

AUG 22 1981

7 4

*Annls Soc. ent. Fr.* (N. S.) 15 (3), 1979, 589 à 603

✓ LA RADIATION AFRICAINE  
DES *LISSOCEPHALA* INFÉODÉES AUX *FICUS*  
(DIPT. *DROSOPHILIDAE*)

PAR

Léonidas TSACAS (\*) (\*\*), Daniel LACHAISE (\*\*)

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

(\*\*) Laboratoire de Biologie et Génétique évolutives du C.N.R.S., F 91190 Gif-sur-Yvette.

## SUMMARY

All the African members of the genus *Lissocephala* are obligatory fig-breeders while those of the Oriental region are not. The intense radiation of *Lissocephala* which occurred in the Afro-tropical region is expected to have been a consequence of the coevolution between the *Ficus*, their pollinator fig-wasps and the *Lissocephala*. Each *Ficus* yields an array of *Lissocephala* species displaying different degrees of *Ficus* specialization patterns. Male genitalia, eggs, mature larvae and pupae are described here for the first time for the African species. Hence, the taxonomy of the genus is revised and two species groups are distinguished according to male genitalia patterns. Three new species from the Ivory Coast and Senegal are also described and a key for the identification of the African species is given.

## RÉSUMÉ

A la différence des espèces orientales, les espèces africaines du genre *Lissocephala* sont inféodées aux *Ficus*. La radiation importante des *Lissocephala* africaines est considérée comme le résultat de la coévolution entre les *Ficus*, leurs Hyménoptères pollinisateurs et les *Lissocephala*. Chacune des espèces de *Ficus* héberge diverses espèces de *Lissocephala* lesquelles montrent différents degrés de spécialisation. Les génitalia des mâles, l'œuf, la larve mature et la pupa de quelques espèces africaines sont décrits pour la première fois. La taxinomie du genre est révisée et deux groupes d'espèces sont distingués d'après les caractères des génitalia mâles. Trois nouvelles espèces de la Côte-d'Ivoire et du Sénégal sont décrites et une clé de détermination des espèces africaines est donnée.

MOTS-CLÉS : *Drosophilidae*, *Lissocephala*, *Ficus*, Afrique, radiation, coévolution, biologie, stades préimaginaux, taxinomie, espèces nouvelles.

Le genre *Lissocephala* a été créé par MALLOCH (1929) pour une espèce africaine de Rhodésie (*L. unipuncta*) récoltée sur des figes. Depuis, cinq autres espèces de ce continent ont été décrites (DUDA, 1940; BURLA, 1954; TSACAS & CHASSAGNARD, 1977). Dans les régions orientale et australienne, trois espèces décrites initialement dans le genre *Drosophila* ont été transférées à *Lissocephala* et trois autres ont été découvertes plus récemment (WHEELER & TAKADA, 1964; BÄCHLI, 1973a, 1973b; OKADA, 1977).

Poursuivant notre étude des Drosophilides inféodés aux *Ficus* africains (1), nous donnons ici la description de trois espèces nouvelles de *Lissocephala* obtenues des sycones (inflorescences cryptiques) de *Ficus capensis* et *Ficus gnaphalocarpa*. Les implications de

---

Manuscrit reçu le 15-III-1978, accepté le 29-V-1979.

(1) Travail effectué dans le cadre de la R.C.P. 318.

la reproduction obligatoire dans les sycones de *Ficus* sont discutées ainsi que certains aspects de l'évolution, de la biologie, de la morphologie et de la taxinomie du genre *Lissocephala*. Les caractéristiques démographiques liées à l'exploitation de ces gîtes larvaires spécialisés et dont la distribution est discontinue font l'objet d'un autre travail (LACHAISE & TSACAS, sous-presse).

## RADIATION

Le genre *Lissocephala*, dans son acception actuelle, a une répartition paléotropicale. A ce jour, 8 espèces sont connues d'Afrique, dont trois décrites ici, et probablement 9 si *L. punctipennis* DUDA se révèle être une *bona species* et non un synonyme de *L. unipuncta* MALLOCH. Ce nombre, déjà élevé, est très inférieur au nombre d'espèces existant sur ce continent. Un examen de plusieurs centaines de spécimens a permis la reconnaissance de plus d'une vingtaine d'espèces nouvelles habitant l'Afrique occidentale et une partie de l'Afrique centrale. Il est symptomatique que chaque nouveau matériel examiné comprend des espèces inédites. L'étude de toutes ces espèces exige un travail minutieux et long en raison de l'existence de nombreuses formes affines. La présence, très probable, d'espèces jumelles, incite également à une grande prudence. Cette situation est inattendue pour un genre considéré comme le plus primitif de la famille des *Drosophilidae*. Il n'y a aucune raison de penser que cette spéciation explosive a été limitée à l'Afrique occidentale. Il paraît aussi invraisemblable qu'une seule espèce existe en Afrique de l'Est et du Sud : *L. unipuncta*, qui habite également l'île de La Réunion.

L'inféodation des espèces de *Lissocephala* aux *Ficus* est propre au continent africain et ne se retrouve dans aucune autre région de l'aire de distribution paléotropicale de ces *Drosophilides*. Dans les régions orientale et australienne, six espèces sont actuellement incluses dans le genre *Lissocephala*. L'une d'elles, *L. powelli*, qui vit dans les îles Christmas (océan Indien), se développe en association commensale obligatoire avec les crabes terrestres (CARSON & WHEELER, 1973). On est de ce fait en droit de supposer que la colonisation des *Ficus* a précédé la spéciation du genre *Lissocephala* en Afrique tropicale. Une fois le transfert écologique sur les *Ficus* accompli, ces deux genres ont dû évoluer parallèlement.

L'absence remarquable d'hybridation naturelle entre les *Ficus* sauvages endémiques (HILL, 1967) jointe à leur type de distribution par îlots, à l'échelle locale comme à l'échelle géographique, ont fait de cette coévolution un puissant moteur de spéciation allopatrique (LACHAISE, 1977, 1979). Si la radiation des *Lissocephala* est liée à la spéciation du genre *Ficus*, il faut s'attendre à ce qu'un grand nombre d'espèces de *Lissocephala* soit découvert au fur et à mesure que s'effectuera la prospection des nombreuses espèces de *Ficus*. Selon BERG (comm. pers.), il n'existerait pas moins de 181 espèces de *Ficus* dans la région afro-tropicale, dont 70 à 80 pour la seule Afrique occidentale.

## BIOLOGIE

L'association des *Lissocephala* africaines avec les *Ficus* a été signalée dès la description de *L. unipuncta* par MALLOCH (1929). BURLA (1954) et BURUGA & OLEMO (1971) ont apporté de nouvelles données à ce sujet. Cependant, ce n'est que récemment que le caractère obligatoire de cette association a été prouvé, l'oviposition et le cycle larvaire des *Lissocephala* à l'intérieur du sycone immature décrits (LACHAISE, 1977).

Trop engagées dans l'impasse évolutive de la spécialisation, les *Lissocephala* étaient condamnées à contourner ces défenses ou à disparaître. Les génotypes des *Lissocephala*, ayant réussi à contourner les défenses des *Ficus*, exerçaient alors à leur tour une pression sélective favorisant les génotypes de *Ficus* porteurs de nouveaux moyens de défense. Cette surenchère sélective nommée coévolution, aurait laissé des témoins de chacune de ses étapes : si les espèces de *Lissocephala* sont en effet toutes inféodées aux *Ficus*, elles le sont à des degrés divers. On observe dans ce genre tous les stades depuis une dépendance certaine mais facultative vis-à-vis du genre *Ficus* jusqu'à une relation de spécificité stricte. Ainsi, *Lissocephala sanu* se reproduit non seulement sur de nombreux *Ficus* mais aussi,

bien que très occasionnellement, sur d'autres substrats comme les fruits de la Caesalpiniacée *Detarium senegalense* ou ceux de la Rubiacée *Nauclea* sp. dans la zone forestière de la Côte-d'Ivoire. A l'autre extrême de ce gradient de spécialisation, la coévolution aurait conduit l'espèce de *Lissocephala* dans une relation de spécificité stricte comme celle liant *L. disjuncta* à *Ficus capensis*. Entre les deux extrêmes se placeraient tous les cas intermédiaires avec une dépendance pour un plus ou moins grand nombre d'espèces de *Ficus*.

Le cycle biologique des *Lissocephala* a été étudié chez *L. disjuncta* (LACHAISE, loc. cit.) aussi n'est-il pas exclu que seules les *Lissocephala* manifestant une relation de spécificité pour leur *Ficus*-hôte se reproduisent dans la cavité close du sycone immature. Les espèces les moins spécialisées pourraient se développer plus tardivement dans le parenchyme de la paroi syconiale comme c'est le cas des *Drosophila* et des *Zaprionus* des figues. Cette hypothèse, qui mérite confirmation, est néanmoins confortée par les arguments suivants : chaque espèce de *Ficus* n'héberge pas une seule et unique espèce de *Lissocephala* mais un cortège d'espèces; six espèces de *Lissocephala* (*ambigua*, *couturieri*, *disjuncta*, *juncta*, *sanu*, nov. sp. A) cohabitent ainsi dans les sycones de *Ficus capensis* de Lamto au cours d'une même fructification (Tableau I).

TABLEAU I

Émergences des *Lissocephala* à partir des figues d'un arbre de *Ficus capensis* (Moracée) dans une savane à *Imperata* de Lamto (Côte-d'Ivoire).

Espèce figue n°	Groupe <i>sanu</i>		Groupe <i>juncta</i>			Non classée <i>Lissocephala</i> n.sp.A	Émergences par figue	Nombre d'espèces	Nombre des groupes d'espèces
	<i>sanu</i>	<i>couturieri</i>	<i>disjuncta</i>	<i>juncta</i>	<i>ambigua</i>				
1	1	1	1				1	1	1
2	1	1					2	2	1
3		2	2				4	2	2
4	2	4	4	1			11	4	2
5		5	8		1	1	15	4	3
6		1					1	1	1
7	3	4					7	2	1
8	1	3	1				5	3	2
9	1			1			2	2	2
10		3					3	1	1
11			1				1	1	1
12		1	1				2	2	2
Total	8	24	18	2	1	1	54	6	3
%	14,81	44,44	33,33	3,70	1,86	1,86			
Total par groupe	32		21			1			
%	59,26		38,88			1,86			

La probabilité qu'a une larve de *Lissocephala* pénétrant la cavité syconiale de rencontrer au hasard une larve appartenant à une espèce différente est d'après le calcul proposé par HULBERT (1971) :

$$PRI = [N/N-1] [1 - \sum_{i=1}^s (Ni/N)^2] = 0,68$$

où PRI est la probabilité de rencontre interspécifique, Ni le nombre d'individus de la ième espèce, s le nombre d'espèces et  $N = \sum_{i=1}^s Ni$ . PRI serait nulle si toutes les larves rencontrées appartenaient à la même espèce que la larve pénétrant le sycone en dernier, et égale à l'unité si elles appartenaient toutes à des espèces différentes. On obtient donc une valeur relativement élevée de probabilité de rencontre interspécifique. Celle-ci est à mettre en relation avec la corrélation positive et hautement significative existant entre le nombre d'espèces et le nombre d'individus cohabitant dans une seule et même figue ( $r = 0,88$  avec un coefficient de sécurité de 99 % en dépit d'un petit nombre de degrés de liberté = 11). De la même façon, le nombre de groupe d'espèces (tels qu'ils sont définis plus loin dans ce

travail) cohabitant dans une seule et même figue est lui aussi corrélé positivement et de façon hautement significative ( $r = 0,81$ ;  $p = 0,01$ ; d. l. = 11) avec le nombre d'espèces présentes par figue. Le degré de coexistence peut donc s'accroître pourvu que le degré de parenté entre espèces diminue (fig. 1).

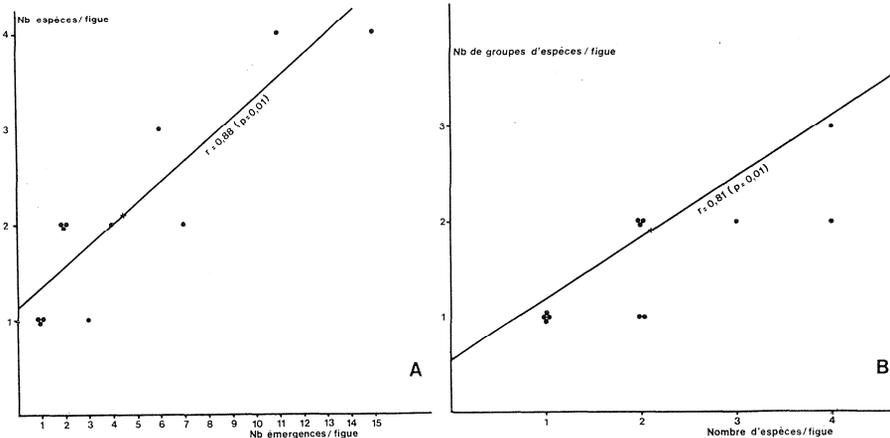


FIG. 1, A : Régression du nombre d'espèces se reproduisant dans un seul et même sycone sur le nombre des émergences, B : Régression du nombre de groupes d'espèces par figue sur le nombre d'espèces. Sycones de *Ficus capensis* à Lamto (Côte-d'Ivoire).

*Sycones*

Deux interprétations pourraient expliquer ce remarquable phénomène de coexistence interspécifique : il pourrait être dû à un mécanisme de « facilitation » qui est le contraire même de la compétition. Il y a facilitation lorsque 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 ressources (Bos & coll., 1977). En réalité, la coexistence semble davantage justifiée par la succession des pontes des espèces de *Lissocephala* au cours du développement floral du sycone. Bien que ne correspondant pas à la succession des pontes, puisque interviennent des temps de développement et d'immaturité sexuelle adultes différentiels d'une espèce à l'autre, la succession des émergences la suggère (fig. 2). Les six espèces de *Lissocephala* du *Ficus capensis* de Lamto constituent un gradient de spécialisation. Les espèces *Ficus*-spécifiques pondraient sur la figue immature avant les espèces les moins *Ficus*-dépendantes dont les pontes les plus tardives pourraient même chevaucher le début de la phase mature du sycone.

En réalité, le système coévolutif impliquant les *Ficus* et les *Lissocephala* est plus complexe car il fait intervenir un troisième facteur et non le moindre puisqu'il s'agit des pollinisateurs obligatoires des *Ficus* africains, les *Ceratosolen* (Chalcidoidea, Agaonidae). La pollinisation des fleurs tapissant la cavité interne des figes ne peut se réaliser que par l'intermédiaire des femelles de ces Agaonides. La relation de spécificité est si poussée entre chaque espèce de *Ficus* et son espèce d'Agaonide pollinisatrice, qu'elle se traduit par de spectaculaires coadaptations morphologiques et comportementales (WIEBES, 1963; GALIL & EISIKOWITCH, 1969, 1974; RAMIREZ, 1969, 1970; GALIL & SNITZER-PASTERNAK, 1970; GALIL & coll., 1973a). La coévolution des Agaonides et de leurs *Ficus*-hôtes est certainement une des plus remarquables qui soient connues.

L'hypothèse que nous avançons est que les *Lissocephala Ficus*-spécifiques « miment » par leurs comportements, leurs stratégies démographiques, leurs capacités de dispersion et leur phénologie, les Agaonides pollinisateurs. Entre les exigences de la pollinisation et celles de la défense contre les insectes phytophages, la sélection n'a pu que retenir un compromis. Elle ne pouvait en effet favoriser un système de défenses qui aurait affecté

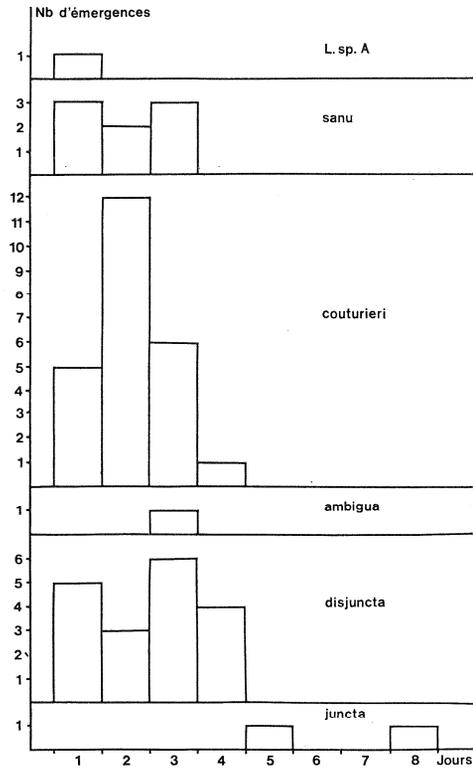


FIG. 2, Succession des émergences des espèces de *Lissocephala* coexistant dans le sycone de *Ficus capensis* à Lamto.

### GENRE LISSOCEPHALA

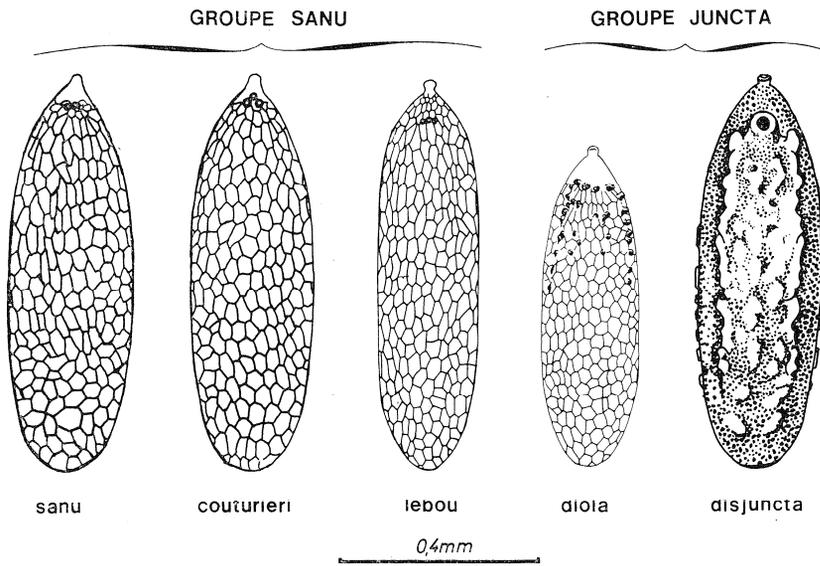


FIG. 3, Les œufs de cinq espèces de *Lissocephala*.

indifféremment non-pollinisateurs et pollinisateurs et dans le même temps favoriser un système d'attraction de ces derniers. En conséquence, la façon la plus efficace de contourner les systèmes de défense des *Ficus* était de « mimer » les pollinisateurs obligatoires.

Or, que constate-t-on ? :

1° L'Agaonide (femelle adulte) et le Drosophilide (larve de premier stade nouvellement éclos) pénètrent à l'intérieur de la cavité close du sycone au même moment, à savoir à la fin de la phase femelle du développement syconial. Le comportement de pénétration de l'ostiole, lequel est obturé par un épais bouchon de bractées étroitement imbriquées (défense mécanique), est sans doute le résultat d'une longue coévolution entre les deux types d'insectes et le *Ficus*. Précisons que les femelles de *Ceratosolen* et les larves de *Lissocephala* ne perforent aucunement l'ostiole; sinon l'atmosphère interne de la cavité syconiale subirait une décompression brutale en particulier de son gaz carbonique dont le taux peut atteindre 10 % (GALIL & coll., 1973b). Ni les graines, ni les pollinisateurs, ni les Drosophilides ne pourraient alors achever leur développement. Les femelles d'Agaonides et les larves de *Lissocephala* utilisent les bractées ostiolaires comme autant de « sas » qui se referment derrière elles. La cavité syconiale n'est jamais en contact avec l'atmosphère externe tant que les mâles d'Agaonides n'auront pas percé de tunnels de sortie libérant ainsi leurs femelles et du même coup l'ensemble du microcosme, sycophiles secondaires et *Lissocephala* prêtes à s'empurer.

2° Les temps de développement de la nouvelle génération d'Agaonides issue de la ponte de la femelle colonisatrice et celui des larves de *Lissocephala* sont sensiblement égaux. L'un et l'autre étant par ailleurs synchrones avec la durée de la phase interflorale laquelle est caractéristique de chaque espèce de *Ficus* (RAMIREZ, 1974).

3° La sortie du sycone s'effectue chez l'un et l'autre Insecte à la fin de la phase mâle du développement floral, lorsque les fleurs à style long se sont transformées en graines et que les fleurs mâles ont atteint la maturité.

4° Le fort pouvoir de dispersion et la grande « maille » d'exploitation du milieu, liés à la recherche des îlots discontinus de *Ficus* susceptibles de porter des figues au bon stade d'immaturité, sont nécessairement identiques chez la *Ceratosolen* et la *Lissocephala* spécifiques d'un *Ficus* donné.

5° Les caractéristiques démographiques obéissent chez les deux Insectes à des stratégies de même nature : immaturité sexuelle de la femelle adulte prolongée et effort de reproduction différé permettant de convertir les ressources dans des déplacements à la recherche de sites de ponte favorables avant de les convertir dans la production de descendants.

## STADES PRÉIMAGINAUX

L'élevage des *Lissocephala* sur les milieux standards à Drosophiles est très difficile. L'obtention de la ponte n'est réalisable que sous certaines conditions et les larves néonates meurent généralement au stade où, dans la nature, elles pénètrent les sycones. Sur des dizaines d'essais, l'émergence des adultes de la première génération (F1) n'a été obtenue qu'une seule fois chez *L. lebou* n. sp. La larve et la pupe de cette espèce sont décrites ici.

ŒUF. — Les œufs de cinq espèces africaines sont connus, leur caractéristique principale est l'absence des filaments (fig. 3).

Le chorion est très différent d'une espèce à l'autre, mou, lisse et couvert des « cellules » hexagonales habituelles chez *L. sanu*, *L. lebou* et *L. couturieri*, il devient dur et orné de sculptures, protubérances et tubercules, peu nombreuses chez *L. diola* et entièrement couvert de ces sculptures chez *L. disjuncta*. L'œuf de l'espèce orientale *Lissocephala powelli*, dépourvu d'ornementation sur le chorion est en revanche muni de 11 à 14 filaments disposés en ellipse (CARSON & WHEELER, 1973).

Les groupes d'espèces définis au sein du genre *Lissocephala* selon des critères morphologiques (voir plus loin) semblent bien correspondre à des degrés différents de spécialisation pour les *Ficus*. Par leur structure chorionique, les œufs sont de remarquables indi-

cateurs de ce degré de spécialisation. Les œufs lisses caractérisent les espèces les moins spécialisées et les œufs ornementés les espèces les plus spécialisées.

LARVE.— Larve du stade III : mince, effilée postérieurement; longueur : 4 mm; largeur dans sa partie médiane : 0,6 mm. Tégument lisse, blanc, mat, transparent. Plus ou moins nettement segmentées, les différentes régions s'identifient sans ambiguïté : une « tête » rétractile, trois segments thoraciques et huit segments abdominaux. La partie antérieure s'amincit progressivement, tandis que la partie postérieure se prolonge dorsalement par un long tube télescopique portant les stigmates, la partie terminale de ce tube étant sclérotinisée.

La « tête » rétractile porte l'ouverture buccale d'où sortent les crochets buccaux et deux paires d'organes sensoriels. L'armature buccopharyngienne se trouve à l'intérieur des segments thoraciques. Crochets buccaux forts, pointus, sans dents sur le bord inférieur, cela les place à l'intérieur du type A défini par OKADA (1963) qui est largement répandu dans la sous-famille des *Steganinae*. Pièce en H sans caractère particulier, pièce basale avec des branches inférieure et supérieure subégales; la branche supérieure de l'apophyse aussi longue que la pièce en H.

Des trois segments thoraciques seul le troisième porte sur sa partie antérieure une striure transversale. Les segments abdominaux présentent sur le côté antéro-ventral des bourrelets locomoteurs à peine différenciés portant des rangées plus ou moins régulières de denticules. Le dernier segment se prolonge dorsalement par un tube télescopique portant les stigmates postérieurs et ventralement, près du bourrelet locomoteur, l'anus s'ouvre au milieu d'une large plaque anale. Des tubercules habituels des larves de *Drosophilidae*, seuls les ventraux et les siphonaux sont visibles.

PUPARIUM.— Mince, en forme de tonnelet brusquement rétréci postérieurement et de couleur jaune paille. Côté dorsal finement ridé, avec absence totale de denticules, type I d'OKADA (1968). Côté ventral plus fortement strié, les bourrelets locomoteurs de la larve et leurs denticules se laissent à peine deviner. Le dernier segment est contracté et fortement ridé, de sorte que les tubercules habituels sont difficiles à localiser.

Stigmates antérieurs très courts avec 5 à 6 digitations disposées en éventail. Cette disposition, la plus simple existant chez les *Drosophilidae*, correspond au type C de OKADA (1968). On la retrouve dans différents genres comme *Leucophenga*, *Scaptomyza* et *Drosophila*, elle est aussi largement répandue parmi les espèces des îles Hawaii (THROCKMORTON, 1966). Le puparium de *L. powelli* de l'île Christmas (Océan Indien) diffère sensiblement de celui décrit ici surtout par sa forme générale, plus effilée en arrière.

## TAXINOMIE

La morphologie du genre *Lissocephala* n'est connue que par la définition du genre et les descriptions des espèces. Seuls WHEELER & TAKADA (1964), avaient jusqu'à présent figuré des génitalias à l'occasion de la description de deux espèces de Micronésie. Plus loin sont figurés, pour la première fois, les génitalias des trois espèces africaines qui, comparés avec les génitalias des espèces micronésiennes, montre d'importantes différences. Toutes les espèces africaines ont en commun cinq caractères : l'avancement du front, en forme de visière, au-dessus des premiers articles des antennes; la présence des taches brunes sur l'aile; l'absence d'un phallus sclérotinisé; les structures particulières des paramères postérieurs qui affectent le fonctionnement des génitalias; la faculté qu'ont les derniers segments abdominaux de la femelle et l'ovipositeur à se télescoper.

L'ensemble de ces caractères morphologiques constitue une définition du genre beaucoup plus précise que celle donnée par MALLOCH (1929).

La famille des *Drosophilidae* est divisée en deux sous-familles; *Steganinae*, la plus primitive, et *Drosophilinae*, la plus évoluée. Ce schéma proposé depuis très longtemps (v. in OKADA, 1956 un bref historique de la division de la famille) est accepté d'une façon générale. De la même façon, l'appartenance de *Lissocephala* à la sous-famille des *Drosophilinae* ne semblait pas poser de problèmes. Or, selon THROCKMORTON (1975) ce genre

serait le plus primitif des *Drosophilidae*. Cette contradiction, le genre le plus primitif de la famille appartenant à la sous-famille la plus évoluée, mérite un examen plus approfondi. Le classement des *Lissocephala* parmi les *Drosophilinae* est dû au fait qu'ils présentent les deux caractères taxinomiques principaux qui caractérisent cette sous-famille, à savoir : cellules discale et basale postérieure de l'aile confluentes, soies prescutellaires du mésonotum non développées. Il n'était pas tenu compte de caractères beaucoup plus importants comme ceux offerts par les génitalia mâles et femelles. La solution du problème de phylogénie posé par *Lissocephala* ne peut être résolue que par une étude minutieuse des genres primitifs de la famille. THROCKMORTON (loc. cit.), devant la contradiction signalée plus haut, fait sortir *Lissocephala* d'une radiation primitive antérieure à celle qui a donné naissance aux *Steganinae*. Cependant, pour transcrire cette situation dans le système de classification de la famille des *Drosophilidae*, il faudrait rattacher *Lissocephala* à la sous-famille des *Steganinae* ou bien créer une nouvelle sous-famille pour ce genre.

Les espèces africaines du genre peuvent être séparées en deux groupes principalement sur la base de la conformation du bord postérieur de l'épandrium et la forme des forceps.

✓ GROUPE *sanu* NOV.

Présence d'une expansion digitale au tiers inférieur du bord postérieur de l'épandrium, bord inférieur de celui-ci plus ou moins modifié en « patin »; forceps très petits portant de longues soies.

Espèces du groupe : *sanu* BURLA, *couturieri* n. sp., *lebou* n. sp.

✓ GROUPE *juncta* NOV.

Absence d'une telle expansion digitale, bord inférieur de l'épandrium non modifié, parfois simplement épaissi; forceps relativement plus développés portant de fortes épines,

Espèces du groupe : *juncta* TSACAS & CHASSAGNARD, *disjuncta* TSACAS & CHASSAGNARD, *ambigua* TSACAS & CHASSAGNARD, *diola* n. sp.

L'identité des espèces *L. unipuncta* MALLOCH et *L. punctipennis* DUDA, considérées comme synonymes, n'est pas connue avec précision. La description de la première espèce à partir de femelles ne permet pas sa reconnaissance; même l'examen de l'holotype et du paratype n'a pas été concluant. L'image offerte par la tache alaire ne suffit pas à la caractériser; en effet, nous avons trouvé trois espèces différentes ayant la même tache alaire.

Quant à *L. punctipennis*, la description originale donnée par DUDA (1940) est insuffisante pour classer cette espèce dans l'un des deux groupes ci-dessus. L'unique spécimen, de sexe non précisé, de la collection de Bezzi, récolté par MUNRO, n'a pas pu être retrouvé malgré nos recherches. D'après l'image de l'aile donnée par l'auteur, elle pourrait être différente de *L. unipuncta*. *Lissocephala* n. sp. A (tableau I et fig. 2) n'est pas encore décrite faute de matériel suffisant, elle n'appartient cependant à aucun des deux groupes définis ici et rejoint les deux espèces précédentes parmi les non classées.

CLÉ DE DÉTERMINATION DES ESPÈCES AFRICAINES

- |   |   |                                    |
|---|---|------------------------------------|
| 1 | Aile : deuxième section de la costale bordée de brun, cellule correspondante plus ou moins rembrunie, tache apicale couvrant toute la longueur ou une partie de la troisième section de la costale..... | 2                                  |
| — | Aile : deuxième section de la costale non bordée de brun, cellule correspondante entièrement claire, tache apicale couvrant entre la moitié et les 2/3 de la troisième section de la costale .....      | 6                                  |
| 2 | Tache apicale s'étendant sur toute la longueur de la troisième section de la costale .....  | 3                                  |
| — | Tache apicale ne couvrant pas toute la longueur de la troisième section de la costale .....   | 4                                  |
| 3 | Bord de la tache apicale droit, cellule costale à peine rembrunie le long de la costale, indice costal $\approx 1$ .....  | <i>sanu</i> BURLA                  |
| — | Bord de la tache apicale formant un angle, cellule R1 largement rembrunie le long de la costale, indice costal = 1,3.....   | <i>juncta</i> TSACAS & CHASSAGNARD |

- 4 Tache apicale étroite, atteignant les 2/5 de la 3<sup>e</sup> section de la nervure costale, son bord légèrement courbé, cellule R1 avec une étroite bande brune le long de la costale. Génitalia fig. 4..... *couturieri* n. sp.  
 — Tache apicale large, son bord forme un angle et touche en partie la nervure r 4 + 5.... 5
- 5 Cellule R1 très légèrement rembruni, son tiers apical entièrement rembruni; 8 rangées d'acrosticales; scutellum entièrement jaune.. *ambigua* TSACAS & CHASSAGNARD  
 — Cellule R1 avec une bande relativement étroite le long de la costale; 10 rangées d'acrosticales; scutellum légèrement rembruni..... *disjuncta* TSACAS & CHASSAGNARD
- 6 Tache transversale entre la costale et la r2 + 3 sous la <sup>break</sup> cassure distale de la costale; pas de taches brunes à l'intérieur du triangle ocellaire. Génitalia fig. 6 *diola* n. sp.  
 — Pas de tache semblable; triangle ocellaire avec trois taches brunes. Génitalia fig. 5..... *lobou* n. sp.  
 (*L. unipuncta* peut entrer ici).

DESCRIPTION DES ESPÈCES NOUVELLES

*Lissocephala couturieri* n. sp.

(Fig. 4)

Espèce avec la tête, le thorax et les pattes entièrement jaune clair; abdomen sombre à reflets cuivrés ou verts selon l'angle d'observation; pilosité du corps claire.

Mâle. Tête : soies jaunes; or 1 et or 3 sensiblement égales, or 2 réduite à un chétule situé plus près d'or 1. Le triangle ocellaire est petit et mal délimité. Soies postverticales courtes, convergentes, à peine croisées. Yeux glabres de couleur lie de vin. Antennes jaunes, arista avec 5 cils supérieurs et 2 inférieurs en plus de la fourche terminale. Carène triangulaire. Joues à bord rembruni. Une forte soie orale courbée vers l'intérieur et vers le haut. Palpes jaunes avec une rangée de 3 à 4 forts poils sur le bord ventral.

Thorax : chétotaxie normale, 8 rangées d'ac. Tibia de la patte antérieure avec une très petite soie préapicale, tibia de la patte intermédiaire avec une soie préapicale et une forte et longue soie apicale, tibia de la patte postérieure avec une longue et fine soie préapicale. Ailes allongées, claires avec les nervures d'un jaune pâle. Taches alaires : cellule R2 + 3 avec une tache apicale couvrant les 2/5 de la 3<sup>e</sup> section de la nervure costale, cellule R1 avec un rembrunissement étroit, le long de la 2<sup>e</sup> section de la nervure costale, qui se prolonge, atténué, sous l'apex de la r1; cellule costale entièrement brune. Balanciers jaunes.

Abdomen noir avec des reflets cuivrés ou verts selon l'angle d'observation. Premier tergite jaune. Deuxième tergite avec une tache jaune médiane en forme de coin. Pilosité des tergites fine, longue et éparse.

Indices : largeur de la tête : largeur du front = 2,05; front, largeur : hauteur 1,1; soies orbitales, or 1 : or 2 = 4; or 1 : or 3 = 0,8; arista = 1,6; soies sternopleurales = 0,84 (0,82 - 0,86); soies scutellaires, a : p = 0,94 (0,93 - 0,95); œil : joue = 7,0; ailes : c = 1,31 (1,19 - 1,43); 4 v = 1,64 (1,55 - 1,79); 4 c = 0,75 (0,72 - 0,79); 5x = 0,91 (0,86 - 1,0); ac = 3,51 (3,13 - 3,83); frange c3 en % = 97,63 % (96 % - 100 %); longueur : largeur = 2,90 (2,78 - 3,04).

Femelle semblable au mâle. Indices : ailes : c = 1,31 (1,23 - 1,35); 4v = 1,55 (1,50 - 1,57); 4c = 0,79; 5x = 0,87 (0,75 - 1,0); ac = 3,40 (3,25 - 3,71); frange c3 en % = 97,43 % (96,15 % - 100 %); longueur : largeur = 2,72 (2,69 - 2,75).

Longueur du corps ♂ : 2,2 - 2,6 mm; aile : 2,3 mm.

Longueur du corps ♀ : 2,3 - 2,8 mm; aile : 2,4 mm.

Organes périphalliques (fig. 4a, b) : épandrium étroit dans son tiers supérieur, bord inférieur transformé en « patin », dans le tiers inférieur de son bord postérieur existe un processus pointu présentant une échancrure préapicale inférieure; quelques chétules sur sa partie dorsale et le long des 2/3 supérieurs de son bord postérieur, sur le tiers inférieur deux groupes de 3 ou 4 soies de longueur inégale. Forceps petits portant chacun 5 à 7 petites soies. Plaques anales poilues à extrémité inférieure pointue.

Organes phalliques (fig. 4c, d) : hypandrium allongé, sans séparation nette entre le novasternum et son phragme. Soies paramédianes très latérales. Paramères antérieurs allongés avec une rangée de 7 chétules dans le prolongement desquels existe une petite protubérance. Paramères postérieurs en forme de haricot, plus larges dans leur moitié apicale. Phallapodème long et large.

Holotype ♂, allotype ♀ et une série de paratypes 6 ♂ et 11 ♀ éclos au laboratoire à partir de larves sorties des fruits de *Ficus capensis* récoltés à Lamto, près de Toumodi, Côte-d'Ivoire le 22-II-1978 par R. Vuattoux. Muséum de Paris.

Taxinomie : groupe *sanu*.

Biologie : obtenue des figues de *Ficus capensis*.

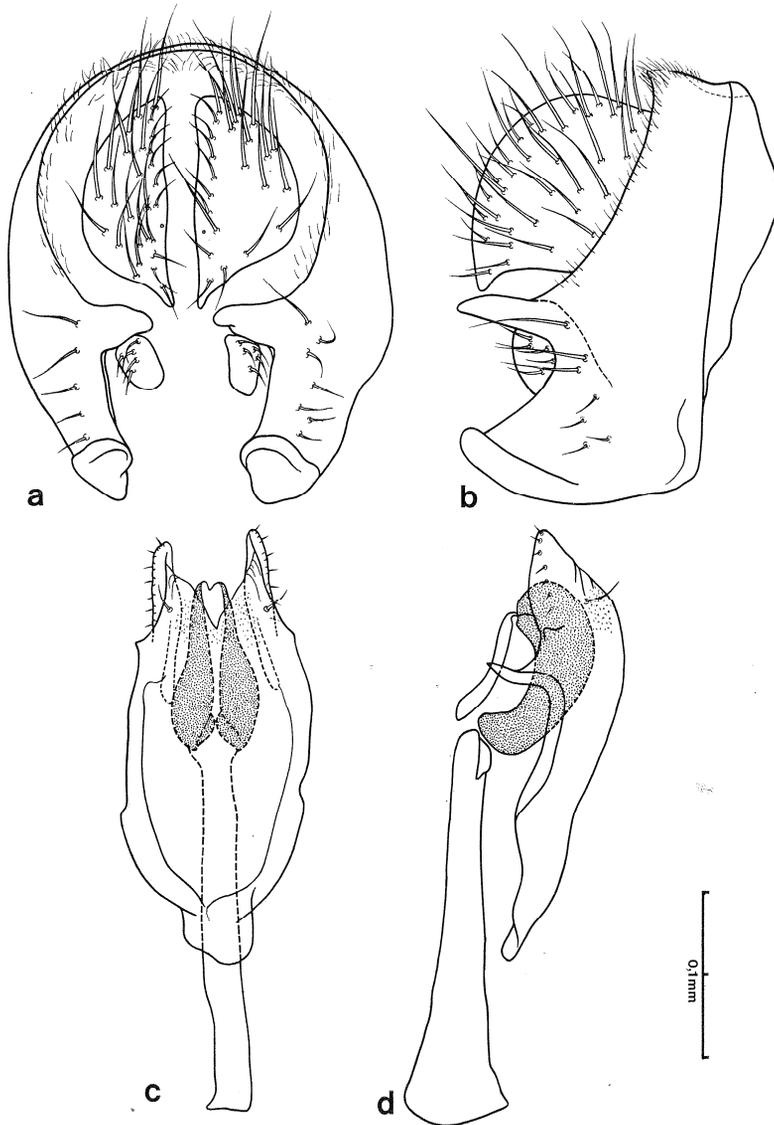


FIG. 4. *Lissocephala couturieri* n. sp. - a, organes périphalliques en vue caudale : épandrium, forceps, plaques anales; b, *id.* en vue latérale; c, organes phalliques en vue ventrale : hypandrium, paramères, « phallus »; d, *id.* en vue latérale.

Répartition géographique : Côte-d'Ivoire.

Espèce dédiée à notre collègue et ami G. COUTURIER de l'O.R.S.T.O.M.

✓ *Lissocephala lebou* n. sp.

(Fig. 5)

Espèce avec la tête, le thorax et les pattes entièrement jaune clair, abdomen brunâtre à reflets verdâtres ou cuivrés selon l'angle d'observation, pilosité et soies du corps

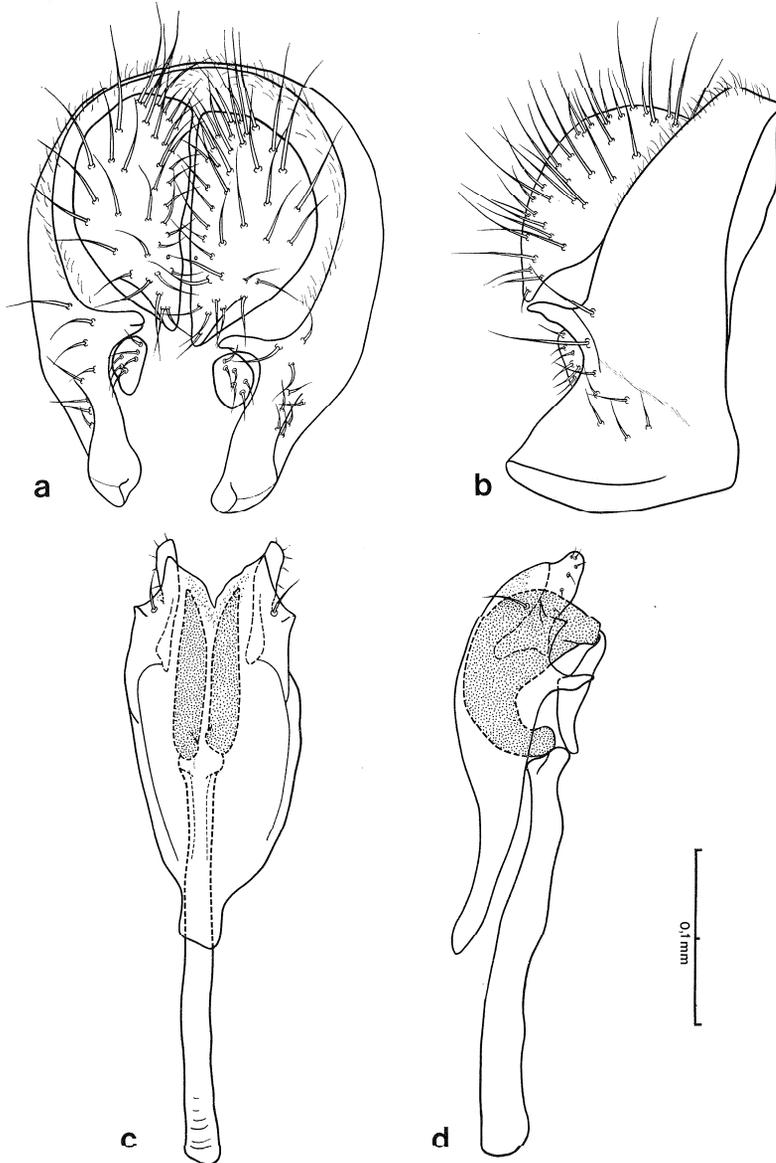


FIG. 5, *Lissocephala lebou* n. sp. - a, organes périphalliques en vue caudale : épandrium, forceps, plaques anales ; b, *id.* en vue latérale ; c, organes phalliques en vue ventrale : hypandrium, paramères, « phallus » ; d, *id.* en vue latérale.

claires, une tache alaire apicale couvrant les 2/5 de la 3<sup>e</sup> section de la nervure costale, 3 points bruns sur le calus ocellaire.

Mâle. Tête : or 1 et or 3 subégales, l'intermédiaire réduite à un chétule et située pratiquement au milieu de la distance entre or 1 et or 3. Front jaune dans sa partie antérieure, triangle ocellaire avec 3 taches brunes qui bordent les ocelles du côté interne. Soies postverticales courtes, convergentes, à peine croisées, yeux glabres, couleur lie de vin. Antennes jaunes, arista avec 5 parfois 6 cils supérieurs et 2 cils inférieurs en plus de la fourche terminale. Face blanchâtre avec le bord antérieur brun, carène triangulaire. Clypéus brunâtre. Une forte soie orale courbée vers l'intérieur et vers le haut. Palpes jaunes avec une rangée de 4 à 5 forts poils sur le bord ventral.

Thorax. Chétotaxie normale, 8 rangées d'ac. Tibia de la patte antérieure avec une très petite soie préapicale, tibia de la patte intermédiaire avec une soie préapicale et une forte et longue soie apicale, tibia de la patte postérieure avec une longue et fine soie préapicale. Aile claire, allongée avec une tache unique : cellule R2 + 3 avec une tache apicale couvrant la moitié de la 3<sup>e</sup> section de la nervure costale. Balanciers jaune clair.

Abdomen brun avec des reflets métalliques cuivrés, verts et violacés selon l'angle d'observation. Premier tergite jaune, le deuxième également jaune dans sa partie médiane sur le bord antérieur. Pilosité des tergites fine, longue et éparses.

Indices : largeur de la tête : largeur du front = 2,0; front, largeur : hauteur = 1,2; soies orbitales, or 1 : or 2 = 3,35; or 1 : or 3 = 0,93; arista : 1,80; soies sternopleurales, 0,87 (0,85 - 0,90); soies scutellaires, a : p = 0,88 (0,82 - 0,91); œil : joue = 7; ailes : c = 1,07 (0,98 - 1,14), 4v = 1,45 (1,34 - 1,58), 4c = 0,91 (0,86 - 0,96), 5x = 0,71 (0,63 - 0,80), ac = 3,40 (3,13 - 3,60), frange c3 en % = 97,7 % (94,2 % - 100 %), longueur : largeur = 2,70 (2,57 - 2,82).

Femelle semblable au mâle, l'abdomen plus souvent avec des reflets verts. Indices : largeur de la tête : largeur du front = 2,0; front, largeur : hauteur = 1,2; soies orbitales, or 1 : or 2 = 3,23; or 1 : or 3 = 0,99; arista : 1,70; soies sternopleurales, 0,87 (0,82 - 0,95); soies scutellaires, a : p = 0,91 (0,85 - 0,93); œil : joue = 7,0; ailes : c = 1,19 (1,11 - 1,32); 4v = 1,45 (1,24 - 1,54); 4c = 0,86 (0,79 - 0,92); 5x = 0,73 (0,63 - 0,80); ac = 3,30 (3,13 - 3,53); frange c3 en % = 98,1 % (96,08 % - 100 %); longueur : largeur = 2,70 (2,63 - 2,78).

Longueur du corps ♂ : 2,3 - 2,5 mm; aile : 2,2 mm.

Longueur du corps ♀ : 2,5 - 2,8 mm; aile : 2,3 mm.

Organes périphalliques (fig. 5a, b) : épandrium semblable à celui de *L. couturieri*, étroit dans son tiers supérieur, bord inférieur modifié comme chez *L. couturieri* mais d'une manière moins marquée, processus pointu du bord postérieur plus court et plus étroit, échancrure du bord postérieur entre le processus et le bord inférieur moins profonde et plus ouverte.

Organes phalliques (fig. 5c, d) : hypandrium semblable à celui de *L. couturieri*. Paramères antérieurs plus trapus et de forme différente, leur protubérance beaucoup plus importante. Paramères postérieurs en forme de haricot mais beaucoup moins marqué, leur base plus étroite, le reste nettement plus large que chez *L. couturieri*. Phallapodème plus long et non élargi à son extrémité libre.

Holotype ♂, allotype ♀ et une série de paratypes de 48 ♂ et 50 ♀ éclos au laboratoire à partir de larves sorties des fruits de *Ficus gnaphalocarpa* récoltés à Dakar (Sénégal) en mai 1977 par G. COUTURIER. Muséum de Paris.

Taxinomie : groupe *sanu*.

Biologie : obtenue des figues de *Ficus gnaphalocarpa*.

Répartition géographique : Sénégal.

Origine du nom : de Lebou, ethnique de la région du Cap Vert du Sénégal.

✓ *Lissocephala diola* n. sp.  
(Fig. 6)

Espèce avec la tête, le thorax et les pattes entièrement jaune clair, abdomen à reflets cuivrés, aile avec une tache apicale et une seconde plus claire sur la r1.

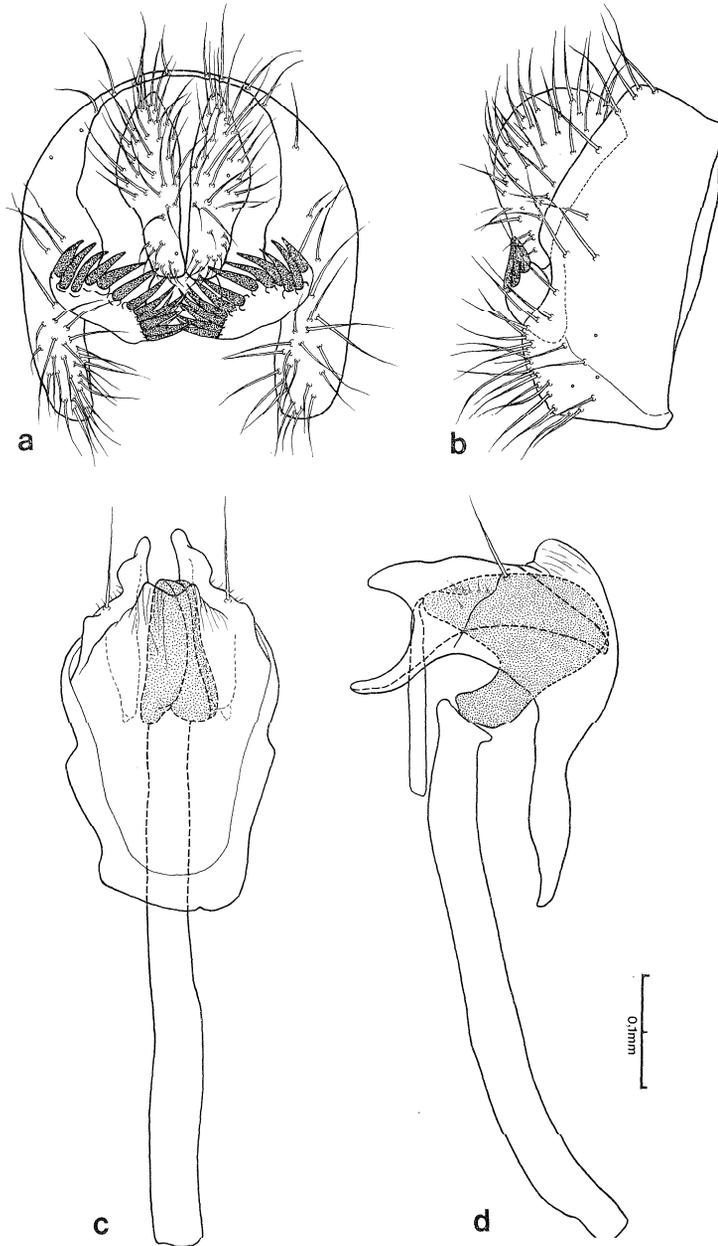


FIG. 6, *Lissocephala diola* n. sp. - a, organes périphalliques en vue caudale; épandrium, forceps, plaques anales; b, *id.* en vue latérale; c, organes phalliques en vue ventrale; hypandrium, paramères, « phallus »; d, *id.* en vue latérale.

Mâle. Tête : soies jaunes, or 1 et or 3 sensiblement égales, or 2 réduite à un chétule et située plus près d'or 1. Triangle ocellaire petit et mal délimité. Soies postverticales courtes, convergentes, à peine croisées. Yeux glabres, couleur lie de vin. Antennes rousses, arista avec 5 cils supérieurs et 2 inférieurs en plus de la fourche terminale. Carène très développée, légèrement plus large dans sa partie distale. Joues larges jaunes, margées de roux. Une forte soie orale courbée vers l'intérieur et légèrement vers le haut. Clypéus bien développé, brunâtre. Palpes jaunes avec sur le bord ventral 3 forts poils dont l'intermédiaire est plus long.

Thorax : Soies et pilosité jaunes, chétotaxie normale, 9 à 10 rangées d'ac. Tibia de la patte antérieure avec une très petite soie préapicale, tibia de la patte intermédiaire avec une soie préapicale et une forte et longue soie apicale, tibia de la patte postérieure avec une longue et fine soie préapicale. Aile avec des nervures d'un jaune pâle. Taches alaires : cellule R2 + 3 avec une tache apicale couvrant la moitié de la 3<sup>e</sup> section de la nervure costale, angle proximal — inférieur arrondi; une légère tache transversale entre la costale et la r2 + 3 au niveau de la cassure distale de la costale. Balanciers jaunes. Abdomen brun à reflets cuivrés et violacés selon l'angle d'observation; pilosité jaune, fine et longue.

Indices : largeur de la tête : largeur du front = 2,05; front, largeur : hauteur = 1,1; soies orbitales, or 1 : or 2 = 2,57 (2,29 - 2,83); or 1 : or 3 = 1; arista = 2,2; soies sternopleurales = 0,86 (0,82 - 0,91); soies scutellaires, a : p = 0,89 (0,84 - 0,94); œil : joue = 7,0; ailes : c = 1,54 (1,30 - 1,79); 4v = 1,5 (1,47 - 1,57); 4c = 0,81 (0,79 - 0,85); 5x = 0,73 (0,71 - 0,75); ac = 2,71 (2,67 - 2,75); frange c3 en % = 91,3 % (90,9 % - 91,7 %); longueur : largeur = 2,70 (2,65 - 2,74).

Femelle semblable au mâle. Indices : largeur de la tête : largeur du front = 2,02; front, largeur : hauteur = 1,1; soies orbitales, or 1 : or 2 = 2,44 (2,29 - 2,67); or 1 : or 3 = 1; arista = 2,25; soies sternopleurales = 0,88 (0,84 - 0,91); soies scutellaires, a : p = 0,84; œil : joue = 5,9; ailes : c = 1,43 (1,42 - 1,44); 4v = 1,53 (1,48 - 1,60); 4c = 0,80 (0,78 - 0,81); 5x = 0,77 (0,75 - 0,82); ac = 2,82 (2,78 - 2,89); frange c3 en % = 92,1 % (88 % - 96 %); longueur : largeur = 2,68 (2,61 - 2,76).

Longueur du corps ♂ : 2,6 - 3,0 mm; aile : 2,4 mm.

Longueur du corps ♀ : 2,8 - 3,2 mm; aile : 2,5 mm.

Organes périphalliques (fig. 6a, b) : épandrium large avec un grand nombre de longues soies et sans chétules; une échancrure peu profonde existe sur le tiers inférieur de son bord postérieur. Bord inférieur non différencié. Forceps grands, transversaux, portant une quinzaine de fortes épines. Plaques anales poilues, arrondies en vue latérale, extrémité inférieure élargie et portant des soies plus courtes. Organes phalliques (fig. 6c, d) : hypandrium modérément allongé, à bord postérieur arrondi. Soies paramédianes longues. Paramères antérieurs développés; au milieu du côté externe existe une rangée de 5 à 6 chétules. Paramères postérieurs étroits à la base, très élargis apicalement. Phallapodème très long, courbé dorsalement.

Holotype ♂, allotype ♀ et une série de paratypes de 3 ♂ et 2 ♀ éclos au laboratoire à partir de larves sorties de fruits de *Ficus gnaphalocarpa* récoltés près de Dakar (Sénégal) par G. COUTURIER en mai 1977.

Taxinomie : groupe *juncta*.

Biologie : obtenue de figes de *Ficus gnaphalocarpa*.

Répartition géographique : Sénégal.

Origine du nom : de Diola, ethnique de la Casamance, Sénégal.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions très vivement MM. R. VUATTOUX, J.-M. LEROUX et G. COUTURIER pour nous avoir expédié des figes. Mmes M.-T. CHASSAGNARD et N. SIMON ont assuré l'illustration et la présentation de ce travail, nous les remercions également.

## BIBLIOGRAPHIE

- BÄCHLI, G., 1973a. — Beitrag zur Kenntnis der Drosophiliden-Fauna (Diptera) des Kanha-Nationalparkes. — *Vierteljahrsschrift naturforsch. Gesell. Zürich*, 118 : 23-30.  
— 1973b. — Drosophilidae of Kanha National Park, M. P. India. — *Drosoph. Inf. serv.*, 50 : 159.
- BOS, M., BURNET, B., FARROW, R. & WOOD, R. A., 1977. — Mutual Facilitation between larvae of the sibling species *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. — *Evolution*, 31 : 824-828.
- BURLA, H., 1954. — Zur Kenntnis der Drosophiliden der Elfenbeinküste. — *Rev. Suisse Zool.*, 61 : 1-218.
- BURUGA, J. H. & OLEMBO, R. J., 1971. — Plant food preferences of some sympatric Drosophilids of tropical Africa. — *Biotropica*, 3 (2) : 151-158.
- CARSON, H. L. & WHEELER, M. R., 1973. — A new crab fly from Christmas Island, Indian Ocean (Diptera, Drosophilidae). — *Pacific Insects*, 15 (2) : 199-208.
- DUDA, O., 1940. — Revision der afrikanischen Drosophiliden (Diptera), II. — *Ann. Mus. nat. Hung. (Zool.)*, 33 : 19-53.
- GALIL, J. & EISIKOWITZ, D., 1969. — Further studies on the pollination ecology of *Ficus sycomorus* L. (Hymenoptera, Chalcidoidea, Agaonidae). — *Tijdschr. Entomol.*, 112 : 1-13.  
— 1974. — Further studies on pollination ecology in *Ficus sycomorus*. II. Pocket filling and emptying by *Ceratosolen arabicus* MAYR — *New Phytol.*, 73 : 515-528.
- GALIL, J. & SNITZER-PASTERNAK, Y., 1970. — Pollination in *Ficus religiosa* L. as connected with the structure and mode of action of the pollen pockets of *Blastophaga quadratriceps* MAYR. — *New Phytol.*, 69 : 775-784.
- GALIL, J., RAMIREZ, W. & EISIKOWITZ, D., 1973a. — Pollination of *Ficus costaricana* and *F. hemsleyana* by *Blastophaga esterai* and *B. tonduzi* in Costa Rica (Hymenoptera : Chalcidoidea, Agaonidae). — *Tijdschr. Entomol.*, 116 : 175-183.
- GALIL, J., ZERONI, M. & BAR SHALOM, D., 1973b. — Carbon dioxide and ethylene effects in the co-ordination between the pollinator *Blastophaga quadratriceps* and the syconium in *Ficus religiosa*. — *New Phytol.*, 72 : 113-1127.
- HILL, D. S., 1967. — Figs (*Ficus* spp.) and fig. wasps (Chalcidoidea). — *J. Nat. Hist.*, 1 : 413-434.
- HURLBERT, S. H., 1971. — The nonconcept of species diversity : a critique and alternative parameters. — *Ecology*, 52 : 577-586.
- LACHAISE, D., 1977. — Niche separation of African *Lissocephala* within the *Ficus* Drosophilid community. — *Ecologia*, 31 : 201-214.  
— 1979. — Spéciation, Coévolution et Adaptation des populations de Drosophilides en Afrique tropicale. Thèse de Doctorat d'État, Paris VI.
- LACHAISE, D. & TSACAS, L. — Specialization gradient in relation to the *Ficus*-patchiness in fig-breeding Drosophilids (sous-presse).
- MALLOCH, J. R., 1929. — Exotic Muscaridae (Diptera). — XXVII. *Ann. Mag. N. Hist. Ser.* 10, 4 : 249-257.
- OKADA, T., 1956. — Systematic study of Drosophilidae and allied Families of Japan. Gihodo Co., Tokyo, 183 pp.  
— 1963. — Cladogenetic differentiation of Drosophilidae in relation to material compensation. — *Mushi*, 37 : 79-100.  
— 1968. — Systematic study of the early stages of Drosophilidae. — Bunka Zugeisha, Tokyo, 188 pp.  
— 1977. — Family Drosophilidae. in A Catalog of the Diptera of the Oriental Region vol. III Suborder Cyclorrhapha (excluding Division Aschiza). Compiled and Edited by M. D. DELFINADO and D. ELMO HARDY. The University Press of Hawaii, Honolulu, pp. X + 854.
- RAMIREZ, B. W., 1969. — Fig wasps : mechanism of pollen transport. — *Science*, 163 : 580-581.  
— 1970. — Host specificity of fig wasps (Agaonidae). — *Evolution*, 24 : 680-691.  
— 1974. — Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. — *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 61 : 770-780.
- THROCKMORTON, L. H., 1966. — The relationships of the endemic Hawaiian Drosophilidae. Univ. Texas Publ., 6615 : 335-396.  
— 1975. — The Phylogeny, Ecology and Geography of *Drosophila*, in Handbook of Genetics vol. 3. Edited by R. C. KING. Plenum Press, New York, pp. 874.
- TSACAS, L. & CHASSAGNARD, M. T., 1977. — Description préliminaire de trois *Lissocephala* d'Afrique (Diptera, Drosophilidae). — *Bull. Soc. ent. Fr.*, 82 : 204-205.
- WHEELER, M. R. & TAKADA, H., 1964. — Diptera : Drosophilidae. — *Ins. Micronesia*, 14 : 159-242.
- WIEBES, J. T., 1963. — Taxonomy and host preferences of Indo-Australian fig wasp of the genus *Ceratosolen* (Agaonidae). — *Tijdschr. Entomol.*, 106 : 1-112.