

LES PONTES D'ODONATES, GITE LARVAIRE NOUVEAU  
 POUR UNE DROSOPHILE AFRICAINE INÉDITE :  
*DROSOPHILA LIBELLULOSA*, N. SP.  
 [ODONATA : LIBELLULIDAE; DIPTERA : DROSOPHILIDAE]

PAR

Léonidas TSACAS et Jean LEGRAND

Laboratoire de Biologie et Génétique évolutives. 91190 Gif-sur-Yvette et R.C.P. n° 318 du CNRS,  
 Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris 5°

## SUMMARY

*Drosophila* (s. str.) *libellulosa*, sp. n., is described from Gaboon; it belongs to the *simulivora* species group. The larvae live in the egg-masses of the Dragonfly *Malgassophlebia aequatoris* LEGRAND, feeding on its eggs. Two other Insects live in these egg-masses, a *Cecidomyiidae* (Diptera), *Bremia* sp. whose larvae are also predators of eggs, and a *Diapriidae* (Hymenoptera), *Trichopria* sp., parasite of *D. libellulosa*.

The *simulivora*-group contains three other species feeding on *Simulium* and *Chironomidae* larvae. The ability of the larvae to become predators seems anterior to the adaptation to aquatic life. *D. libellulosa* represents an intermediate evolutionary step between species with terrestrial larvae and species with larvae preying on aquatic Insects.

MOTS-CLÉS : groupe *simulivora*, *Malgassophlebia aequatoris*, *Trichopria* sp., *Diapriidae*, *Bremia* sp., *Cecidomyiidae*, Gabon, Afrique, larve aquatique, prédation, parasitisme, évolution, adaptation.

L'espèce décrite ci-dessous et sa remarquable biologie ont été découvertes en même temps que la ponte de la Libellule, par l'un de nous (J. L.) lors d'une étude des Odonates au Gabon. Les premières observations remontent à 1972, mais c'est en 1976 que les *Drosophiles* adultes ont été obtenues lors d'une mise en élevage des pontes de *Malgassophlebia aequatoris*.

Le groupe d'espèces *D. simulivora* a été créé pour trois espèces africaines à larves aquatiques. En plus de cette caractéristique biologique, ces trois espèces constituent un complexe très uniforme du point de vue morphologique. La nouvelle espèce, tout en appartenant à ce groupe spécifique par sa morphologie, possède un mode de vie différent qui constitue une originalité adaptative remarquable. Les affinités phylogéniques et les problèmes d'évolution posés par ce groupe d'espèces sont aussi brièvement discutés dans ce travail.

✓ *DROSOPHILA LIBELLULOSA*, n. sp.

Espèce entièrement brune, mate, y compris les ailes et les pattes, ne peut se distinguer avec sûreté des autres espèces du groupe *simulivora* que par l'examen des génitalia.

MALE : Tête entièrement brune. Front rétréci antérieurement, sa largeur au niveau des ocelles une fois et demie plus grande qu'à la hauteur des antennes, quelques chétules médians sur sa partie antérieure, bord inférieur très échancré (fig. 1). Largeur de la tête :

largeur du front = 1,86 (1,82 - 1,96), largeur : hauteur du front = 1,68 (1,57 - 1,70). Orbites peu différenciées et luisantes. Triangle ocellaire noir, les ocelles clairs avec quelques chétules entre eux. Soies ocellaires longues, légèrement divergentes. Soies orbitales normales, or2 à égale distance de or1 et or3; or1 : or2 = 1,43 (1,33 - 1,62); or1 : or3 = 0,52 (0,46 - 0,55). Soies postverticales relativement longues, bien croisées. Antennes brunes, premier et deuxième articles plus clairs que le troisième; arista avec quatre à cinq rayons supérieurs et un à deux rayons inférieurs, en plus de la fourche terminale. Carène étroite, aplatie dorsalement, atteignant le bord inférieur de la face. Une orale, suivie d'une seconde soie, moitié moins longue; une forte soie sur l'angle postérieur du péristome. Palpes brunâtres arrondis, deux longues soies subapicales accompagnées de quelques chétules. Joux larges (fig. 2), oeil : joue = 8 - 9. Yeux rouge brun (tous les individus disponibles ayant séjourné dans l'alcool la couleur n'est donnée qu'à titre indicatif).

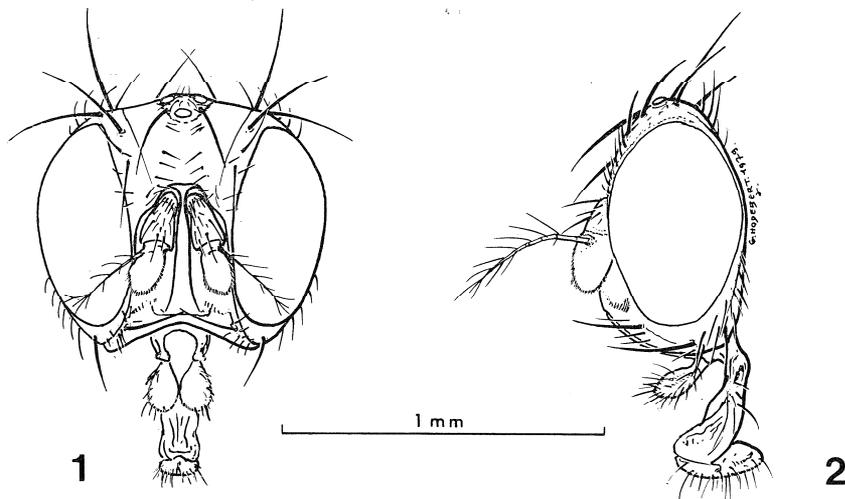


FIG. 1 à 2. — *D. libellulosa*, n. sp. — Tête du mâle. — 1, vue de face. — 2, vue de profil.

Thorax brun. Mésonotum avec deux paires de dc prolongées antérieurement par une troisième paire fine et nettement moins longue que la paire postérieure. Huit rangées, très irrégulières, d'ac; pas de préscutellaires. Scutellum de même couleur que le mésonotum; sc antérieures presque parallèles, postérieures croisées; a : p = 1,00. Pleures légèrement plus claires que le mésonotum, deux soies sternopleurales accompagnées de quelques chétules; indice des sternopleurales = 0,80 (0,79 - 0,84). Balanciers brunâtres. Pattes jaune brunâtre, une soie préapicale sur les tibias des trois paires de pattes, une soie apicale sur les tibias des deux premières paires. Fémur I avec une très longue soie inférieure sub-médiane accompagnée de 3 soies plus fines et plus courtes. Ailes brunes, plus sombres antérieurement, nervures brunes; indices : c = 2,35 (2,29 - 2,41); 4v = 1,57 (1,46 - 1,71); 4c = 0,59 (0,56 - 0,61); 5x = 1,34 (1,1 - 1,5); ac = 2,3 (2,2 - 2,4); frange c3 = 100 %.

Abdomen brun, sternites légèrement plus clairs que les tergites.

FEMELLE : semblable au mâle, échancrure du bord inférieur du front moins profonde. Indices, tête : front = 1,93 (1,71 - 2,10); largeur : hauteur du front = 1,60 (1,50 - 1,90); oeil : joue = 8 - 10; or1 : or2 = 1,63 (1,56 - 1,75); or1 : or3 = 0,59 (0,54 - 0,65); sc (a : p) = 1,00 (0,91 - 1,09); sternopleurales = 0,79 (0,71 - 0,88); aile, indices : c = 2,34 (2,21 - 2,43); 4v = 1,40 (1,32 - 1,47); 4c = 0,63 (0,60 - 0,67); 5x = 1,30 (1,20 - 1,33); ac = 2,35 (2,30 - 2,40); frange c3 = 100 %.

GÉNITALIAS : Appareil génital interne ♂, testicule composé de deux parties : la partie proximale interne de faible diamètre enroulée en cinq ou six spires, la partie distale externe de plus gros diamètre enroulée en huit ou neuf spires. ♀, spermathèque allongée (fig. 9), peu sclérifiée, à surface rugueuse, proche de celle de *D. simulivora*; réceptacle ventral long, enroulé en spires serrées (fig. 10).

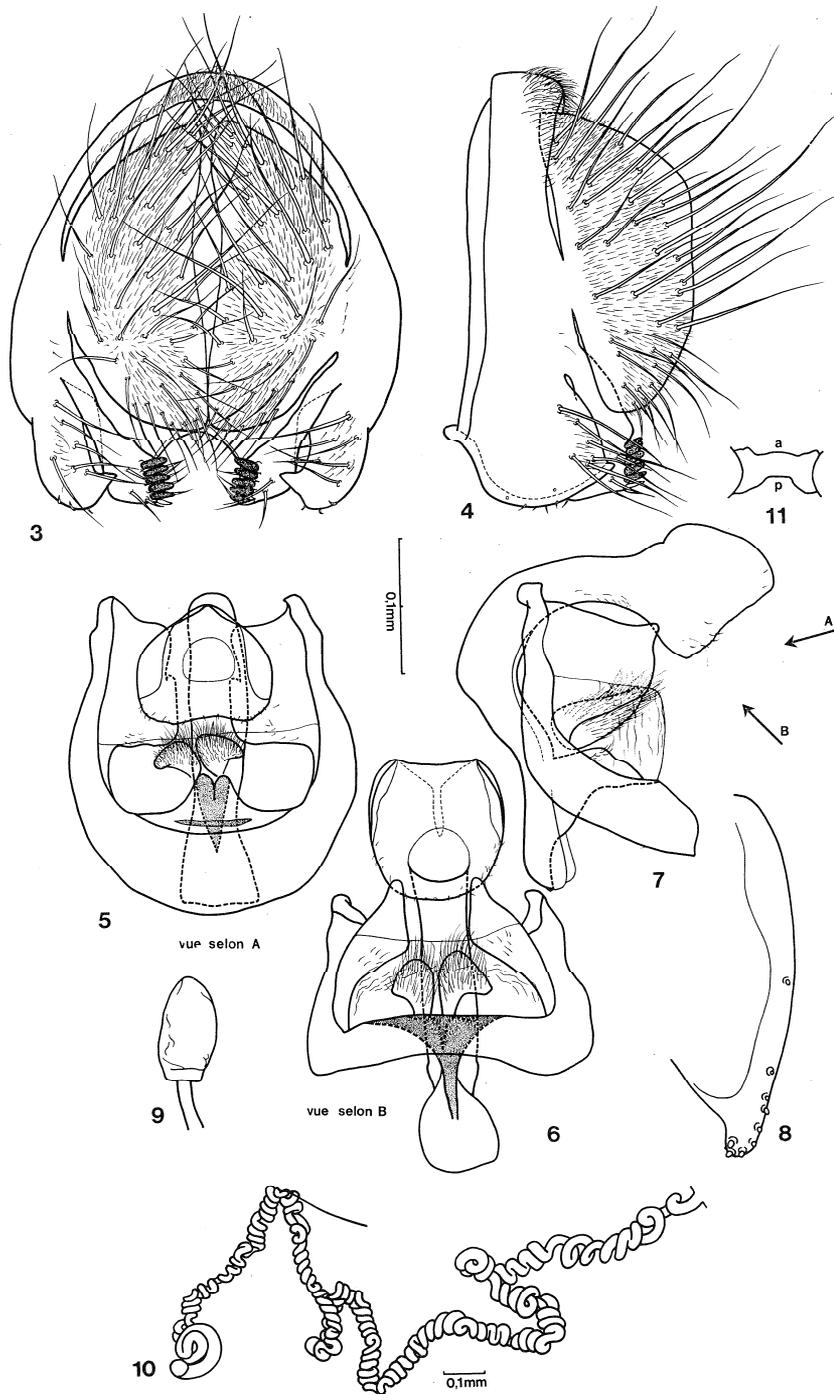


FIG. 3 à 11. — *D. libellulosa*, n. sp. Paratypes ♂ et ♀. — 3, épandrium et plaques anales en vue postérieure. — 4, *id.*, en vue latérale. — 5, hypandrium, phallus et organes annexes en vue ventrale (selon la flèche A de la fig. 7). — 6, *id.*, vue selon la flèche B de la fig. 7. — 7, *id.*, en vue latérale les flèches A et B montrent l'angle de vue des fig. 5 et 6. — 8, ovipositeur. — 9, spermathèque. — 10, réceptacle ventral. — 11, pont (décasternum); (a = antérieur, p = postérieur).

Organes périphalliques (fig. 3, 4, 11) : épandrium jaune, en vue latérale étroit dorsalement, plus large sur le bord inférieur, angle postéro-inférieur pointu, bord inférieur portant six à sept courtes soies; sur le tiers inférieur du bord postérieur existe un groupe de sept à huit longues soies. Forceps avec une rangée de cinq fortes épines. Plaques anales, avec des longues soies larges, plus étroites dorsalement, rattachées à l'épandrium par une zone étroite. Décasternum (pont) étroit, bords latéraux plus larges.

Organes phalliques (fig. 5, 6, 7) : phallus courbé, s'élargissant apicalement, en forme de trompette; deux processus arrondis couverts d'une fine pilosité représentent probablement les paramères antérieurs; bord postérieur du novasternum profondément échancré et sans soies paramédianes.

Ovipositeur (fig. 8) : brun, étroit apicalement avec neuf courtes épines marginales et deux spinules : une entre la première et la deuxième épine et une entre la troisième et la quatrième.

♂ : longueur du corps : 3,50 mm; longueur de l'aile : 2,50 mm

♀ : longueur du corps : 3,70 mm; longueur de l'aile : 2,50 mm.

TYPES : Holotype ♂, Gabon, Makokou, Rte Libreville, km 16, Mézalé Riv. 22-II-1978. Allotype ♀, même localité mais 13-X-1976. Paratypes, 6 ♂ et 3 ♀, mêmes indications que l'holotype; 1 ♂ et 3 ♀, mêmes indications que l'allotype; 1 ♂ même localité mais 23-X-1976, 1 ♀ même localité, sans date; 1 ♂, Nyamé Pendé mars 1978; 2 ♀ mêmes indications.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Gabon; l'espèce n'est connue que de deux localités près de Makokou distantes de 16 km l'une de l'autre.

TAXINOMIE : *D. libellulosa*, n. sp., appartient au groupe d'espèces *simulivora* du sous-genre *Drosophila* s. str.

#### STADES PRÉIMAGINAUX

*Oeuf* : des ovaires d'une femelle conservée dans l'alcool nous avons pu extraire quelques œufs. C'est la première fois que l'œuf d'une espèce du groupe *simulivora* est connu avec sûreté, sa description est donnée ici : de forme ovoïde, allongé, longueur : 0,53 mm, largeur : 0,13 mm. Le chorion présente les « cellules » polygonales habituelles. Sur sa partie antérieure, le micropyle est très proéminent, près de celui-ci, existent deux filaments courts, s'élargissant légèrement à l'apex. Indice des filaments : environ 3. La figure d'un œuf supposé appartenir à *D. cogani* a été donnée dans une publication précédente (TSACAS & DISNEY, 1974). La découverte de l'œuf de *D. libellulosa*, n. sp., montre clairement que cette supposition a été fautive.

*Larve* : larve mature fusiforme, s'amincissant aux deux extrémités, longueur : 4,8 à 5,1 mm, largeur : 1,2 - 1,5 mm. Le tégument est lisse et légèrement teinté. La partie ventrale des segments abdominaux porte des bourrelets locomoteurs fournis d'épines à peine courbées, de tailles différentes et disposées en de nombreuses rangées irrégulières (fig. 22). Le dernier segment est effilé et porte ventralement une plaque anale bien délimitée surmontée antérieurement d'un bourrelet. Postérieurement à la plaque anale existent deux gros mamelons. Les stigmates postérieurs sont très courts et proéminents, ils prennent naissance sur une plaque sclérotinisée. Les stigmates antérieurs sont rétractiles. Les bourrelets locomoteurs se prolongent sur le côté dorsal (fig. 21) et portent de petites épines éparées disposées en deux ou trois rangées. Les autres espèces du groupe possèdent des crochets ventraux beaucoup plus puissants et fortement courbés (fig. 23); par contre leur face dorsale est dépourvue de crochets. Le tégument est lisse et dépourvu des papilles et du velouté existant chez les larves des autres espèces du groupe. La larve de *D. libellulosa* se distingue également par l'absence des tubercules sur le dernier segment. Les deux mamelons cités plus haut représentent probablement les tubercules ventraux. Il faut signaler ici que la présence des tubercules est générale dans le genre *Drosophila*.

Les pièces buccales (fig. 12 à 16) sont du même type que celles de *D. cogani* et de *D. simulivora* mais tous leurs composants ont des formes différentes. Cependant, *D. libellulosa* se singularise par les dimensions démesurées des sclérites ectostomaux et de la plaque interrectostomale qui les relie. Sur la larve, ces structures apparaissent comme un cercle presque complet qui entoure l'orifice buccal et à l'intérieur duquel se meuvent les crochets

buccaux. Ces derniers sont réunis dorsalement comme chez les autres espèces du groupe, cette fusion dorsale des crochets buccaux, constitue probablement une adaptation à la prise de nourriture des espèces de ce groupe : succion ou déglutition d'œufs et larves néonates.

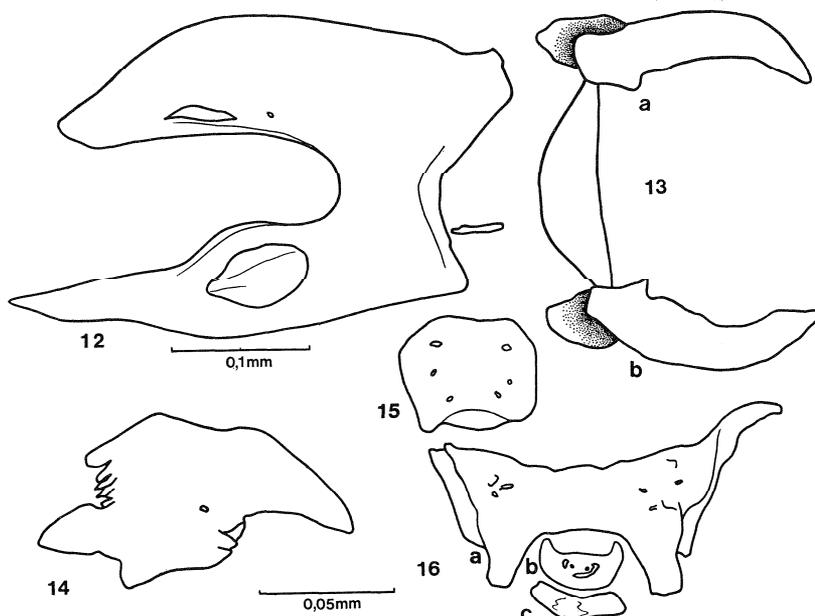


FIG. 12 à 16. — *D. libellulosa*, n. sp. Larve. — 12, pièce basale. — 13, plaque interectostomale a et b, sclérites ectostomaux. — 14, crochet buccal. — 15, plaque épistomale. — 16a, pièce en H. — 16b, sclérite hypostomal. — 16c, plaque hypostomale. — FIG. 13 à 16 à la même échelle.

*Pupe* : puparium ovoïde d'une couleur jaune clair, 4,5 mm (4,1 - 5,0) de long et 1,40 mm (1,30 - 1,55) de large, indice des cornes 4,15 (3,00 - 4,86). La forme du puparium en vue dorsale est parfois très allongée, les bords latéraux étant presque parallèles. En vue latérale, le puparium est très aplati antérieurement et se renfle du côté dorsal progressivement vers l'arrière. On retrouve sur le puparium les mêmes rangées de crochets décrits chez la larve. Le nombre des digitations des cornes respiratoires est élevé (60-62) (fig. 4 d). Ces digitations sont longues, inégales et très effilées à l'exception de deux courtes centrales (dont l'une est plus longue que l'autre) non effilées. Les extrémités de toutes les digitations sont recourbées (« clubbed type » de OKADA, 1968). Les deux mamelons ventraux observés chez la larve ne sont pas visibles.

Il est intéressant de signaler que dans une ponte de la Libellule, ont été trouvées deux pupes avec un indice des cornes très petit (fig. 19). De ces deux pupes, l'une n'a donné malheureusement qu'une femelle qui ne diffère pas des autres. Un mâle aurait permis une comparaison plus fine avec les autres spécimens grâce aux génitalia. Nous pensons cependant que ces deux pupes appartiennent à l'espèce *D. libellulosa* et que cette différence de la longueur des cornes n'a pas de signification taxinomique.

#### BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE.

*Drosophila libellulosa*, n. sp., d'après nos connaissances actuelles, vit à l'état larvaire dans les pontes de la Libellule *Malgassophlebia aequatoris* LEGRAND. La biologie et l'écologie de cette dernière ainsi que son mode d'oviposition sont étudiés dans une autre publication (LEGRAND, 1979, ce même fascicule). Ici, nous reprenons succinctement quelques données de la ponte et du biotope de la Libellule qui constituent également l'habitat de la *Drosophile*.

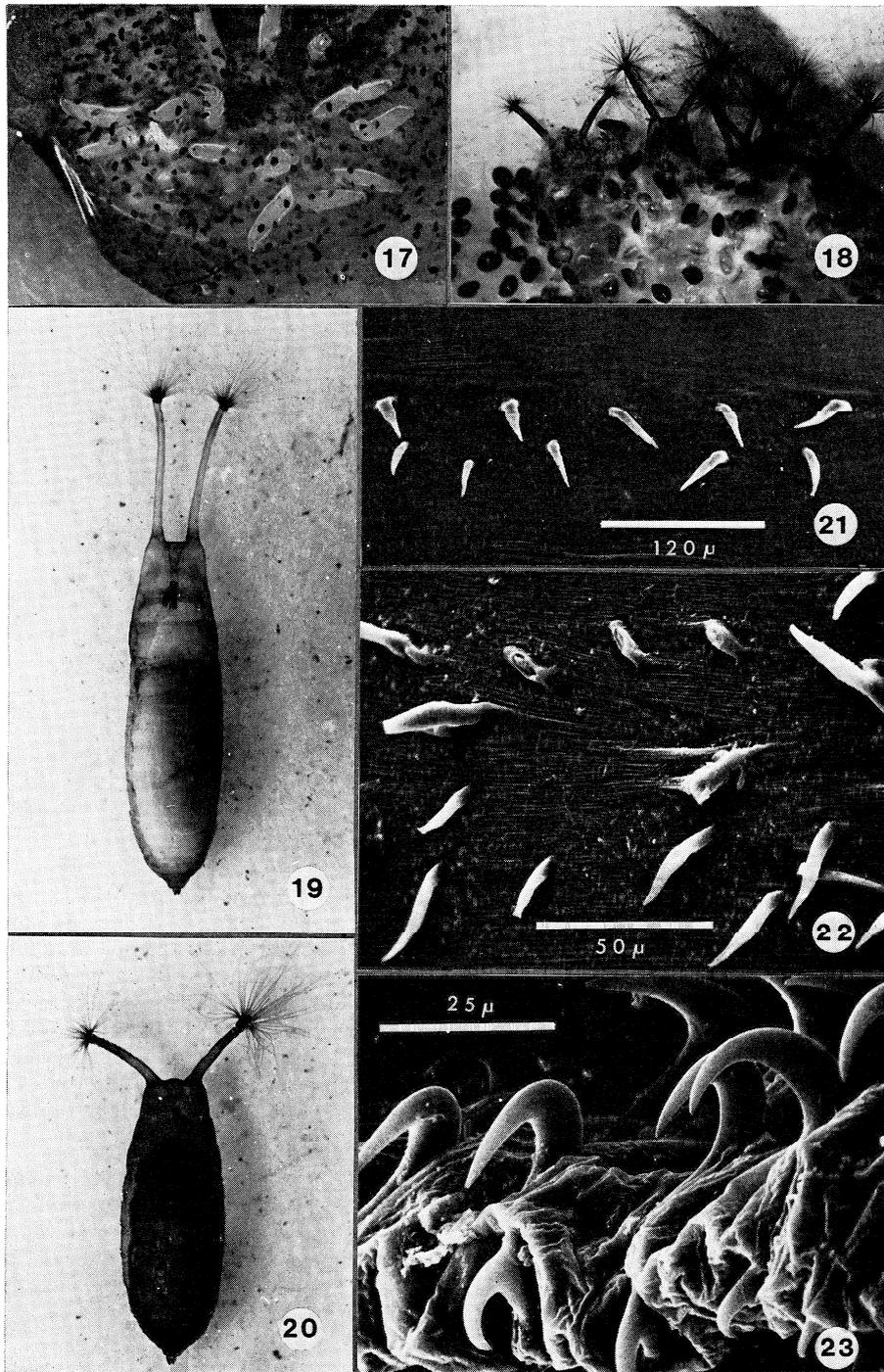


FIG. 17 à 22. — *D. libellulosa*, n. sp. — 17, larves à l'intérieur de la ponte de *Malgassophebia aequatoris*. — 18, pupes à la périphérie de la ponte hôte, avec les cornes respiratoires à l'air libre. — 19, pupes à cornes longues. — 20, pupes à cornes normales. — 21, épines dorsales du puparium. — 22, crochets ventraux du puparium. — 23, *D. simulivora* TSACAS & DISNEY, crochets ventraux de la larve, à comparer avec ceux de la fig. 22.

Les Libellules femelles déposent leurs œufs sous les feuilles des arbustes bordant des ruisseaux forestiers environ trois semaines après les premières pluies de la saison. Ces pontes se présentent sous forme d'une masse gélatineuse à l'intérieur de laquelle se trouvent les œufs.

L'oviposition de *D. libellulosa* n'a pas été directement observée, elle a sans doute lieu sur la masse des œufs de la Libellule ou à proximité d'elle. Elle doit avoir lieu, d'après quelques indices, dans un laps de temps très bref après celle de *M. aequatoris*. Les larves néonates de la Drosophile pénètrent à l'intérieur de la masse des œufs de la Libellule, qui leur servent de nourriture, où elles baignent dans un milieu gélatineux (fig. 17). Le nombre des larves est variable, il peut être élevé de façon à détruire la totalité des œufs de l'hôte.

Le développement larvaire et nymphal s'effectue, dans sa totalité, à l'intérieur de la ponte de *M. aequatoris*. La pupaison a lieu à la périphérie de ce qu'il en reste, de sorte que les cornes respiratoires et la partie antérieure des pupes se trouvent à l'extérieur (fig. 18). Ainsi, la sortie de l'imago a lieu sans contact avec le liquide de la ponte qui pourrait être préjudiciable à celui-ci.

La durée du développement de *D. libellulosa* de l'œuf à l'éclosion de l'adulte est de 18 jours : 10 jours, développement embryonnaire et larvaire, 8 jours, développement nymphal. Ces résultats ont été obtenus lors d'un élevage dans le Laboratoire et sur un petit nombre de mouches. Il est très probable que dans la nature, cette durée varie sous l'influence de certains facteurs comme la température.

Les pontes de *Malgassophlebia aequatoris* de la présente étude ont été récoltées sur deux cours d'eau dans la forêt primaire (ombrophile) des environs de Makokou (Gabon).

1) La Mézalé, située à 16 km de cette localité sur la route de Libreville, est un ruisseau peu profond d'une largeur de deux à trois mètres. Il peut être classé dans les zones III et IV selon la classification de ILLIES & BOTOSANEANU (1963).

2) Un petit affluent du Balé, situé à 10 km de Makokou et dont la portion étudiée se classe dans la zone II selon la même classification (pour les détails voir LEGRAND 1979, ce même fascicule).

La mise en élevage des pontes de la Libellule a permis la constatation de deux autres faits biologiques importants.

1. Les œufs sont également attaqués par un autre Diptère, une Cecidomyie du genre *Bremia*. Il s'agit très probablement d'une espèce nouvelle actuellement étudiée par le Dr HARRIS (British Museum, Londres).

2. Les pupes de *D. libellulosa* sont parasitées par un Hyménoptère *Diapriidae* du genre *Trichopria*. Étudié actuellement par le Dr HUGGERT (Umeå, Suède), il semble appartenir à une nouvelle espèce.

Les résultats détaillés obtenus par la mise en élevage de 30 pontes de *M. aequatoris* sont reportés au tableau I. De l'examen de ce tableau ressortent les faits suivants :

- 13 pontes soit 43,33 % du total ont été attaquées par *D. libellulosa*
- 13 pontes soit 43,33 % du total ont été attaquées par *Bremia*
- 26 pontes sont attaquées soit par la Drosophile soit par la Cecidomyie, 2, soit 7,70 %, l'ont été simultanément par les deux Diptères
- 11 pontes attaquées par la Drosophile ont été suivies jusqu'à l'éclosion des imagos, 6, soit 54,54 %, ont donné des *Trichopria* parasites de *D. libellulosa*.
- La hauteur au-dessus du niveau de l'eau où la ponte de la Libellule a été déposée ne semble pas influencer sur la présence des Diptères prédateurs.

Il n'est pas possible de tirer des conclusions définitives à partir des données très fragmentaires que nous possédons à l'heure actuelle. Nous espérons que lors d'une prochaine mission au Gabon, nous serons en mesure d'étudier plus en détail ce complexe évolutif de 4 espèces d'Insectes. Néanmoins, deux remarques doivent être faites. La première est que les deux prédateurs des pontes de *M. aequatoris*, *D. libellulosa* et *Bremia* sp. semblent

TABLEAU I : Caractéristiques des pontes récoltées et résultats obtenus par leur mise en élevage.

Station	N° de la ponte	Hauteur de la ponte	Date de récolte de la ponte	Date de pupaison des Drosophiles	Emergences		
					<i>Drosophila libellulosa</i>	<i>Bremia</i> sp.	<i>Trichopria</i> sp.
Mézaïé 1976	1	2,00 m	5-X-76	0	0	0	0
"	2	1,30	"	+?	0	0	23-X
"	3	1,60	"	+?	0	0	?
"	4	0,70	"	15-X	0	0	23-X
"	5	0,70	"	?	23-X	0	23-X
"	6	1,00	"	?	?	0	?
"	7	1,80	"	0	0	14-X	0
"	8	1,20	"	15-X	23-X	30-X	0
"	9	?	"	?	?	0	?
"	10	1,60/1,70	"	?	?	0	?
"	11	1,60/1,70	"	?	?	0	0
"	12	1,10	"	0	0	0	0
Mézaïé 1978	13	0,60	14-IV-78	+?	+?	+?	+?
"	14	0,30	"	0	0	+?	0
"	15	0,30	"	0	0	+?	0
"	16	0,70	"	+?	?	0	0
"	17	1,50	18-IV-78	0	0	+?	0
"	18	0,20	21-IV-78	+? *	0	0	0
"	19	1,40	"	0	0	+?	0
"	20	1,60	"	0	0	+?	0
"	21	1,00	"	0	0	+?	0
"	22	0,30	18-IV-78	0	0	+?	0
"	23	0,20	"	0	0	0	0
"	24	1,00	21-IV-78	0 *	0	0	0
"	25	1,60	"	+? *	0	0	0
"	26	1,60	"	0	0	0	0
"	27	1,80	"	0	0	+?	0
Balé	28	1,40	12-IV-78	0	0	+?	0
"	29	0,60	"	0	0	+?	0
"	30	0,90	17-IV-78	0	0	0	0
Total	-	-	-	13	9	13	6

\* Pontes sacrifiées après la pupaison, pour étude.

s'éviter mutuellement. Pour qu'il n'y ait pas évitement, il aurait fallu que plus de cinq pontes soient attaquées par les deux prédateurs à la fois, or nous n'en avons trouvé que deux. La seconde concerne le taux élevé de parasitisme de *D. libellulosa* par l'Hyménoptère *Trichopria* sp. Par contre, aucun parasite de la Cécidomyie n'a été obtenu.

La ponte de *M. aequatoris* présente beaucoup de ressemblances avec celles de certaines espèces d'Amphibiens vivant dans le même biotope. Il n'est pas totalement exclu que *D. libellulosa* puisse aussi s'y développer. Elles pourraient constituer un gîte larvaire de remplacement très efficace ce qui expliquerait la survie de la Drosophile pendant les longs mois où les Libellules ne pondent pas.

#### AFFINITÉS PHYLOGÉNIQUES ET ÉVOLUTION.

Trois espèces déjà connues appartiennent au groupe spécifique de *Drosophila simulivora* : *D. gibbinsi* AUBERTIN, 1937; *D. cogani* TSACAS & DISNEY, 1974; *D. simulivora* TSACAS & DISNEY, 1974. Une quatrième y est ajoutée avec la description de *D. libellulosa*, n. sp. La principale caractéristique de ce groupe consiste dans l'adaptation des larves à la vie aquatique, qui constitue une innovation évolutive unique jusqu'à présent dans la famille des *Drosophilidae*. Comme il a été déjà mentionné, la morphologie externe des adultes de toutes les espèces du groupe est très uniforme. Cependant, leurs génitalia permettent une identification des espèces sans ambiguïté. Ces structures ainsi que les organes de l'appareil reproducteur mâle et femelle offrent des caractères autorisant une approche à l'étude des relations phylogéniques entre ces espèces. Dans le tableau II sont donnés les résultats de leur comparaison. Certains caractères larvaires et pupaux ne figurent pas dans ce tableau à cause de la difficulté que présente leur évaluation (crochets des bourrelets locomoteurs (fig. 21 à 23), forme de certaines parties des pièces buccales, etc.).

L'examen du tableau II montre que *libellulosa* possède six caractères propres (4, 5, 8, 10, 11, 12) qui la différencient des autres espèces du groupe. Ceci n'est pas étonnant étant donné que la plupart des caractères larvaires et pupaux utilisés sont adaptatifs (indice des cornes, digitations des stigmates antérieurs, etc.). En effet, la larve de *libellulosa* est la seule à vivre dans un milieu aquatique stagnant très spécialisé, la ponte d'une Libellule, tandis que les larves des trois autres espèces du groupe vivent dans des courants d'eau

TABLEAU II

Comparaison de quelques caractères morphologiques des espèces du groupe *simulivora*.  
Les chiffres entre parenthèses sont calculés d'après les figures de Smart (1937)

N°	Caractère	<i>D. gibbinsi</i>	<i>D. cogani</i>	<i>D. simulivora</i>	<i>D. libellulosa</i>
1	hypandrium	étroit et allongé <sup>+</sup>	étroit et allongé <sup>+</sup>	presque aussi <sup>o</sup> long que large	presque aussi <sup>o</sup> long que large
2	phallus	long à extrémité <sup>+</sup>	long à extrémité <sup>+</sup>	court à extrémité très élargie <sup>o</sup>	court à extrémité très élargie <sup>o</sup>
3	"paramères"	longs et poilus <sup>+</sup>	longs et poilus <sup>+</sup>	courts avec <sup>o</sup> quelques chétules	courts et poilus <sup>o</sup>
4	testicules	inconnus	long, partie <sup>x</sup> distale (externe) de 4 à 5 spires	5 spires <sup>x</sup>	8 à 9 spires <sup>*</sup>
5	réceptacle séminal (ventral)	inconnu	long 30 à 40 <sup>x</sup> spires	long 40-50 <sup>x</sup>	très long plus de 80 spires <sup>*</sup>
6	ovipositeur	"pointu" <sup>x</sup>	"pointu" <sup>x</sup>	"arrondi"	"pointu" <sup>x</sup>
7	spermathèque	courte <sup>+</sup>	courte <sup>+</sup>	allongée <sup>o</sup>	allongée <sup>o</sup>
8	indice des "cornes" des pupes	(8) <sup>x</sup>	8,3 <sup>x</sup>	9,7 <sup>x</sup>	4,1 <sup>*</sup>
9	nombre des digitations	(33)	57 <sup>x</sup>	97	60 <sup>x</sup>
10	tégument des larves	(?)	d'aspect <sup>x</sup> "velouté"	d'aspect <sup>x</sup> "velouté"	lisse <sup>*</sup>
11	segment postérieur	(10) <sup>x</sup>	avec 10 tuber- <sup>x</sup> cules	avec 10 tuber- <sup>x</sup> cules	au plus 2 tubercules <sup>*</sup>
12	épines dorsales	non <sup>x</sup>	non <sup>x</sup>	non <sup>x</sup>	oui <sup>*</sup>

<sup>+</sup> Caractère commun à *gibbinsi* et *cogani* (4); <sup>o</sup> caractère commun à *simulivora* et *libellulosa* (4);  
<sup>\*</sup> caractère commun à deux ou trois espèces mais dans d'autres combinaisons (8); <sup>\*</sup> caractère propre à *libellulosa* (6).

souvent très rapides. Un autre fait important ressort de ce tableau, à savoir la séparation des quatre espèces en deux complexes : *gibbinsi* — *cogani* et *simulivora* — *libellulosa*. En effet, quatre caractères situés trois dans les génitalia mâles (1, 2, 3) et un dans l'appareil reproducteur de la femelle (7) sont communs sous une expression à *simulivora* et *libellulosa* et sous une autre à *gibbinsi* et *cogani*. Il est évident que ces caractères ont une valeur phylogénique plus grande puisque non adaptatifs. Ainsi, on peut considérer que *libellulosa*, tout en occupant une position à part, est proche de *simulivora* avec laquelle elle forme le complexe *simulivora*. De la même façon *gibbinsi* et *cogani* qui sont plus affines forment le complexe *cogani*. Les huit caractères qui sont communs à trois espèces ou même à deux mais dans une combinaison différente, sont indicatifs de l'homogénéité du groupe.

Le problème de la spéciation dans le groupe *simulivora* a été discuté par TSACAS & DISNEY (1974). La découverte de *D. libellulosa* apporte de nouvelles données qui permettent un plus grand développement de cette discussion. Les ancêtres du groupe étaient, sans doute, inféodés à des biotopes proches des cours d'eau. On connaît parmi les Drosophiles africaines de telles espèces qui, par ailleurs, ont une biologie conforme aux grands traits de la famille (*D. iri* BURLA et *D. fraburu* BURLA, entre autres; VOUIDIBIO, 1977). Ce rapprochement de l'eau constitue la première étape vers la spécialisation des espèces du groupe *simulivora*. L'étape suivante consiste dans l'adaptation des larves à la prédation. Toutes les espèces du groupe ont un régime alimentaire semblable : les œufs de Libellules ou les œufs et les larves néonates des Simulies et des Chironomides (SMART, 1937; TSACAS & DISNEY, 1974; DISNEY, 1975; GOUTEUX, 1976).

L'aptitude à la prédation est apparue plusieurs fois au sein de la famille des *Drosophilidae* (*Cacoxenus*, *Gitona*, *Leucophenga*, *Drosophila*, *Titanochaeta*). Dans la sous-famille des *Drosophilinae*, à laquelle appartient *D. libellulosa*, les espèces du genre *Titanochaeta* des Iles Hawaï, sont à l'état larvaire également, prédatrices d'œufs. Les femelles de ces espèces, une dizaine, déposent leurs œufs dans les pontes de certaines Araignées endémiques des Iles Hawaï. Le fait que l'occupation d'une niche analogue par des lignées phylétiques

distinctes et en des endroits très éloignés et totalement différents comme l'Afrique centrale et les Iles Hawaii, suggère que « la base génétique de cette innovation doit être largement répartie dans les populations naturelles » (CARSON, 1974). Il est légitime d'admettre également que cet événement s'est produit en Afrique à une époque beaucoup plus lointaine, étant donné l'ancienneté des peuplements africains.

L'occupation du milieu aquatique par les larves constitue l'étape ultime de la spécialisation des espèces du groupe *simulivora*. Elle représente une innovation évolutive plus importante. A cet égard, *D. libellulosa* occupe une place intermédiaire bien que celle-ci soit proche de la phase finale réalisée par les autres espèces du groupe. Pour la compréhension de cette innovation, il faut admettre que des mécanismes génétiques plus complexes ont été impliqués par rapport à ceux proposés par CARSON (1974) pour expliquer l'adaptation de trois espèces de *Drosophilidae* inféodés aux Crabes terrestres. En effet, cette adaptation n'exige qu'une modification de comportement de ponte de la femelle, l'alimentation et le mode de respiration des larves restant, par ailleurs, pratiquement le même.

Par contre, le passage de la vie aérienne à la vie dans un courant d'eau rapide implique des changements plus profonds, physiologiques et morphologiques (respiration, accrochage). Les conditions de vie dans une ponte de Libelle et dans un courant d'eau ne sont pas totalement différentes. Dans les deux cas, les larves évoluent dans un liquide, un produit gélatineux pour *libellulosa*, l'eau courante pour les autres, tous les deux posant des problèmes de respiration analogues. Le même type de stigmates pour toutes les larves du groupe montre clairement qu'il répond à la même pression sélective.

L'impossibilité actuelle d'élever ces Mouches nous prive d'une étude plus approfondie susceptible de nous fournir des éléments précieux pour la compréhension et peut-être l'explication d'événements évolutifs très importants tels que le changement du régime alimentaire et le passage de la vie aérienne à la vie aquatique des larves.

#### REMERCIEMENTS

Le Professeur J. DAVID a bien voulu lire et commenter le manuscrit de ce travail; ses critiques ont été très constructives, nous le remercions très amicalement.

Nous remercions également les Drs HARRIS de Londres et HUGGERT de Umea pour la détermination des Cécidomyies et des Diapriides ainsi que Mme M.-T. CHASSAGNARD et M. G. HODEBERT pour l'exécution des dessins. Mmes F. BIZOT et N. SIMON ont beaucoup contribué à la bonne présentation de l'ensemble du texte, nous les remercions bien vivement.

#### BIBLIOGRAPHIE

- CARSON, H. L., 1974. — Three flies and three islands : Parallel evolution in *Drosophila*. — *Proc. natn. Acad. Sci. USA.*, 71 (9), p. 3517-3521.
- DISNEY, R. H. L., 1975. — *Drosophila gibbinsi* larvae also eat *Simulium*. — *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 69 (3), p. 365-366.
- GOUTEUX, J. P., 1976. — Nouveau gîte, données éthologiques et morphologiques pour une *Drosophile* aquatique du groupe *simulivora* TSACAS et DISNEY, 1974 : *Drosophila gibbinsi* Aubertin, 1937 (Diptera : *Drosophilidae*). — *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 282, Série D, p. 2191-2194.
- ILLIES, J. et BOTOSANEANU, L., 1963. — Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. — *Mitt. int. Verein. Theo.-angew. Limnol.*, 12 : 1-57.
- LEGRAND, J., 1979. — Morphologie, Biologie et Écologie de *Malgassophlebia aequatoris*, n. sp. nouveau *Tetra-theminae* du Gabon (*Odonata* : *Libellulidae*). — *Revue fr. ent.*, (N.S.) 1, p. 3-12.
- OKADA, T., 1968. — Systematic study of the early stages of *Drosophilidae*. — *Tokyo*, 180 p.
- SMART, J., 1937. — On the larva and pupa of *Drosophila gibbinsi* AUB. — *Proc. r. ent. Soc. Lond.*, (B) 6, p. 70-72.
- TSACAS, L. et DISNEY, R. H. L., 1974. — Two new african species of *Drosophila* (Diptera, *Drosophilidae*) whose larvae feed on *Simulium* larvae (Dipt. : *Simuliidae*). — *Tropenmed. Parasit.*, 25 (3), p. 360-377.
- VOUIDIBIO, J., 1977. — Biologie évolutive et écophysiologie comparée de deux espèces de *Drosophiles* africaines *Drosophila iri* et *D. fraburu* (Diptères - *Drosophilidae*). Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Université Claude Bernard, Lyon.