus à partir de larves matures mises dans des tubes contenant du milieu pour drosophiles. Les adultes n'ont jamais été capturés sur ou dans une inflorescence. Il serait d'ailleurs pratiquement impossible aux mouches d'entrer dans la chambre de la spathe étant donné leur grande

TABLEAU V

Présence des larves de *Chyliza* sp. dans les inflorescences de *Xanthosoma robustum* seules ou avec divers stades de *Drosophila aracea*.

Stades	Inflorescence			Chyliza								Drosophila			
	n	n	%	Total		Oeufs		L1		Adultes					
	n	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%				
2	17	3	17,6	3	100	—	—	3	100	—	—				
3	13	6	46,2	3	50	2	66,7	—	—	1	33,3				
4	10	3	30	—	—	—	—	—	—	—	—				
	40	12	30	6	50	2	33,3	3	50	1	16,7				

taille, plus de 6 mm. Nous ne connaissons pas avec certitude où et quand s'effectue la ponte. Dans un cas, nous avons trouvé sur le bord du limbe d'une inflorescence du stade 1 une série composée d'un grand nombre d'oeufs allongés et de grande taille, 2-3 fois la taille d'un oeuf de *D. aracea*. Nous supposons qu'il s'agit de la ponte de la femelle de *Chyliza* sp. Cette hypothèse expliquerait la présence des larves dans la chambre où elles seraient arrivées au stade L2 puisque nous n'avons jamais trouvé de L1 dans les chambres examinées. Le fait que cette ponte ait lieu sur une inflorescence du stade 1 expliquerait aussi la précocité de l'invasion de *Chyliza*. En effet, on trouve déjà des L3 de cette espèce dans des inflorescences du stade 2 (tableau V).

Les larves, aussi grandes que celles d'un asticot de *Calliphora*, se développent dans la chambre et tout particulièrement dans la substance gélatineuse contribuant ainsi à son rapide assèchement. Le fait qu'aucune puppe n'ait été trouvée laisse supposer que la pupaison a lieu dans le sol où la larve mature se laisse tomber.

Dans 6 de 12 inflorescences dans lesquelles *Chyliza* sp. a été rencontrée, elle cohabitait avec des oeufs, des L1 ou des adultes de *D. aracea* (tableau V), jamais avec des L2 ou L3. Cette constatation ainsi que le rapide assèchement de la substance gélatineuse permettent d'émettre l'hypothèse que *Chyliza* sp. concurrence *D. aracea* jusqu'à l'éliminer. Cependant, elle ne semble pas provoquer de dégâts dans les fleurs pistillées.

Dans des inflorescences de tous les stades, à l'exception du stade 1, on trouve de nombreux individus de Coléoptères appartenant à 5 familles et des Hétéroptères à 2 familles, comme il suit :

Coléoptères : Bruchidae, Chrysomelidae, Dasytidae, Nitidulidae et Staphylinidae (*Phloenomus* sp.).

Hétéroptères : Miridae (*Aztecariella*, n. sp. aff. *iarae*), Pyrrhocoridae (*Dysdercus* sp.).

Le rôle que ces espèces jouent dans la biocénose des inflorescences de *X. robustum* ne nous est pas connu.

TABLEAU VI

Nombre total des genres, sous-genres et espèces des Drosophilidae habitant les inflorescences des Araceae (arac.) dans les régions biogéographiques Néotropicale (Nt), Orientale (Or) et Australienne (Aus). (1) estimation.

GENRES Sous-genres	nbr total	sur Arac.	Nt	Or	Aus
<i>COLOCASIOMYIA</i>	20	14	—	12	2
<i>STYLOPTERA</i>	3	2	—	—	2
<i>DETTOPSOMYIA</i>	10	1	—	—	1
<i>DROSOPHILA</i>					
S.G. <i>Drosophila</i>	800 (1)	5	4	—	1
S.G. <i>Phloridosa</i>	5	1	1	—	—
S.G. <i>Scaptodrosophila</i>	250 (1)	12	—	—	12
<i>SCAPTOMYZA</i>					
S.G. <i>Dentiscaptomyza</i>	4	2	2	—	—
		37	7	12	18
	%	100	18,9	32,4	48,7

3.4. Les Drosophilidae des Araceae dans les régions néo- et paléotropical

Du tableau I il ressort que sur un total de 37 espèces, pour l'ensemble des régions biogéographiques, trouvées dans les inflorescences des Aracées ou élevées à partir de

celles-ci 7, soit 18,9 %, seulement habitent la région néotropicale, les autres habitant les régions paléotropicales (orientale et australasienne). Cette différence quantitative prend une autre dimension si on tient compte de l'appartenance systématique des espèces donnée dans le Tableau VI.

Les espèces néotropicales appartiennent à deux genres, *Drosophila* et *Scaptomyza* et les paléotropicales à quatre genres, *Drosophila*, *Colocasiomyia*, *Dettopsomyia* et *Styloptera*. Ainsi seul le genre *Drosophila* possède des espèces vivant dans les inflorescences d'Aracées dans les trois régions biogéographiques. Dans ce genre aussi on constate une disparité, les 12 espèces du sous-genre *Drosophila sensu stricto* habitent la Nouvelle Guinée, les quatre restantes sont néotropicales. Les sous-genres *Phloridosa* et *Sophophora* ont chacun une espèce aracicole, le premier néotropical le second en Nouvelle Guinée.

Toutefois, la différence radicale entre les faunes des Drosophilidae des inflorescences des Araceae réside dans le fait que dans la région néotropicale n'existe pas l'équivalent du genre paléotropical *Colocasiomyia* dont toutes les espèces sont spécialisées à l'une ou l'autre partie du spadice.

CONCLUSION

Drosophila aracea n'appartient à aucun des très nombreux groupes d'espèces anthophiles et autres du sous-genre *Drosophila*. Ses affinités, au sein de ce sous-genre, restent ainsi incertaines.

Les espèces anthophiles monophages présentent un certain nombre de caractéristiques morphologiques et démographiques (Pipkin *et al.*, 1966; Brncic, 1983; Tsacas & Chassagnard, 1988) :

1. ovipositeur à extrémité étroite ou même pointue portant des dents marginales et/ou médianes;
2. œufs sans filaments, pondus un par un dans chaque fleur et avec un développement embryonnaire très avancé;
3. soies céphaliques raccourcies;
4. ovaires avec un petit nombre d'ovarioles.

Ces caractères sont rarement présents tous à la fois chez une espèce ou dans un groupe d'espèces. L'ovipositeur, par exemple, est plus ou moins pointu et équipé de dents selon la dureté des tissus qu'il doit entailler ou perforer. Cependant, dans l'ensemble, plus de deux de ces caractères sont présents chez chacune de ces espèces.

D. aracea ne possède qu'une seule de ces caractéristiques, l'ovipositeur (fig. 20, 25-27), dont la structure reste énigmatique quant à sa signification. Ainsi, sur ces critères, *D. aracea* ne serait pas une anthophile stricte, ce qui est paradoxal dans la mesure où cette espèce n'est trouvée que dans les inflorescences d'Aracées. Ceci montre que les «fleurs» constituent en réalité un milieu très hétérogène qui n'exige pas toujours des anthophiles des adaptations spécifiques strictes. Par conséquent, dans certains cas, une espèce récemment différenciée issue d'un ancêtre généraliste peut y vivre sans avoir acquis tous les attributs d'une stricte anthophile; ce serait le cas de *D. aracea*. Ainsi, cette espèce différenciée d'un ancêtre probablement généraliste a atteint récemment, par une extension de sa niche, les Aracées.

Le couple *Xanthosoma robustum/Drosophila aracea* représente un modèle qui offre de grandes possibilités dans l'étude du processus d'inféodation menant à une anthophilie très spécialisée comme celle observée dans le genre *Colocasiomyia*.

Remerciements

Nous remercions vivement la direction et le personnel de l'Institut d'Ecologie de Mexico et particulièrement les Directeurs Dr G. Halffter et Dr P. Reyes Castillo qui nous ont accueilli et nous ont facilité le travail dans la mesure de leurs possibilités. Nous remercions également le Professeur J. Rzedowski qui a déterminé les plantes que nous avons récoltées, ainsi que M. M. Martinez (INRA, Versailles) pour la détermination de *Chyliza*. Le Dr D. Lachaise a lu et commenté une première version de ce texte, nous le remercions chaleureusement. Ce travail a été financé par le C.N.R.S. (France) et le C.O.N.A.C.Y.T. (Mexique).

LITTÉRATURE CITÉE

- BRNCIC D., 1983. – Ecology of Flowers-Breeding *Drosophila*. pp. 333-382. In: M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson Jr (eds) "The Genetics and Biology of *Drosophila*". Vol. 3d. Academic Press, London.
- CARSON H.L. & OKADA T., 1980. – Drosophilidae associated with flowers in Papua New Guinea. I. *Colocasia esculenta*. – *Kontyû*, 48 : 15-29.
- COUTURIER G., LACHAISE D. & TSACAS L., 1986 (1985). – Les Drosophilidae et leurs gîtes larvaires dans la forêt dense humide de Taï en Côte-d'Ivoire. – *Rev. Fr. ent. (N.S.)*, 7 : 291-307.
- EISLER W., 1966. – Two new evolutionary terms for speciation in parasitic animals. – *Syst. Zool.*, 23 : 265-287.
- EMBERGER L., 1960. – Les Végétaux Vasculaires, Les Araceae, pp. 131-139. In M. Chadeffaud & L. Emberger « Traité de Botanique (Systématique) » Tome II. Masson & Cie Éditeurs, Paris.
- HONDA-YAFUSO M., 1983. – Interspecific relationship between synhospitalic *Drosophillela* species (Diptera, Drosophilidae) inhabiting *Alocasia odora* on Okinawa Is, Japan. – *Kontyû*, 51 : 520-527.
- KAMBYSELLIS M.P. & HEED W.B., 1971. – Studies of oogenesis in natural populations of Drosophilidae. I. Relations of ovarian development and ecological habitats of the Hawaiian species. – *Am. Nat.*, 105 (941) : 31-49.
- LACHAISE D. & TSACAS L., 1983. – Breeding-sites in tropical african Drosophilids, pp. 221-332. In : M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson Jr. (eds) "The Genetics and Biology of *Drosophila*". Vol. 3d. Academic Press, London.
- MATUDA E., 1954. – Las Araceas Mexicanas. – *Anales Inst. Biol. Univ. Mex.*, 25 : 97-129.
- MONTGOMERY S.L., 1975. – Comparative breeding site, ecology and adaptative radiation of Picture-Winged *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae). – *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.*, 22 : 65-103.
- OKADA T., 1968. – Systematic study of the early stages of Drosophilidae. Bunka Zugeisha Co, Tokyo, 188 pp.
- 1975. – The oriental Drosophilids breeding in flowers. – *Kontyû*, 4 : 356-363.
- 1980. – Synhospitalic evolution of the genus *Drosophillela* Duda (Diptera, Drosophilidae), with description of a new species from Okinawa and Taiwan. – *Kontyû*, 48 : 218-225.
- 1986a. – Estimation of the routes of synhospitalic distribution of the genus *Drosophillela* Duda (Diptera, Drosophilidae), with descriptions of three new species from Malaysia and Indonesia. – *Proc. Japn. Soc. syst. Zool.*, n° 33 : 32-39.
- 1986b. – Taximetric analysis of costal chetotaxy of the genus *Drosophillela* Duda, with description of a new species from Sri Lanka (Diptera, Drosophilidae). – *Proc. Japn. Soc. syst. Zool.*, n° 34 : 53-59.
- 1987. – Further notes on the genus *Drosophillela* Duda with descriptions of two species from Indonesia (Diptera, Drosophilidae). – *Proc. Japn. Soc. syst. Zool.*, n° 36 : 38-45.
- 1988. – Taxonomic note on *Colocasiomyia cristata* de Meijere (Diptera, Drosophilidae) with generic synonymy. – *Proc. Japn. Soc. syst. Zool.*, n° 37 : 34-39.
- 1990. – Subdivision of the genus *Colocasiomyia* de Meijere (Diptera, Drosophilidae) with descriptions of two new species from Sulawesi and notes on color adaptation of synhospitalic species. – *Proc. Japn. Soc. syst. Zool.*, n° 42 : 66-72.
- OKADA T. & CARSON H.L., 1980. – Drosophilidae associated with flowers in Papua New Guinea. – *Pacific Insects*, 22 : 217-236.
- 1982. – Drosophilidae associated with flowers in Papua New Guinea. IV. Araceae, Compositae, Convolvulaceae, Rubiaceae, Leguminosae, Malvaceae. – *Kontyû*, 50 : 511-526.
- OKADA T. & YAFUSO M., 1989. – The genus *Colocasiomyia* Duda (Diptera, Drosophilidae) from Sulawesi. – *Proc. Japn. Soc. syst. Zool.*, n° 39 : 48-55.
- PIPKIN S.B., RODRIGUEZ R.L. & LEON J., 1966. – Plants host specificity among flower-feeding neotropical *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae). – *Am. Nat.*, 100 n° 911 : 135-156.
- STANDLEY P.S. & STEYERMARK J.A., 1958. – Flora of Guatemala. Fieldiana : Botany. Vol. 24 : 304-363.
- STURTEVANT A.H., 1942. – The classification of the genus *Drosophila* with descriptions of nine new species. – *Univ. Texas Publ.*, 4213 : 5-51.
- THROCKMORTON L.H., 1962. – The problem of phylogeny in the genus *Drosophila*. – *Univ. Texas Publ.*, 6205 : 207-343.
- TODA M.J. & OKADA T., 1983. – Ecological studies of floricolous *Drosophillela* in Burma with description of three new species from Burma and the Philippines (Diptera, Drosophilidae). – *Kontyû*, 51 : 169-184.

- TSACAS L. & CHASSAGNARD M.-T., 1988. – Un nouveau groupe d'espèces afrotropicales anthophiles dans le sous-genre *Scaptodrosophila* du genre *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae). – *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 24 (2) : 181-202.
- VALERIO C.B., 1984. – Insects visitors to the inflorescence of the Aroid *Dieffenbachia oerstedii* (Araceae) in Costa Rica. – *Brenesia*, 22 : 139-146.
- WHEELER M.R. & HEED W.B., 1957. – Thirteen new species in the genus *Drosophila* from the neotropical region. – *Univ. Texas Publ.*, 5721 : 17-38.
- YAFUSO M. & OKADA T., 1990. – Complicated routes of the synhospitalic species of the genus *Colocasio-myia* in Java, with descriptions of two new species (Diptera, Drosophilidae). – *ESAKIA*, Special Issue n° 1 : 137-150.