

No. 5479
28
L. OBADA

les problèmes de l'espèce dans le règne animal

tome I

extrait

sous la direction de

charles bocquet

jean générmont

maxime lamotte

rance • société zoologique de france • société zoolo

CHAPITRE V

L'ESPÈCE CHEZ LES *DROSOPHILIDAE*

par Léonidas TSACAS et Charles BOCQUET

La conception moderne, biologique, de l'espèce gonochorique est née de la compréhension mutuelle et des efforts convergents de systématiciens qui avaient assimilé les découvertes de la génétique organismique naissante et de généticiens auxquels les recherches de laboratoire n'avaient pas fait oublier l'existence des populations naturelles.

Il est donc logique que les *Drosophilidae*, et surtout le genre *Drosophila*, aient joué, dans les progrès de nos connaissances sur l'espèce, un rôle primordial. Par les facilités d'élevage que présentent nombre de leurs représentants, les *Drosophiles* ont, à la suite des travaux de pionniers de Delcourt et de Guyénot, longtemps constitué un matériel génétique privilégié entre tous et dont l'intérêt paraît inépuisable ; mais les croisements infructueux et ceux qui ne conduisent qu'à des hybrides stériles ou adaptivement déficients ont imposé la notion d'espèces jumelles, voire celle d'espèces identiques, qu'il ne faut pas confondre avec les formes temporairement "non reconnaissables", mais appréciées comme espèces par un spécialiste expérimenté en attendant que tel ou tel progrès technique vienne concrétiser cette discrimination intuitive. L'interprétation des chromosomes géants, pourtant connus depuis plusieurs dizaines d'années, a convaincu ceux que laissait sceptiques la "théorie" chromosomique ; mais ces chromosomes polytènes ont fourni aux taxonomistes un critère d'une précision inespérée. A ces informations sont venues s'adjoindre des particularités éthologiques souvent spécifiques et les récentes données enzymatiques. Les *Drosophiles* continuent ainsi, de génération en génération de chercheurs, à mesure que des régions inexplorées révèlent de nouveaux trésors ou que des techniques nouvelles ouvrent des horizons insoupçonnés, d'occuper une place de tout premier plan dans les domaines de la systématique et de l'évolution. Elles sont le plus fabuleusement riche de ces rares groupes d'espèces, réunissant un ensemble exceptionnel de qualités exploitables par les biologistes, et que la nature semble avoir mis à la disposition de ceux qui s'efforcent de l'interpréter.

Dans ce qui suit, il ne sera pas question de problèmes théoriques, le concept biologique de l'espèce étant accepté par tous ceux qu'intéresse la systématique des Drosophilidae. Nous essaierons seulement de traiter de l'espèce d'un point de vue pragmatique, qui reste d'ailleurs essentiel pour les recherches de biogéographie, d'écologie, de dynamique des populations, de phylogénie, de spéciation... Cuénot écrivait en 1936 : "Il s'agit de savoir de quoi on parle et de le caractériser". Dans ce but, nous examinerons les critères morphologiques, caryologiques, éthologiques qui, dans l'état actuel de nos connaissances, permettent, dans presque tous les cas, de séparer les espèces de Drosophilidae, en ne faisant qu'une brève allusion aux critères enzymatiques dont l'intérêt taxinomique a été récemment établi et dont l'importance se révélera sûrement au cours des prochaines années. Il va de soi que tous ces critères, autres que morphologiques, ne peuvent être appliqués qu'aux formes élevables, ce qui en restreint beaucoup l'importance pratique. Mais la solution qu'ils ont apportée aux exemples favorables permet au taxinomiste contraint de n'exploiter que des analyses morphologiques de faire, avec toute la prudence et tout le discernement souhaitables, son travail indispensable de discrimination et de classement des espèces.

Historique

La première espèce de Drosophiles a été décrite en 1787 par Fabricius, sous le nom de *Musca funebris*. Mais ce n'est qu'en 1823 que le genre *Drosophila* fut créé par Fallén : cet auteur intégrait dans le genre nouveau, à côté de *funebris*, onze espèces nouvelles de mouches découvertes en Suède : *cinerella*, *curvipennis*, *fenestrarum*, *flava*, *fuscula*, *glabra*, *graminum*, *obscura*, *transversa*, *tristis*, *variegata*. En fait, cinq seulement de ces douze espèces : *fenestrarum*, *obscura*, *transversa*, *tristis* et *funebris*, continuent d'être rattachées au genre *Drosophila*. Parmi elles, *funebris*, en raison du principe d'antériorité, a été désignée comme espèce type du genre par Zetterstedt en 1847.

Les transferts génériques des sept autres espèces de Fallén s'expliquent par les modifications survenues dans la conception même, initialement très large, du genre *Drosophila*, qui en se précisant est devenue plus exclusive, en même temps que de nouveaux genres étaient peu à peu reconnus et définis. Bien après 1823, et parfois encore aujourd'hui, un certain nombre d'espèces attribuées par leur découvreur au genre *Drosophila* ont dû ou doivent secondairement en être séparées. En contre-partie, quelques espèces, mais fort peu nombreuses, ont été transférées dans le genre *Drosophila*, après avoir été décrites sous une autre appellation générique. De tels chassés-croisés ne sont d'ailleurs nullement l'apanage des Drosophilidae, mais se comprennent d'autant mieux que cette famille est actuellement riche d'une cinquantaine de genres. Il ne pourra évidemment être question, dans les pages qui suivent, que des plus importants et des mieux connus d'entre eux et surtout du genre *Drosophila*.

Le nombre des espèces reconnues au sein de ce genre *Drosophila* n'a progressé que lentement durant tout le dix-neuvième siècle et les premières années du vingtième (Fig. 1).

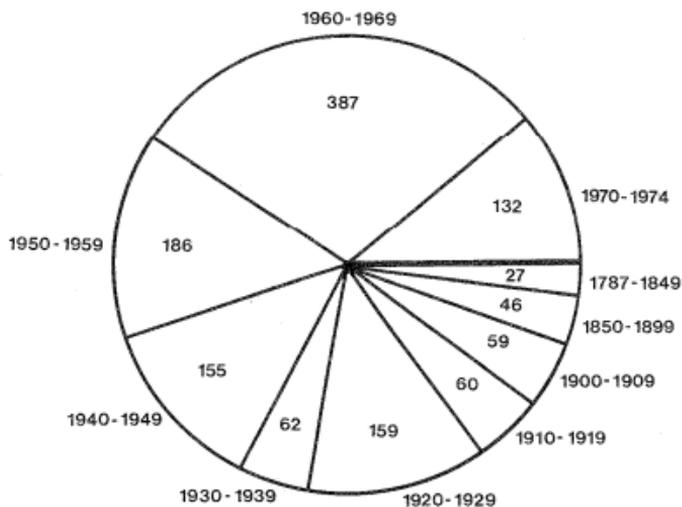


Fig. 1. — Progression du nombre des espèces connues du genre *Drosophila*, de 1787 à 1974 (complété d'après Wheeler, 1959 et Mayr, 1969)

Mais le rythme des découvertes d'espèces nouvelles s'est beaucoup accru dès 1915 en raison, d'une part, des incidences taxinomiques des recherches de généticiens comme Sturtevant et, d'autre part, des études de deux diptérologistes traditionnels, Duda et Malloch. A partir de 1940, grâce aux admirables travaux de l'Ecole du Texas, avec ses chefs de file successifs, Patterson et, à présent, Wheeler, nos connaissances ont considérablement progressé, au point qu'il est légitime d'évoquer pour cette période l'image d'une véritable explosion systématique. Enfin, si un certain ralentissement des découvertes s'est manifesté au cours des quelques années qui ont précédé et suivi 1960, une nouvelle explosion, tout aussi remarquable et inattendue que la précédente, s'est produite avec l'apparition du travail de Hardy (1965) sur la faune des *Drosophilidae* des îles Hawaii. Depuis, de nouvelles espèces sont régulièrement décrites par les taxinomistes spécialistes du genre, d'après du matériel provenant de diverses parties du monde. Aujourd'hui, le genre *Drosophila* compte plus de 1 300 espèces, mais des régions entières, sous des latitudes tropicales, restent encore très peu prospectées (Asie, îles des Océans Indien et Pacifique, Afrique, Amérique du Sud). Aussi, n'est-il pas déraisonnable d'estimer que le cap des 2 000 espèces sera atteint dans les prochaines décennies.

Dans le tableau I est donné un schéma de la classification de la famille des Drosophilidae où figurent les principaux groupes d'espèces dont il est question plus loin.

TABLEAU I
Famille DROSOPHILIDAE
(51 Genres)

Sous-Famille STEGANINAE
(17 Genres)

Principaux Genres :

Amiota
Gitona
Leucophenga
Stegana

Sous-Famille DROSOPHILINAE
(34 Genres)

Principaux Genres :

Chymomyza *Mycodrosophila*
Drosophila *Scaptomyza*
Liodrosophila *Zaprionus*
Microdrosophila *Zygothrica*

Genre *DROSOPHILA*

Sous-Genres :

<i>Chusqueophila</i>	<i>Dudaica</i>	<i>Phloridosa</i>	<i>Siphodora</i>
<i>Dichaetophora</i>	<i>Hirtodrosophila</i>	<i>Psilodora</i>	<i>Sophophora</i>
<i>Dorsilopha</i>	<i>Hypenomyia</i>	<i>Pugiodrosophila</i>	<i>Sordophila</i>
<i>Drosophila</i>	<i>Lordiphosa</i>	<i>Scaptodrosophila</i>	<i>Trichotobregma</i>

Sous-genre *SOPHOPHORA*

Groupes d'espèces :

fina
melanogaster
mommai
obscura
saltans
willistoni

Groupe *melanogaster*

12 Sous-groupes dont :

Sous-groupe *melanogaster*
" *ananassae*
" *montium*

Sous-Genre *DROSOPHILA* s. str.

24 groupes d'espèces
(et presque toutes les espèces
des Iles Hawaii)

Groupe *repleta*

Sous-groupe *melanopalpa*

" *mercatorum*
" *hydei*
" *mulleri*
" *fasciola*

Groupe *immigrans*

Sous-groupe *immigrans*

" *nasuta*
" *quadrilineata*
" *lineosa*
" *hypocausta*

A. L'ESPECE VUE SOUS L'ANGLE DES CRITERES MORPHOLOGIQUES

Comme toutes les descriptions de formes animales datant de la fin du dix-huitième et du début du dix-neuvième siècles, en un temps où les naturalistes étaient loin de soupçonner l'extrême diversité du monde vivant et en particulier l'existence d'espèces proches les unes des autres, celles qui concernent les premières espèces de *Drosophiles* ne faisaient état que de caractères immédiatement perceptibles, mais fort vagues : l'aspect général de la mouche et sa couleur étaient seuls pris en considération par les anciens auteurs. Il était donc inéluctable que, le plus souvent, des informations aussi globales, relatives à ce qui était alors considéré comme une espèce, se soient avérées par la suite communes à un nombre plus ou moins élevé de formes ultérieurement reconnues comme des espèces indiscutables. Il est donc à peine exagéré de dire que, dans bien des cas, la définition première d'une "espèce" correspond à celle d'un genre actuel ; de la même manière, un "genre" d'autrefois recouvre généralement l'ensemble auquel nous conférons maintenant le rang de famille.

Après la création du genre *Drosophila* (Fallén, 1823), suivie de celle des genres *Gitona* et *Stegana* (Meigen, 1830) et durant près d'un siècle, les notions d'espèce et de genre, pour le groupe qui nous intéresse, ont progressivement évolué, fort lentement d'abord, jusqu'aux environs de l'année 1900, plus rapidement à compter de cette date. Au cours de cette longue période, le critère de couleur continue cependant de jouer le rôle primordial dans la distinction des espèces, quelques gros caractères morphologiques (nervation alaire par exemple) servant essentiellement à la séparation des genres.

Peu à peu l'attention s'est portée toutefois sur des particularités morphologiques plus mineures, dont la valeur discriminante est venue étayer les différences chromatiques antérieurement signalées : tel est le cas par exemple pour la chétotaxie, dont l'importance a été révélée par Duda vers 1920 et qui est très largement utilisée depuis lors.

Presque simultanément, mais tout à fait indépendamment des systématiciens morphologistes, ce sont pourtant des généticiens, qui depuis des années avaient trouvé dans les *Drosophiles* un matériel exceptionnellement favorable pour leurs recherches sur l'hérédité, qui ont ouvert l'ère moderne de la taxinomie du genre, en s'étonnant des résultats aberrants de certains croisements et en tirant de ces observations les conclusions légitimes qu'elles imposaient au plan systématique. La découverte, en 1919, de l'espèce *Drosophila simulans*, très voisine de *D. melanogaster*, n'est pas due à une analyse morphologique détaillée de certaines mouches ou au coup d'œil d'un systématicien exercé, mais au fait que Sturtevant, ayant constaté, après d'autres, que certains croisements entre souches réputés appartenir toutes à l'espèce *melanogaster* ne donnaient que d'assez rares descendants toujours stériles, comprit que les souches utilisées

relevaient en réalité de deux espèces distinctes et précisa secondairement les caractères morphologiques spécifiques de la nouvelle espèce.

La notion d'espèces très affines et le critère de croisements qui permet de les séparer sont à l'origine de la systématique nouvelle des Drosophilidae. Fondée par Sturtevant, celle-ci a pris son plein essor avec les travaux de l'École du Texas (Patterson et Wheeler) qui en a développé les méthodes et les techniques.

Cette systématique moderne, qui repose fondamentalement sur le concept biologique de l'espèce, n'en a pas moins abouti à conférer leur véritable valeur systématique à certains détails de morphologie externe, compte tenu de la variabilité de ceux-ci.

Les critères morphologiques de l'espèce, chez les Drosophilidae, conservent en fait une extrême importance. Il est certain que *simulans* aurait pu être séparée de sa jumelle *melanogaster* sur la base de tels critères, qui permettent aujourd'hui, en règle non absolue mais du moins fort générale, de reconnaître à coup sûr des entités spécifiques fort voisines. D'ailleurs, de nombreuses espèces ne peuvent être élevées, et la plupart des travaux de biogéographie ou d'écologie de terrain seraient irréalisables s'il fallait soumettre tous les individus observés à des tests de croisements pour garantir leur détermination.

Toute étude descriptive comporte aujourd'hui l'examen de nombreuses structures situées sur toutes les parties du corps de la mouche. La tête (Fig. 2) présente de nombreuses variations spécifiques touchant la conformation du front, la carène faciale, la forme des yeux, les antennes, les palpes, la disposition des soies. Les caractères des pattes (Fig. 3) avec les peignes sexuels, lorsqu'ils existent, ou d'autres structures souvent limitées au sexe sont également de grande utilité. Les ailes aussi montrent parfois des particularités spécifiques

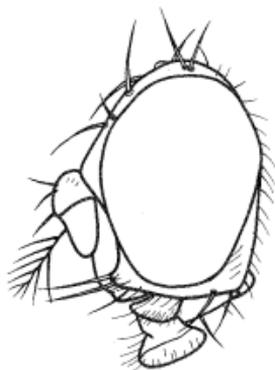


Fig. 2. — Tête de *Drosophila erecta*, vue de profil.

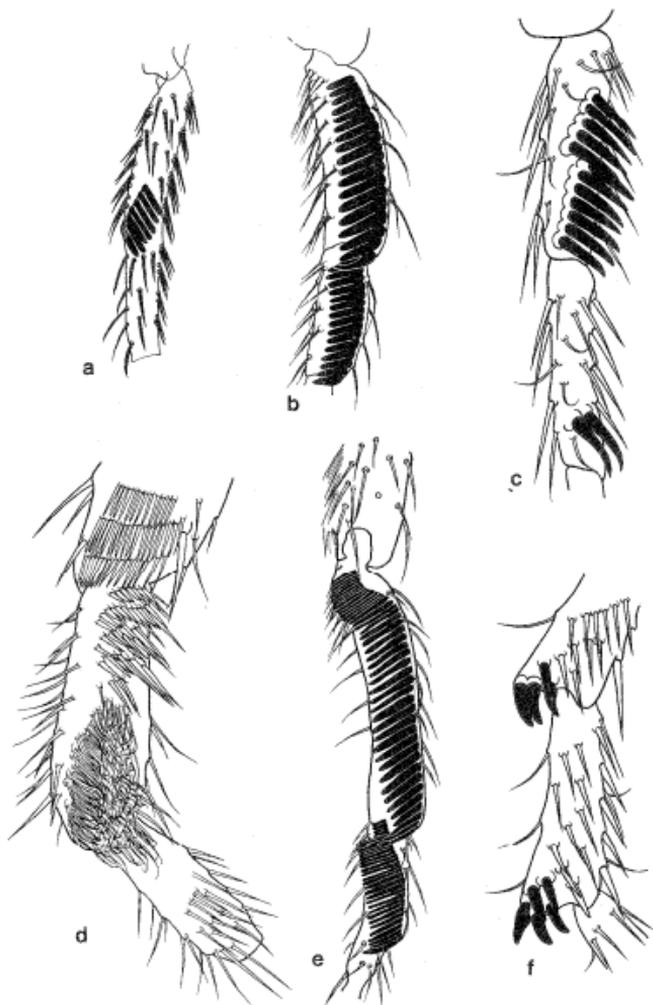


Fig. 3. — Premier et second articles de tarsi antérieurs chez les Drosophilidae : a, *Drosophila melanogaster* ; b, *Drosophila burlai* ; c, *Drosophila bipectinata* ; d, *Zaprionus sepsoides* ; e, *Drosophila matilei* ; f, *Drosophila dyula*.

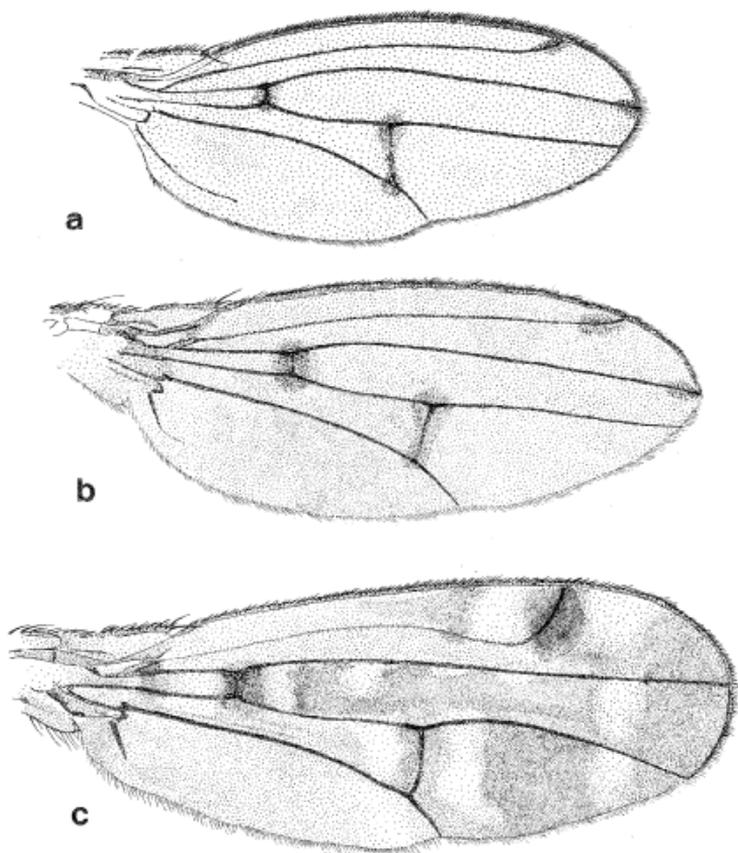


Fig. 4. — Ailes des Drosophilidae : a, *Drosophila paucineata* ; b, *Drosophila adamsi* ; c, *Scaptomyza deemingi*. Remarquer la ressemblance des taches entre a et b, mais la différence de leurs proportions.

(Fig. 4). Au contraire, le thorax et l'abdomen, très homogènes morphologiquement, n'offrent pratiquement que des caractères chromatiques, en dehors toutefois de leur garniture chétotaxique.

La valeur de tous ces caractères est loin d'être uniforme au sein du genre *Drosophila*.

Certains groupes d'espèces sont très homogènes aux points de vue de la couleur, de l'aspect général du corps et des détails de la morphologie externe. De nombreux cas d'une telle situation peuvent être trouvés dans toutes les régions biogéographiques, pour les sous-genres principaux : citons par exemple les groupes *melanogaster* et *willistoni* dans le sous-genre *Sophophora*, les groupes *cardini* et *repleta* dans le sous-genre *Drosophila* s. str.

Mais il existe aussi des espèces qui se caractérisent fort bien par un unique caractère chromatique ou morphologique : telles sont, entre autres, *D. busckii* Coquillet, espèce cosmopolite reconnaissable à ses bandes brunes thoraciques, *D. nigrosparsa* Strobl, seule espèce européenne possédant une dent sur le premier article des tarsi postérieurs mâles, *D. matilei* Tsacas, espèce africaine identifiable par les peignes caractéristiques de ses tarsi antérieurs (Fig. 3e).

Dans de tels cas, il convient d'être vigilant lorsque l'on étudie la faune des régions encore mal connues, où risquent de s'être différenciées des espèces affines, mais qui ont pu conserver le caractère unique auquel les connaissances antérieures attribuaient une valeur suffisamment discriminante.

Par exemple, *Drosophila punctatonevosa* Frey, espèce d'Afrique du Sud, était considérée comme très aisément reconnaissable par son habitus et surtout par la disposition de ses taches alaires. D'après ces caractères, des spécimens provenant de l'île de Sainte-Hélène et de l'île de la Réunion, pouvaient être considérés comme appartenant à cette forme. Un examen plus approfondi, basé sur d'autres critères morphologiques, a montré que les exemplaires de Sainte-Hélène étaient bien des *punctatonevosa* (Tsacas et Cogan, 1976), tandis que ceux de la Réunion appartenaient à une espèce distincte, *Drosophila punctatipennis* Tsacas et David (Tsacas et David, 1975).

En dehors des caractères généraux du corps et des appendices, les organes internes et surtout les genitalia mâles ont apporté aux systématiciens de *Drosophiles*, soucieux de cerner les espèces avec le maximum de sécurité, des informations complémentaires d'une extrême importance.

Certaines structures anatomiques, dont l'examen exige évidemment que l'on dispose de matériel frais et dont l'observation est souvent malaisée, comme c'est le cas pour le nombre de tours de spires des testicules, la forme du réceptacle ventral, le nombre de boucles intestinales, etc., ont été utilisées en taxinomie par Patterson et Stone (1943) et Okada (1954b) (Fig. 5). Si ces particularités organiques ne sont pratiquement d'aucune utilité dans l'analyse des complexes d'espèces affines, elles ont au contraire joué un très grand rôle dans les études phylogéniques consacrées aux *Drosophilidae* (Okada, 1952 ; Throckmorton, 1962).

Les genitalia mâles n'avaient été l'objet que d'une attention sporadique avant le travail de Hsu (1949), qui en a dévoilé tout l'intérêt. Hsu a figuré l'épandrium de 157 espèces et a procédé, en fonction du critère genitalia, au

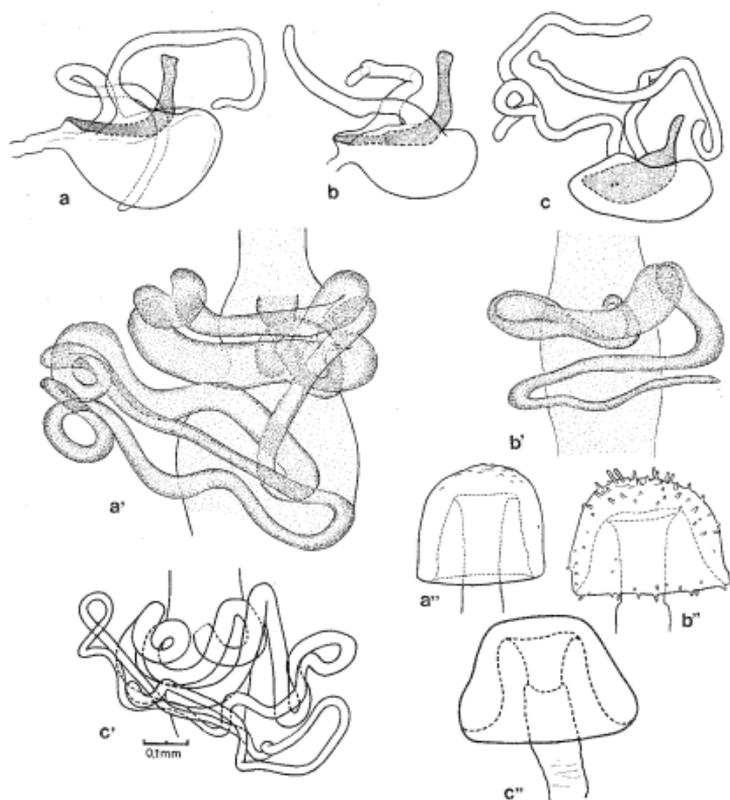


Fig. 5. — Structures anatomiques internes des espèces du complexe *Zaprionus tuberculatus* : a, a', a'', *Z. tuberculatus* ; b, b', b'', *Z. sepsoides* ; c, c', c'', *Z. mascariensis* ; a, b, c, pompe éjaculatrice ; a', b', c', réceptacle ventral ; a'', b'', c'', spermatheque (d'après Tsacas et al., 1976).

découpage des différents sous-genres de *Drosophila* en groupes d'espèces dont chacun s'accorde à reconnaître la valeur.

L'appareil génital externe des Drosophilidae est une formation relativement complexe, comportant un certain nombre de pièces elles-mêmes souvent simples et qu'il est commode de séparer en deux ensembles : dorsal et ventral, selon leur origine tergale ou sternale.

Rappelons brièvement les divers éléments constituant ces genitalia, dont l'étude a été faite par divers auteurs (Okada, 1954 ; Tsacas, 1969 ; Tsacas et al., 1971, etc.).

L'ensemble dorsal comprend principalement l'épandrium ou arc génital, sur lequel s'articulent les forceps, parfois très développés (*Cladochaeta*, certains *Scaptomyza*), ou très réduits (*Lissocephala*), ou encore, mais très rarement, non individualisés (*Gitona*, *Rhinoleucophenga*). Il existe parfois une seconde paire de forceps, les forceps secondaires, étroitement liés aux plaques anales (sous-groupe *montium* du groupe *melanogaster*) (Fig. 6). Ces dernières, bien que n'appartenant pas à l'appareil génital proprement dit, en fonction de leur position, sont toujours examinées en même temps que lui et présentent parfois des caractères spécifiques. Il ne faut pas oublier le pont (decasternum) qui, trop souvent négligé par les auteurs, sans doute parce que son observation est généralement délicate, permet dans certains cas la distinction d'espèces très affines.

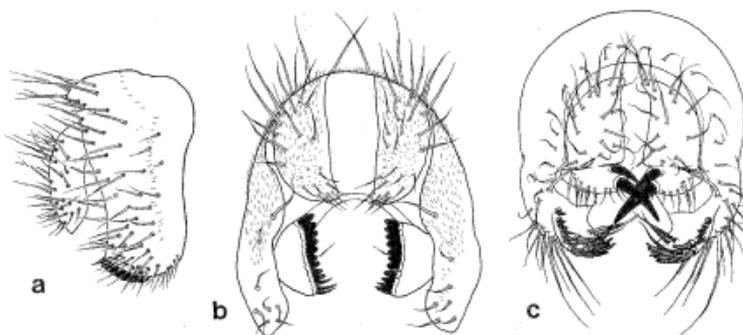


Fig. 6. - L'épandrium chez les Drosophilidae : a, *Gitona distigma*, forceps non individualisé ; b, *Drosophila triangulifer*, forceps individualisé ; c, *Drosophila kikkawai*, présence d'un forceps secondaire.

L'ensemble ventral est composé principalement par l'hypandrium (novasternum + phragme ventral) qui soutient les deux paires de paramères. Ces pièces, qui sont presque toujours présentes dans les sous-genres *Sophophora* et *Scaptodrosophila*, manquent en général dans les sous-genres *Drosophila* s. str. et *Hirtodrosophila*. Le phallus et son apodème font également partie de cet ensemble sternal (Fig. 7).

A l'heure actuelle, l'importance des genitalia dans la systématique des Drosophilidae est considérable : leur étude a en effet permis la découverte de nombreuses espèces préalablement confondues en raison de la similitude de leur morphologie externe (Planche I).

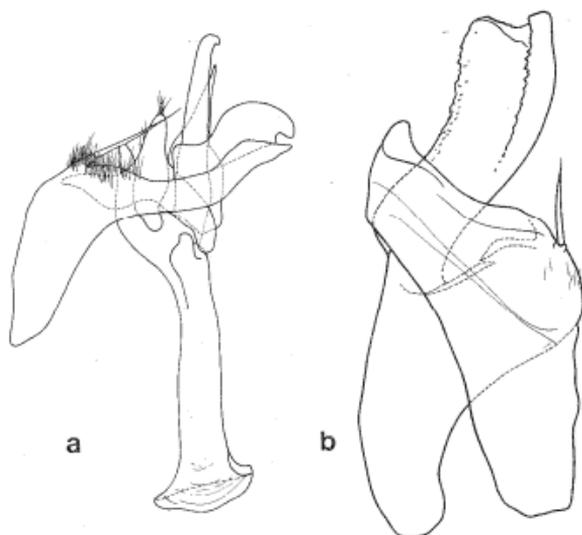
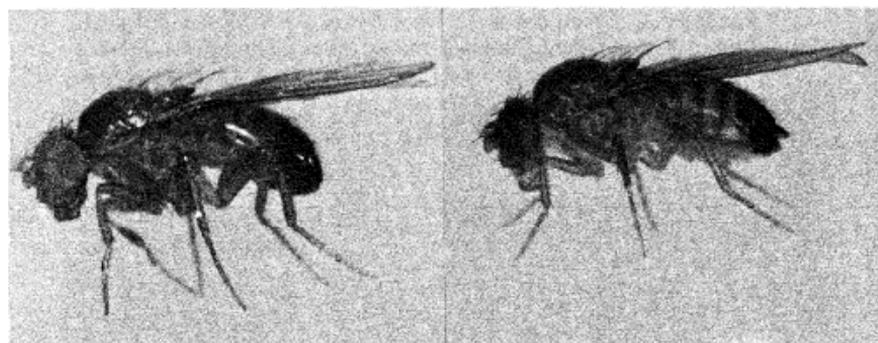


Fig. 7. — Hypandrium, phallus et paramères chez les Drosophilidae : a, *Drosophila teissieri*, présence de deux paires de paramères ; b, *Zaprionus mascariensis*, absence de paramères.

Le cas du sous-groupe *melanogaster* concrétise parfaitement une telle assertion. Ce sous-groupe comprend actuellement six espèces qui, énumérées suivant la chronologie de leur découverte, sont : deux cosmopolites, *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 et *Drosophila simulans* Sturtevant, 1919, et quatre africaines, *Drosophila yakuba* Burla, 1954, *Drosophila teissieri* Tsacas, 1971, *Drosophila erecta* Tsacas et Lachaise, 1974 et *Drosophila mauritiana* Tsacas et David, 1974.

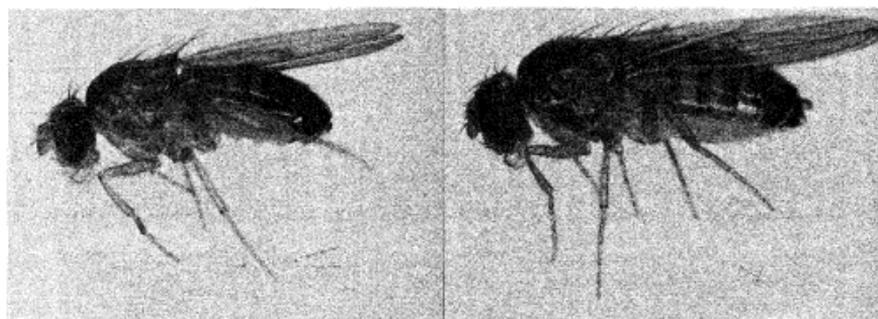
Si des arguments biologiques, relatés plus haut, ont initialement permis la séparation de *simulans* et de *melanogaster*, l'existence des quatre autres espèces a été révélée tout d'abord par l'observation des genitalia de spécimens récoltés dans la nature. C'est après le décèlement de différences significatives dans leur genitalia que ces espèces ont été soumises à un contrôle génétique (tests d'hybridation) qui a confirmé leur validité. *Mauritiana* et *simulans* forment un couple d'espèces jumelles, plus proches que le couple classique *melanogaster-simulans* (David et al., 1974). *Mauritiana* donne avec *simulans* des hybrides femelles fertiles, quel que soit le sens des croisements, et pas de mâles ou des mâles stériles suivant que *mauritiana* ou *simulans* sont pris comme parents femelles. Avec les trois autres espèces, l'hybridation est beaucoup plus difficile (*teissieri*) voire impossible.



♂

D.yakuba

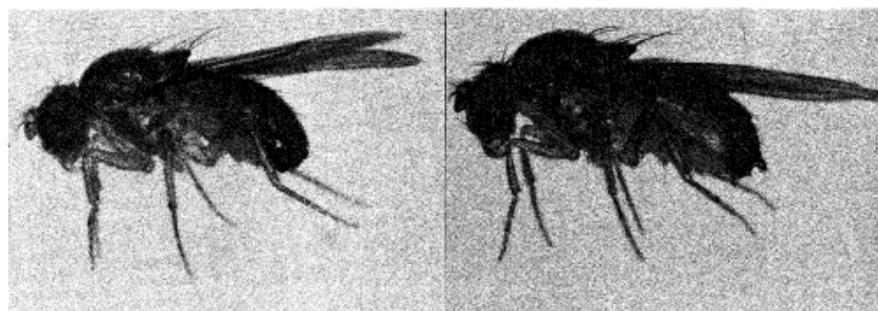
♀



♂

D.melanogaster

♀



♂

D. teissieri

♀

Planche I. - Trois des six espèces du sous-groupe *Drosophila melanogaster*, aspect extérieur pratiquement identique (d'après Lemeunier, 1971).

Le degré de différenciation des genitalia de ces espèces suit celui de l'isolement reproductif. Sur la base de la conformation de l'appareil copulateur mâle, ces six espèces peuvent être scindées en deux complexes : *melanogaster-simulans-mauritiana* et *yakuba-erecta-teissieri*. Les trois premières se caractérisent par un epandrium semblable, ne différant guère que par la forme de son expansion postérieure ; leur phallus est également du même type, quoique la forme soit différente et que le nombre et la disposition des dents qu'il porte soient propres à chacune des espèces. Il y a donc pour ces trois espèces une homogénéité dont témoignent les pièces d'origines tergale aussi bien que sternale. Dans le second complexe, cette homogénéité fait défaut. Pour chacune de ses trois espèces, l'epandrium est sensiblement différent et le phallus affecte une forme particulière. De plus, chacune d'elles possède un caractère qui lui est propre : *yakuba* une pièce impaire à la base du phallus et un prolongement des plaques anales, *erecta* un epandrium à bord ventral très allongé, *teissieri*, une dent sur l'epandrium (Fig. 8, Planche II).



Fig. 8. — L'epandrium des six espèces du sous-groupe *Drosophila melanogaster* : a, *melanogaster* ; b, *simulans* ; c, *teissieri* ; d, *mauritana* ; e, *yakuba* ; f, *erecta*.

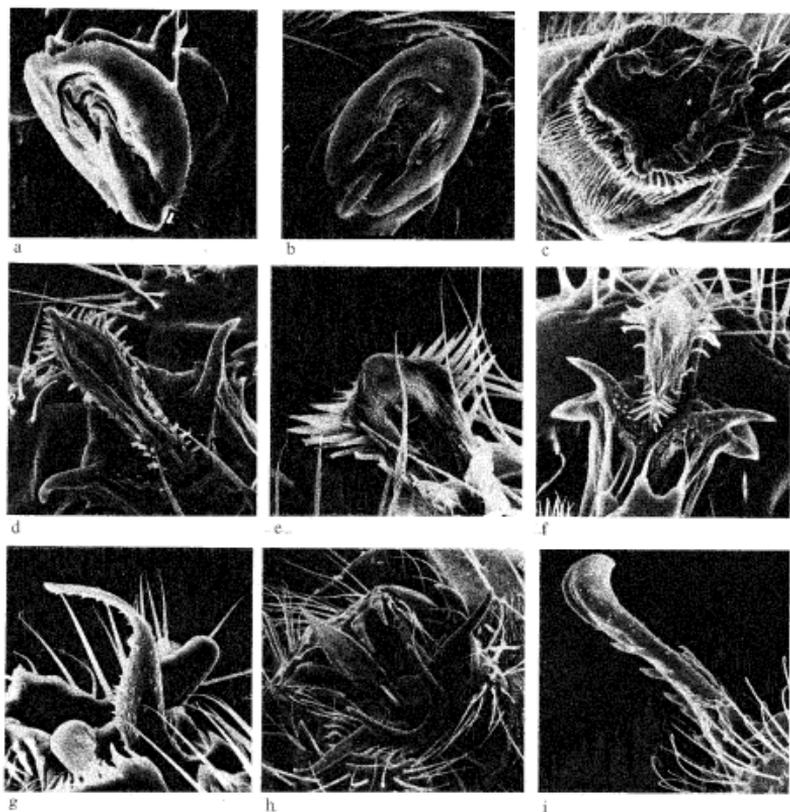


Planche II. — a — b, extrémité du phallus de *Zaprionus tuberculatus* (a) et *Z. sepsoides* (b) ; ouverture génitale femelle de *Drosophila melanogaster* (c) ; phallus et organes annexes des six espèces du sous-groupe *Drosophila melanogaster* : *melanogaster* (d), *simulans* (e), *mauritiana* (f), *yakuba* (g), *teissieri* (h), *erecta* (i). Grossissements : a et b : 1 200, c 500, d : 375, e : 500, f : 375, g : 750, h : 225, i : 375 (d'après Tsacas et al, 1976, a-b ; Tsacas, 1975, c)

Les genitalia femelles du sous-groupe *melanogaster* sont au contraire pratiquement identiques, à l'exception de ceux de *teissieri* et à moindre degré ceux de *erecta* dont l'ovipositeur présente une distribution originale des dents marginales (Fig. 9).

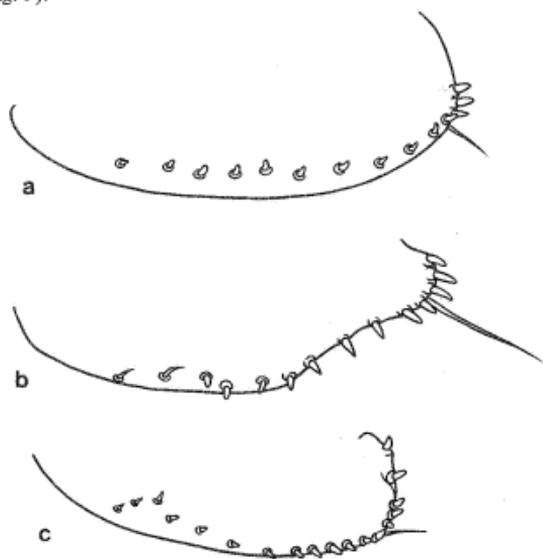


Fig. 9. — L'ovipositeur de trois espèces du sous-groupe *Drosophila melanogaster* : a, *Drosophila mauritiana* ; b, *D. teissieri* ; c, *D. erecta*.

Un autre exemple célèbre d'espèces jumelles, dont la mise en évidence a suivi le même processus que pour *simulans*, est constitué par *Drosophila pseudo-obscura* Frolova, 1929 et *Drosophila persimilis* Dobzhansky et Epling, 1944. Interprétées tout d'abord, par Lancefield (1929), comme races A et B de *Drosophila obscura* Fallén, 1823, elles n'ont été reconnues comme bonnes espèces qu'en 1944, par Dobzhansky et Epling. Mais ces auteurs, considérant qu'il n'existait entre elles aucun caractère différentiel, en faisaient un exemple d'"espèces biologiques", les opposant ainsi aux "espèces morphologiques". En fait, Rizki a publié, en 1951, une étude de leurs genitalia mâles respectifs, établissant que certains caractères du phallus et des paramères permettaient de les reconnaître morphologiquement (Fig. 10).

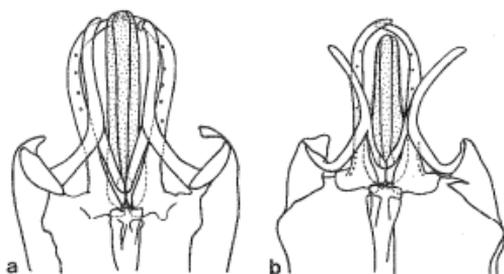


Fig. 10. — Comparaison du phallus et des paramères entre *Drosophila pseudoobscura* (a) et *D. persimilis* (b) (d'après Rizki, 1951).

Dans le sous-groupe *nasuta* du groupe *immigrans*, les espèces *Drosophila kohkoa*, *Drosophila pulaua* et *Drosophila kepulauanana* ont été décrites par Wheeler (Wilson et al, 1969) d'après des caractères fournis par les chromosomes polytènes, mais ce même auteur a décelé de petites différences sur la face ventrale du phallus (Fig. 11).

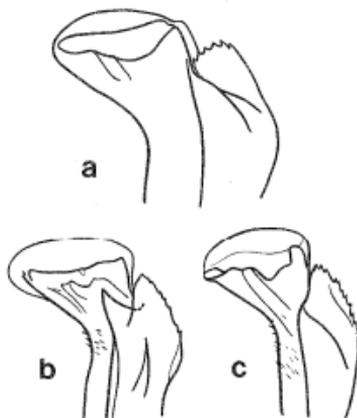


Fig. 11. — Extrémité du phallus chez trois espèces jumelles du sous-groupe *Drosophila nasuta* : a, *Drosophila pulaua* ; b, *D. kepulauanana* ; c, *D. kohkoa*. (d'après Wilson et al., 1969).

Dans l'état présent de nos connaissances, on constate que rares sont les espèces qui ne sont pas reconnaissables par la structure de leurs genitalia mâles. Elles appartiennent à différents groupes du sous-genre *Drosophila* s. str. et

Sophophora ; mais il en existe sûrement d'autres dans le sous-genre *Scaptodrosophila*, dont l'étude est beaucoup moins avancée en raison des difficultés d'élevage de la grande majorité des espèces ; de la même manière, l'homogénéité du groupe *willistoni* pose beaucoup de problèmes aux taxinomistes, même si l'on excepte le cas de *Drosophila paulistorum* dont il sera question plus loin. *Drosophila pallidosa* Bock et Wheeler forme avec *Drosophila ananassae* Doleschall, un couple d'espèces totalement indiscernables morphologiquement ; Bock et Wheeler (1972) disent de ces deux espèces "Although the genus *Drosophila* abounds in pairs or groups of exceedingly similar species, there are few that cannot be separated by detailed examination of the male genitalia and in this respect *ananassae* and *pallidosa* are exceptional".

Quoi qu'il en soit, répétons que les genitalia mâles présentent des caractères qui permettent, à de rares exceptions près, la reconnaissance des espèces. Tous les constituants de cet appareil sexuel n'ont pas été affectés simultanément, ni au même degré, par les spéciations. En général, c'est le phallus qui, chez les espèces les plus affines, présente le premier des modifications de structure ; sont ensuite touchées les autres pièces et plus particulièrement celles d'origine sternale. Cet ordre n'est cependant pas absolu et l'on connaît des exemples d'espèces ayant des phallus presque identiques, alors que les epandrium sont déjà assez différenciés. *Drosophila eoundo* Tsacas et Chassagnard est largement répandue en Afrique Occidentale et en Ouganda ; sur le Mont Ruwenzori, on la trouve jusqu'à une altitude de 1 500 m environ ; partout elle montre une remarquable stabilité. Mais, sur le Ruwenzori existe également une autre espèce, non encore décrite, très voisine de *eoundo*, mais dont elle diffère par la forme de l'epandrium et des forceps plus que par celle du phallus (Fig. 12).

Il n'y a donc pas de règle générale concernant l'ordre suivant lequel s'effectue la différenciation des constituants des genitalia, ou l'importance que revêtent leurs déviations.

Aussi est-il raisonnable, lorsque l'on est contraint de ne travailler que sur du matériel mort, d'exploiter, en vue de la reconnaissance d'une éventuelle espèce nouvelle, l'ensemble des informations morphologiques que peuvent fournir les différentes pièces des genitalia, même si l'on accorde aux modifications du phallus une valeur taxinomique quelque peu privilégiée.

Il faut remarquer que l'importance attribuée au complexe génital mâle dans les discriminations spécifiques ne signifie pas forcément que l'intégrité des espèces soit tributaire d'un isolement mécanique. On se souvient que Dufour (1844), impressionné par la complexité de ces structures copulatrices des Insectes, a, le premier, émis la théorie fameuse de la clé et de la serrure. Mais on sait aujourd'hui que des mouches mâles d'une espèce A, possédant des genitalia différant en structure ou en taille de ceux d'une espèce B peuvent néanmoins s'accoupler avec les femelles B. Leurs genitalia ne constituent donc pas la barrière catégorique supposée par Dufour. Ceci s'explique, chez les *Drosophi-*

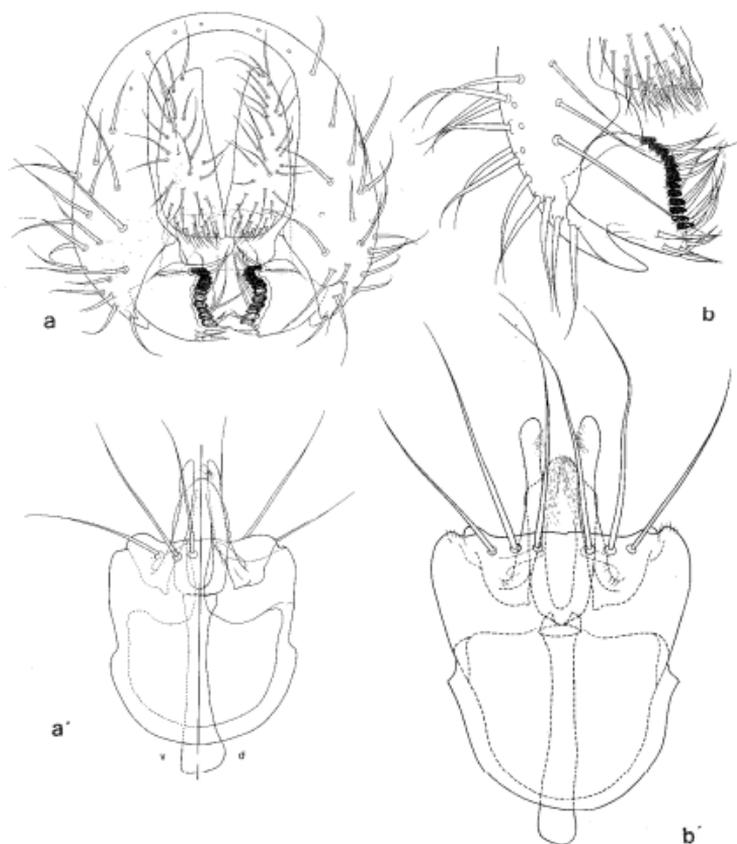


Fig. 12. — Comparaison des genitalia entre *Drosophila eoundo* (a, a') et *Drosophila* sp. aff. *eoundo* du Bwamba — Pass, Ruwenzori (b, b') (en partie d'après Tsacas et Chassagnard, 1976).

lidae, par le fait que l'appareil génital femelle, l'ovipositeur, ne possède aucune structure spécialement adaptée à celles du mâle ; il est constitué par deux valves entre lesquelles s'ouvre l'orifice génital, suivi par une vulve à parois membranueuses et extensibles (Tsacas, 1975). Mayr (1970) a émis l'hypothèse que les particularités spécifiques des genitalia mâles résultaient d'un effet pléiotrope de nombreux gènes des espèces respectives ; mais la labilité relative que manifestent ces structures lors des spéciations, puis leur canalisation stricte sous des états

nouveaux devenus efficaces, alors que rien ne leur correspond morphologiquement dans le sexe femelle, pourtant spécifiquement réceptif, posent un difficile problème évolutif.

Si toute référence aux critères morphologiques a disparu de toutes les définitions modernes de l'espèce, qui se veulent absolues, ils n'en permettent pas moins, chez les Drosophilidae comme dans beaucoup d'autres groupes, l'identification de la très grande majorité des espèces et conservent, de ce fait, une très grande valeur pragmatique, justifiant la place qui leur a été accordée dans ce qui précède. Il est bien évident d'ailleurs que, si théoricien que l'on puisse être, le premier contact que l'on ait avec tout groupe d'êtres vivants, peut-être en fonction des qualités et des limites de l'arsenal sensoriel humain, est d'ordre visuel et concerne donc des caractères morphologiques. Mais il est également certain que bien des déterminations "morphologiques", dans les groupes *repleta* et *willistoni* par exemple, exigent, lorsque cela est possible, une confirmation cytogénétique, éthologique, et en définitive biologique. L'étude de tels exemples a considérablement aidé à la compréhension des processus de spéciation et l'abondante littérature dont ils ont fait l'objet montre l'importance, dans ce domaine, des recherches poursuivies sur les Drosophilidae.

Il convient, avant d'aborder l'examen de critères, autres que morphologiques, de l'espèce chez les Drosophiles, de signaler l'importance des données biologiques dans la détermination des espèces et dans l'estimation des distances évolutives que l'on peut inférer des différences morphologiques observées.

Il est actuellement presque impossible de déterminer, sur des bases évidemment morphologiques, des spécimens isolés dont on ignore l'origine géographique ; ceci tient aux lacunes déjà évoquées de nos connaissances sur la faune de certaines régions, mais aussi au fait que des espèces affines sympatriques présentent souvent, sans doute par renforcement, des caractères morphologiques plus divergents que d'autres espèces du même complexe, mais vivant en allopatrie.

Dans le groupe d'espèces *Drosophila simulivora* existent trois espèces identifiables par leurs genitalia : *simulivora* Tsacas et Disney, *cogani* Tsacas et Disney et *gibbinsi* Aubertin ; les deux premières cohabitent en Afrique occidentale, la troisième vit en Afrique orientale. Les deux premières sont sympatriques, au point que l'on peut trouver, côte à côte, sous une même feuille, des pupes des deux espèces ; leurs caractères différentiels sont tels que la détermination en est facile (Fig. 13). Au contraire, *cogani* et *gibbinsi*, qui occupent des aires disjointes, sont tellement proches que leur identification est difficile (Tsacas et Disney, 1974).

Un cas similaire est fourni par certaines espèces du sous-genre *Euscaptomyza*, du genre *Scaptomyza*. La répartition de *Scaptomyza (Euscaptomyza) chylizosoma* Séguéy couvre les montagnes de l'Afrique de l'Est, Elgon ainsi que Ruwenzori où vit également *S. (E.) kilembea* Tsacas ; les deux

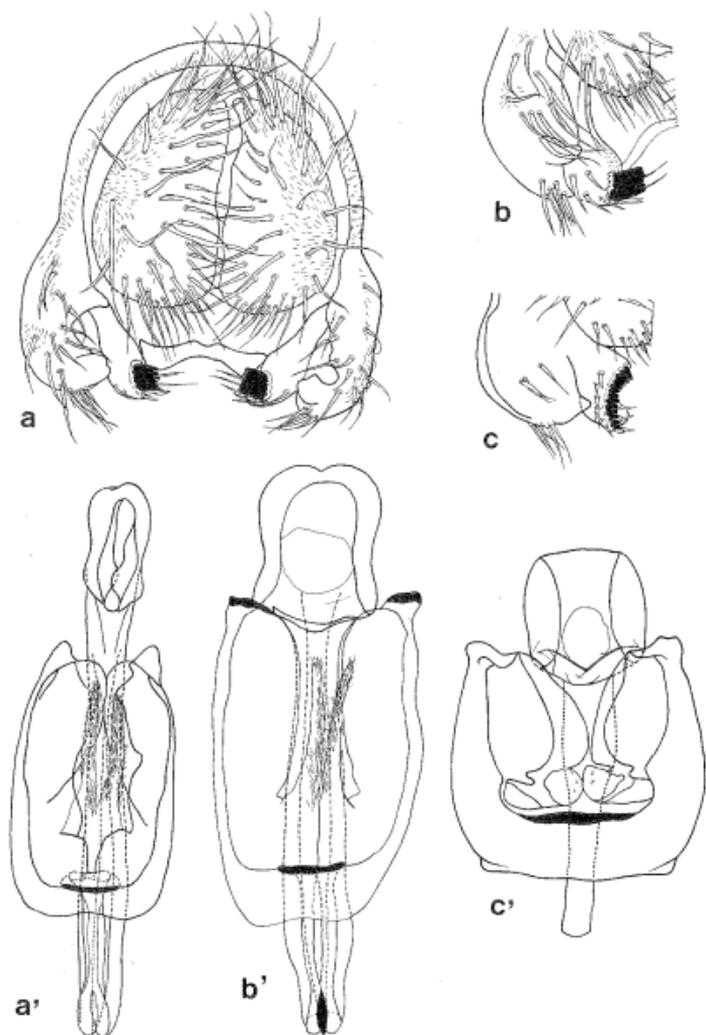


Fig. 13. — Comparaison des genitalia de trois espèces du groupe *Drosophila simulivora* : a, a', *Drosophila cogani* ; b, b', *D. gibbinsi* ; c, c', *D. simulivora* (d'après Tsacas et Disney, 1974).

espèces présentent des caractères distinctifs très nets et leur identification ne soulève aucun problème. Au contraire, *S. (E.) deemingi* Tsacas, de la dorsale Camerounaise, est très proche et difficile à distinguer de *S. (E.) chylizosoma* (Tsacas, 1972) (Fig. 14).

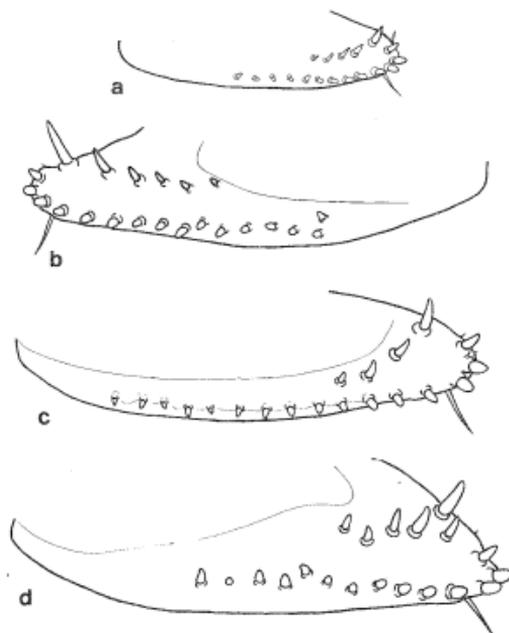


Fig. 14. — Comparaison des ovijecteurs des espèces du sous-genre *Euscaptomyza* du genre *Scaptomyza* : a, *S. (E.) deemingi* ; b, *S. (E.) kilemba* ; c, *S. (E.) chylizosoma* du Mt. Elgon ; d, *S. (E.) chylizosoma* du Ruwenzori (d'après Tsacas, 1972).

Les notions de sympatrie ou d'allopatrie auxquelles il vient d'être fait référence sont grossières, mais nous manquons encore d'informations précises sur la répartition des espèces citées.

S'il n'a été question jusqu'ici que de la morphologie des adultes, c'est que les stades préimaginaux de la plupart des espèces de *Drosophilidae* sont inconnus, même pour des formes élevées depuis longtemps au laboratoire : les auteurs négligent le plus souvent de donner une description des œufs, des larves, ou des pupes. Tout au plus figurent-ils parfois quelques détails de ces stades, notamment pour l'œuf, moins pour caractériser une espèce que pour faciliter son classement dans le système existant.

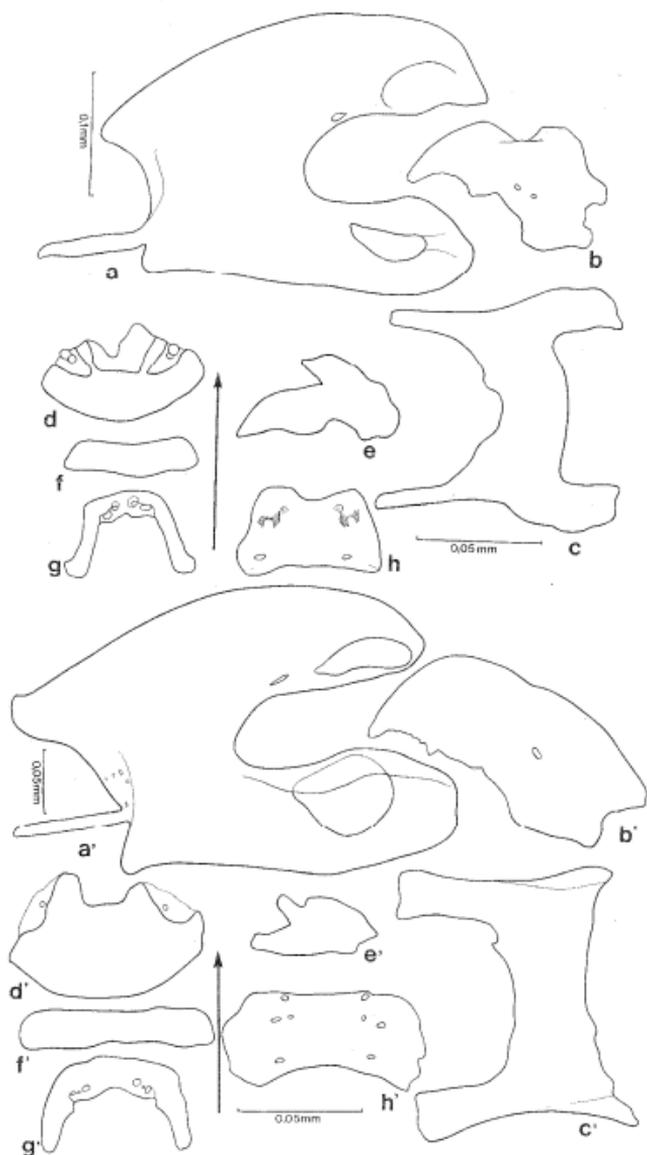


Fig. 15. — Comparaison des pièces buccales larvaires de deux espèces affines du groupe *Drosophila simulivora* ; a - h, *Drosophila simulivora* ; a' - h', *D. cogani* (d'après Tsacas et Disney, 1974).

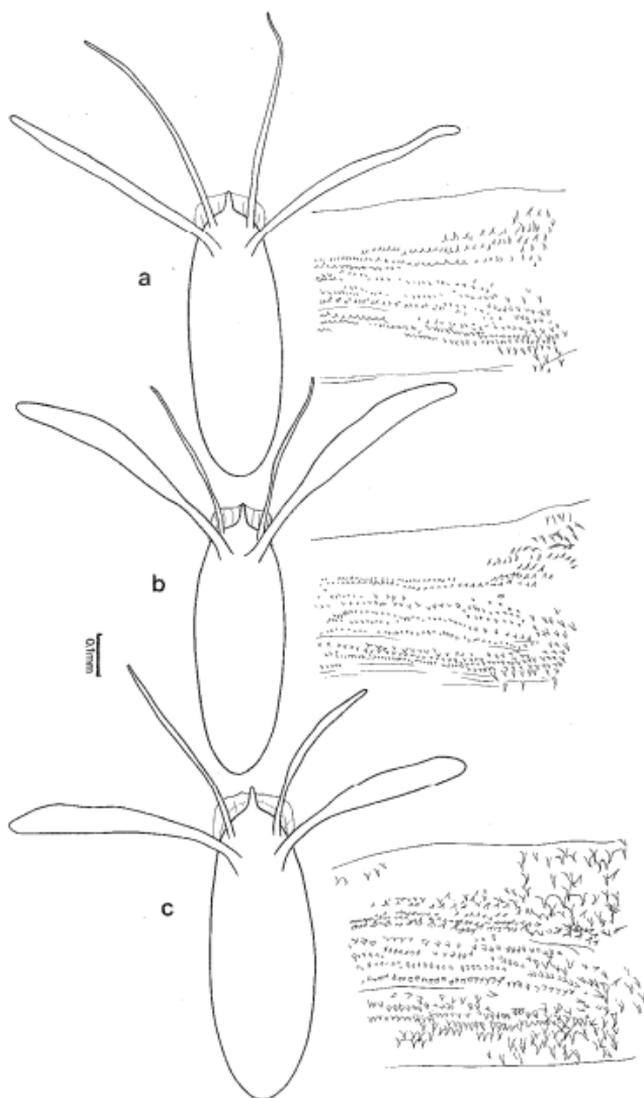


Fig. 16. — Comparaison des œufs et des spinules de la région ventrale des pupes, pour des espèces du complexe *Zaprionus tuberculatus* : a, *Zaprionus tuberculatus* ; b, *Z. sepsoides* ; c, *Z. mascariensis* (d'après Tsacas et al., 1976).

Les larves et pupes de Drosophilidae et surtout du genre *Drosophila* n'offrent que peu de caractères spécifiques, dont l'observation est souvent difficile ; ils résident principalement dans l'armature bucco-pharyngienne, mais le nombre et la disposition des digitations des cornes respiratoires et des spinules ventrales des segments thoraciques ou abdominaux, la disposition des mamelons des derniers segments abdominaux, etc. ont aussi été utilisés.

Okada (1968) a rassemblé dans un ouvrage les descriptions des stades préimaginaux de pratiquement toutes les espèces qu'il entretenait en élevage ou pour lesquelles des données avaient été publiées. Il a également montré tout le profit que l'on pouvait en tirer, non seulement pour la taxinomie, mais aussi pour la connaissance évolutive du groupe. Il n'a malheureusement été suivi que par de rares spécialistes.

Drosophila simulivora et *Drosophila cogani*, dont il a été question plus haut, peuvent être distinguées sans difficulté à l'état larvaire et nymphal, (Fig. 15) ce qui facilitera sûrement leur recherche ultérieure sur le terrain.

Zaprionus tuberculatus Malloch et *Z. sepsoides* Duda, longtemps considérées comme synonymes, peuvent être distinguées sans aucune ambiguïté par la forme des filaments de leurs œufs (Fig. 16) (Tsacas et al. sous presse).

Il est évident que les recherches dans les domaines de l'écologie, de la dynamique des populations, de la spéciation... tireraient grand profit d'une connaissance extensive des stades préimaginaux des Drosophilides. Lachaise (sous presse), grâce à l'identification des œufs pondus sur les fruits de *Ficus capensis* en Côte-d'Ivoire, a pu étudier la localisation et la succession des pontes des espèces vivant sur ces fruits.

En résumé, l'importance des critères morphologiques dans la taxinomie spécifique des Drosophilidae reste considérable, et il faut souligner les espoirs que fait naître, pour la discrimination de structures particulièrement fines, l'utilisation récente des immenses possibilités de la microscopie à balayage ; l'exemple de *Zaprionus tuberculatus* et *Z. sepsoides* est, à cet égard, très prometteur (Planche II). Il est certain qu'il existe des espèces strictement biologiques et que les groupes d'espèces très affines poseront toujours de redoutables problèmes d'identification morphologique, problèmes qui tiennent au jeu, apparemment fantaisiste, des spéciations et aux sensibilités différentielles des structures vis-à-vis des divergences génétiques qui ont accompagné ces spéciations. Une phrase de Throckmorton (1965) exprime bien cette complexité : "In most instances in *Drosophila*, closely related species are complex mosaics of the characteristics of their nearest relatives. They show, individually, very little that is unique to themselves. They show, instead, unique combinations of the characters found among other close relatives".

B — LES CRITERES CHROMOSOMIQUES DE L'ESPECE CHEZ LES *DROSOPHILIDAE*

Quel que soit le degré de finesse auquel sont parvenues ou parviendront les analyses de morphologie externe ou d'anatomie, certaines espèces de *Drosophilidae*, connues ou à découvrir, bien validées par les tests de croisements, échappent ou échapperont à l'acuité séparatrice des observations morphologiques. Ce sont des critères chromosomiques qui, jusqu'à présent, ont remédié le plus efficacement à de telles insuffisances dans la définition des espèces de *Drosophiles*. Il ne sera question ci-dessous que de l'intérêt taxinomique des structures chromosomiques, dont l'importance génétique est connue depuis les travaux de l'école de Morgan et l'avènement de la "théorie" chromosomique de l'hérédité. A ce point de vue, l'étude des chromosomes de *Drosophilidae*, qu'elle se limite à la simple description des caryotypes métaphasiques ou se situe au niveau infiniment plus précis des séquences de bandes d'ADN des chromosomes polytènes larvaires, reste d'ordre morphologique : ce sont surtout des raisons historiques et méthodologiques qui justifient qu'on sépare toujours les critères chromosomiques des caractères morphologiques (sous-entendu externes ou organiques) traditionnels.

Les caryotypes des *Drosophilidae* sont établis de préférence, pour toutes les souches que l'on sait entretenir en élevage, d'après les images métaphasiques de cellules en division du cerveau de larves âgées ; pour les espèces dont l'élevage est impossible, on utilise la lignée germinale des mâles capturés dans la nature.

A l'intérieur du genre *Drosophila*, le nombre haploïde des chromosomes est remarquablement peu élevé ; il varie de $n = 3$ à $n = 7$ (*D. trispina*), $n = 6$ (cinq chromosomes en bâtonnets et un punctiforme), représentant, d'après Patterson et Stone (1952), le nombre primitif.

Le critère caryotypique reste, au plan spécifique, de peu d'utilité chez les *Drosophiles* : des espèces jumelles aussi bien que des formes plus éloignées peuvent présenter des caryotypes identiques.

La sous-groupe *mulleri* du groupe *repleta* (sous-genre *Drosophila* s. str.), étudié par Wassermann (1962), montre bien les limites de son utilisation. Les caryotypes de 23 espèces (sur les 27 que compte le sous-groupe) sont connus ; ils appartiennent à huit types caryologiques ; trois espèces ont leur garniture propre, mais les vingt autres se répartissent par ensembles de deux, trois et même huit espèces dans les cinq autres caryotypes ; or, cette répartition caryotypique ne reflète même pas les relations phylogéniques des espèces : les groupes de formes affines : *mulleri* et *aldrichi*, *wheeleri* et *longicornis*, *arizonensis* et *mojavensis*, *meridiana ricensis*, *promeridiana* et *meridionalis* ont des images métaphasiques identiques ; mais il en va de même pour des groupes d'espèces ne possédant que des affinités plus lointaines, comme : *martensis* et *hamatofila*, *stalker* et *ritae*, *tira* et *nigricurria* (Fig. 17).

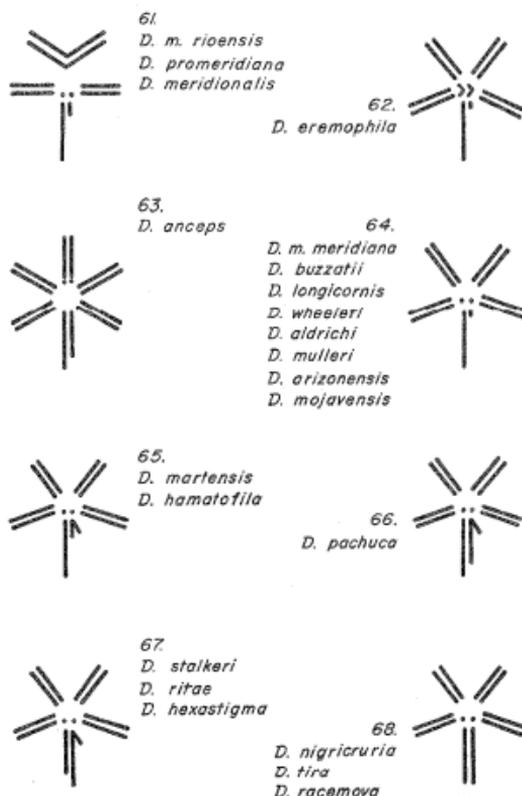


Fig. 17. — Caryotypes des espèces du sous-groupe *mulleri* du groupe *Drosophila repleta* (d'après Wassermann, 1962).

La forme des chromosomes métaphasiques de petite taille, n'apporte guère davantage d'informations utilisables au plan spécifique ; les aberrations chromosomiques, utilisées par Dobzhansky pour corriger les cartes statistiques établies d'après les taux de crossing-over, sont difficilement décelables et ne concrétisent que des variations infra-spécifiques. Il en va de même pour la variabilité qui affecte dans certains cas l'hétérochromosome Y. Un bon exemple d'un tel polytypisme ou polymorphisme s'observe dans le sous-groupe *nasuta* du groupe *immigrans* (sous-genre *Drosophila* s. str.) des régions orientale et australienne (Wilson et al. 1969) (fig. 18). Des souches d'origines géographiques

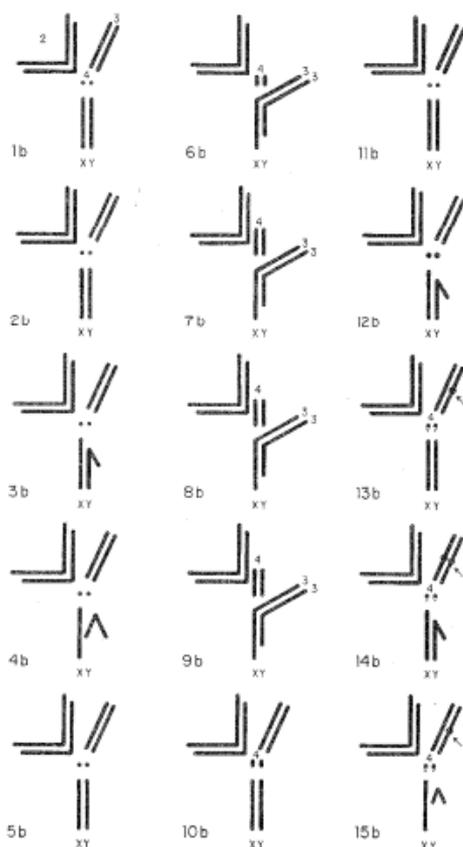


Fig. 18. — Caryotypes des espèces du sous-groupe *nasuta* du groupe *Drosophila immigrans* : 1-4, *D. sulfurigaster* ; 5, *D. pallidifrons* et *pulaua* ; 6-9, *D. albomicans* (6, Thaïlande ; 7-9 — Taiwan) ; 10, *D. kepulauan* ; 11-15, *D. kohkoa* (d'après Wilson et al., 1969).

différentes de *Drosophila sulfurigaster* peuvent posséder des Y différents : cet Y est en forme de J chez celles de Nouvelle Guinée et en V chez celles d'Australie ; chez la sous-espèce *D. s. albostrigata* existent trois types de chromosomes Y, en bâtonnet, en J ou en V : tous trois sont présents dans une population des Iles Philippines, mais deux seulement (J et V) sont rencontrés dans celle de Palawan ; certaines souches du Sarawak (Malaisie), ont un Y en J, d'autres un Y en bâtonnet ; au Cambodge et en Thaïlande, aucune souche ne possède d'Y en

bâtonnet. A l'inverse de cette situation, et dans le même sous-groupe *nasuta*, *D. pallidifrons* et *D. pulaua*, bien différentes, ont le même caryotype qui, de plus, ne présente aucune variabilité.

Si le critère caryotypique s'avère donc peu discriminant ou d'utilisation délicate, les chromosomes polytènes des glandes salivaires des larves de *Drosophila* permettent au contraire des analyses d'une extrême finesse, en raison de leur gigantisme et de la distribution, sur toute leur longueur, de plusieurs milliers de bandes colorables au Feulgen, à l'orcéine acétique ou au carmin acétique (Fig. 19). Les séquences de ces bandes constituent un excellent critère spécifique

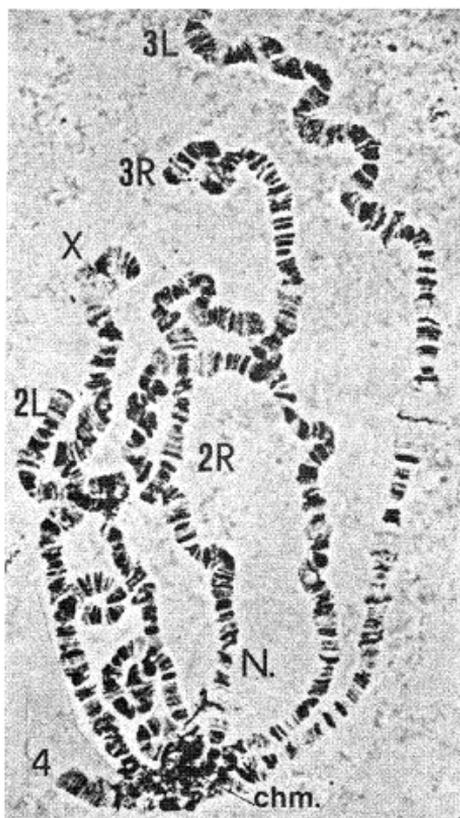


Fig. 19. — Chromosomes polytènes d'une espèce du sous-groupe *melanogaster* : *Drosophila erecta* (d'après Lemeunier, 1973).

et permettent, dans la plupart des cas, la séparation d'espèces morphologiquement très voisines et homocaryotypiques. Mais l'utilisation des chromosomes géants implique que l'élevage des mouches soit possible. Il convient, en outre, de ne pas attribuer de valeur spécifique aux simples aberrations chromosomiques. Enfin, si les cytogénéticiens ont longtemps estimé qu'il ne pouvait exister d'espèces possédant des chromosomes polytènes identiques, on connaît aujourd'hui, parmi les formes ayant même caryotype, d'assez nombreuses espèces homoséquentielles.

Il n'est pas question de rappeler ici les nombreux cas d'espèces affines entre lesquelles des différences séquentielles ont été observées. Citons simplement celui d'un des rares couples d'espèces jumelles existants aux Iles Hawaii, *D. attigua* et *D. primaeva* ; elles ont été reconnues grâce à une analyse chromosomique (Carson et al. 1970) et c'est seulement secondairement que de légers caractères distinctifs ont été reconnus sur le phallus.

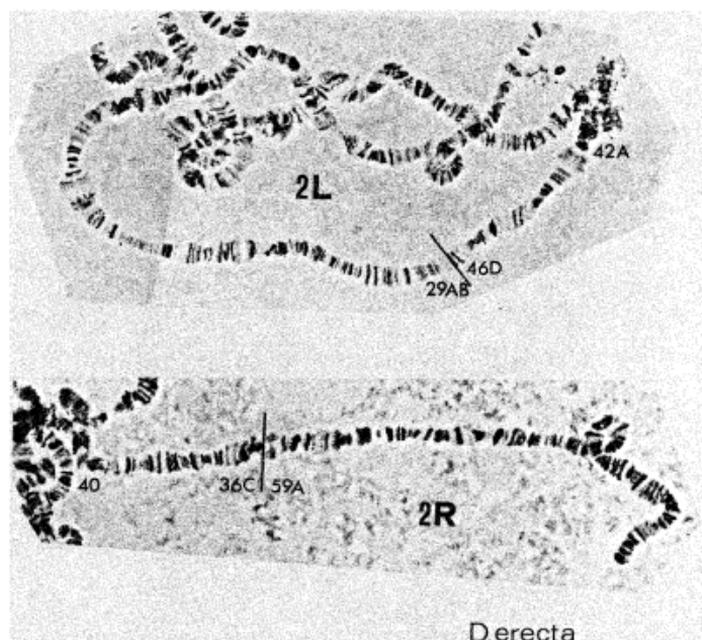


Fig. 20. — Deuxième paire (2L et 2R) des chromosomes polytènes de *Drosophila erecta* montrant l'inversion péricentrique In (2 LR) 36 C 46 D.

L'étude des chromosomes géants a également permis des reconstitutions phylogéniques intéressantes. Par exemple, les six espèces actuellement connues du sous-groupe *melanogaster* ont toutes même caryotype : $n = 4$ (2 chromosomes en V, un chromosome en bâtonnet et un punctiforme) ce qui se traduit, pour les chromosomes géants, par cinq longs bras et un bras court (2L, 2R, 3L, 3R, 4 et X). L'analyse des séquences de bandes (Lemeunier et Ashburner, sous presse) montre que *D. melanogaster*, *D. simulans* et *D. mauritiana* forment un complexe homogène, *simulans* et *mauritiana* étant même homoséquentielles et différant de *melanogaster* par une seule inversion majeure, paracentrique. Le second groupe d'espèces, avec *D. erecta*, *D. teissieri* et *D. yakuba*, forme un ensemble moins homogène que le précédent, avec sept inversions par rapport à la séquence standard de *melanogaster* (Fig. 20). La filiation des six espèces est aujourd'hui bien établie, mais le sens dans lequel sont survenues les spéciations successives reste incertain, comme c'est souvent le cas pour les interprétations phylogénétiques : rien ne prouve, de manière irréfutable, que *D. melanogaster* soit l'espèce ancestrale du sous-groupe (Fig. 21).

Il paraît assez paradoxal que les espèces homoséquentielles présentent le plus souvent, les unes par rapport aux autres, des caractères morphologiques plus divergents que ceux qui séparent des espèces chromosomiquement différenciables. Tel est pourtant le cas pour *D. pallidifrons* et *D. pulaua*, beaucoup plus faciles à identifier que les espèces *pulaua*, *kepulauan* et *kohkoa* qui, non seulement ne sont pas homoséquentielles, mais possèdent des caryotypes différents. De même, *D. mauritiana* a été détectée par la forme de son épandrium et ce sont des études cytogénétiques ultérieures qui ont établi son homoséquentialité avec *D. simulans*. Parmi les Drosophilides des Iles Hawaii existent également des espèces homoséquentielles aisément reconnaissables par les caractères sexuels des mâles.

L'existence même de ces espèces homoséquentielles prouve, contrairement à l'opinion de certains cytogénéticiens qui estimaient que toute spéciation mettait en jeu des mutations chromosomiques, que c'est au niveau moléculaire que se situe, dans leur cas, les différences génétiques spécifiques.

On trouve donc, chez les Drosophilidae, une sorte de balance, hautement satisfaisante pour le taxinomiste, entre les portées spécifiques respectives des critères morphologiques et chromosomiques : les critères chromosomiques permettent presque toujours de séparer les espèces difficilement identifiables ou non identifiables d'un point de vue morphologique ; quant aux espèces homoséquentielles, pour lesquelles la discrimination chromosomique est en défaut, elles sont, en règle générale, morphologiquement reconnaissables.

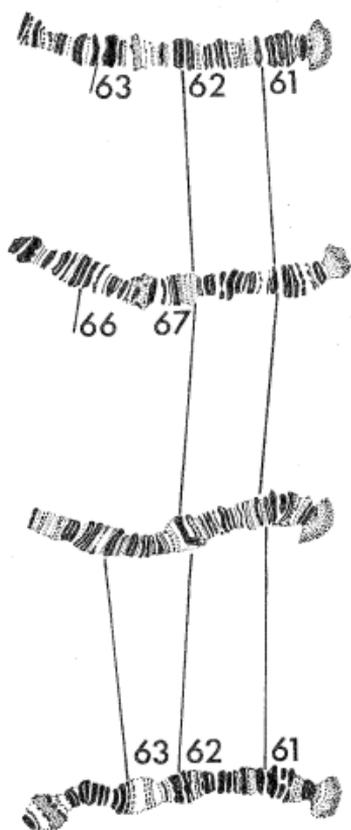


Fig. 21. — Extrémité du bras gauche de la paire 3 (3L) chez les quatre espèces du sous-groupe *Drosophila melanogaster* : de haut en bas, *D. melanogaster*, *D. yakuba*, *D. teissieri*, *D. erecta* (d'après Lemeunier, 1973).

C — LES CRITERES ETHOLOGIQUES CHEZ LES *DROSOPHILIDAE*

L'isolement éthologique joue un rôle souvent essentiel au cours des spéciations et dans le maintien de l'intégrité des espèces (voir Dobzhansky 1970 et Mayr, 1963 et 1970, pour les références). Chez les *Drosophilae*, de nombreuses expériences, effectuées par divers auteurs, ont montré toute l'importance que revêt l'acquisition de caractéristiques différentes du comportement, dans l'édition de barrières efficaces vis-à-vis des croisements illégitimes.

Par "espèce éthologique", on peut entendre toute espèce qui ne diffère des formes voisines que par un caractère éthologique ou chez laquelle un caractère de cette nature prédomine sur tous les autres, qu'ils soient morphologiques ou caryologiques.

Il n'est pas question d'évoquer ci-dessous tous les cas où des faits comportementaux ont aidé au progrès des connaissances taxinomiques, dans la famille des *Drosophilidae*. Seuls seront développés deux exemples d'une récente discrimination d'espèces éthologiques, ainsi que l'importance spécifique des sons émis par les mâles lors des parades nuptiales.

En 1966, est parue une série de travaux concernant les *Drosophila ananassae* des îles du Pacifique Sud (Samoa et Fiji) (Futch, Johnson et al., Narise, Spieth, Stone et al.). Les populations de ces îles diffèrent par la coloration, sombre (*D. ananassae* typique) ou claire, des derniers tergites abdominaux. Sur la base de ces travaux, Bock et Wheeler (1972) ont considéré la forme claire comme une espèce distincte, nommée *D. pallidosa*. Futch (1973) a repris ces travaux en effectuant une analyse plus approfondie du problème. *D. ananassae* est une espèce à large répartition tropicale et subtropicale, alors que *D. pallidosa* est endémique dans les îles Fiji et Samoa. Une comparaison de leurs chromosomes polytènes et surtout l'existence, chez les deux espèces, de femelles capables de se reproduire parthénogénétiquement, ont suggéré à l'auteur la possibilité d'échanges géniques entre les deux formes. Des expériences d'hybridation au laboratoire, par la technique d'absence de choix, ont montré que la fertilité tombe à 80 p. cent (résultats expérimentaux des croisements intraspécifiques pour l'une et l'autre espèces) à 12,0 p. cent (croisements femelles *D. ananassae* x mâles *D. pallidosa*) où même à 4,33 p. cent (croisements femelle *D. pallidosa* x mâles *D. ananassae*), les hybrides étant fertiles. Une analyse génétique appropriée, pour laquelle nous renvoyons au texte original, ainsi que l'observation directe de la parade nuptiale des deux espèces, ont permis à Futch de conclure : "the two species are genetically distinct and their separation is maintained mainly by strong mating discrimination." Quant aux hybrides fertiles, qui peuvent occasionnellement se produire dans la nature, ils sont "probably reabsorbed by the parent populations".

C'est dans la position des ailes, lors de leurs vibrations pré-nuptiales, que réside la différence de comportement la plus "visible" des deux espèces : ces ailes forment avec le corps un angle de 5 à 7° chez *D. ananassae* et de 50° à 90° chez *D. pallidosa* ; le son produit par les mâles des deux espèces n'a malheureusement jamais été étudié, alors qu'il pourrait constituer un caractère encore plus discriminant puisque "The songs are more reliable characters in the identification of species than the wing displays that produce them" (Ewing et Bennet-Clark, 1968). Ringo (1974) expose le cas d'un autre couple d'espèces jumelles des Iles Hawaii, qui présente une différenciation éthologique qualitative fort nette : *D. grimshawi* et *D. pullipes* ont des chromosomes homoséquentiels, mais peuvent se distinguer par un caractère chromatique assez aléatoire : les pattes et les pleures de *D. pullipes* sont noirs tandis que ceux de *D. grimshawi* sont clairs ; la parade nuptiale de ces deux espèces est cependant totalement différente par absence chez *D. pullipes* de la phase de "jousting" des mouches.

Le son émis par le mâle lors des parades nuptiales a été étudié chez les Drosophiles depuis une dizaine d'années principalement par Ewing et Bennet-Clark (réf. de Bennet-Clark, 1975). Les sons résultent des vibrations de l'une ou des deux ailes qui forment, avec le corps, un angle variable selon les espèces (allant de quelques degrés à 90°). Cette vibration est en effet accompagnée d'une série d'émissions de sons ("pulses" ou phonotones), comprenant un ou plusieurs cycles et qui, perçus sélectivement par la femelle, la rendent sexuellement réceptive à un mâle de son espèce (identification).

Pour chacune des espèces de Drosophiles, le son est variable dans ses caractéristiques, nombre de cycles par "pulse", durée de chaque "pulse", fréquence du son à l'intérieur de ceux-ci, et intervalle de temps les séparant.

Le son a déjà été étudié par les auteurs précités pour un grand nombre d'espèces. Parmi elles figurent les espèces jumelles les mieux connues du genre *Drosophila* : *D. melanogaster*-*D. simulans*, *D. pseudoobscura*-*D. persimilis*, la super-espèce *D. paulistorum* etc.

Ces études ont montré que les espèces affines et sympatriques, comme *D. pseudoobscura* et *D. persimilis*, possèdent des chants très différents, alors que le chant d'espèces affines mais allopatriques est moins dissemblable (*D. pseudoobscura* et *D. ambigua* par exemple). Des espèces phylogénétiquement éloignées peuvent avoir des chants très analogues (*D. ananassae* et *D. athabasca*). Cette particularité du critère chant limite les possibilités de son utilisation à la reconnaissance d'espèces appartenant à un même complexe ou, tout au plus, à un même groupe d'espèces. En dépit de cette restriction, le critère éthologique conserve une grande efficacité.

Le couple d'espèces jumelles *D. pseudoobscura*-*D. persimilis* a fourni un modèle très significatif. Le son produit par *D. pseudoobscura* consiste en "pulses" de 3 à 5 cycles, avec une fréquence de 540 cycles par seconde (cps),

l'intervalle interpulses étant de 38 millisecondes (ms) ; les caractéristiques de celui de *D. persimilis* sont : nombre de cycles allant jusqu'à sept, fréquence de 528 cps, intervalle interpulses de 54 ms (Ewing et Bennet-Clark, 1968). Les chants respectifs diffèrent donc par le nombre de cycles, par la fréquence du son et par l'intervalle entre les "pulses" (Fig. 22). La différence entre les sons est parfaitement audible sur un enregistrement amplifié, de sorte que personne n'aurait douté de la réalité des deux espèces si cette étude avait été effectuée au moment où elles étaient considérées comme simples races A et B de *D. obscura*. Il s'agit là d'un cas extrême, résultant probablement du fait que *D. pseudoobscura* et *D. persimilis* vivent en sympatrie et peuvent donner des hybrides interspécifiques fertiles : les mécanismes d'isolement doivent, de ce fait, être particulièrement efficaces, et le chant en constitue l'un des éléments majeurs.

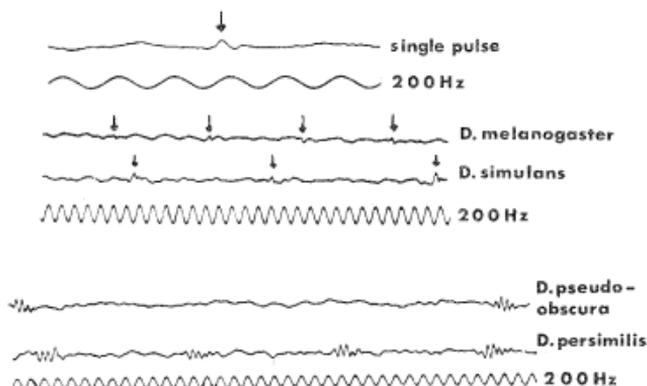


Fig. 22. — Oscillogrammes du chant chez diverses espèces de *Drosophila*. En haut, une unique émission de son (pulse) du chant de *D. melanogaster* et comparaison des chants de *D. melanogaster* et *D. simulans* ; les flèches montrent la position de l'émission de son. En bas : comparaison du chant de *D. pseudoobscura* et de *D. persimilis* (d'après Bennet-Clark, 1975).

Pour le couple d'espèces jumelles *D. melanogaster* — *D. simulans* la seule composante différentielle du son est l'intervalle interpulses comme l'ont prouvé les expériences de Bennet-Clark et Ewing (1969). Il en résulte que cette composante du chant joue un rôle plus important que la forme du pulse lui-même, dans l'isolement reproductif de ces espèces. Il est raisonnable de supposer que le couple d'espèces jumelles *D. affinis* — *D. algonquin* présente le même phénomène, mais la preuve expérimentale n'est pas encore faite comme pour le couple précédent.

Le cas de la super-espèce *D. paulistorum* est différent. L'analyse des sons produits par les six semi-espèces qui la constituent montre une grande similitude ; seule la semi-espèce amazonienne se caractérise par un intervalle entre les "pulses" qui diffère significativement de celui des autres semi-espèces (Ewing, 1970). On peut en déduire que le son n'est intervenu que tardivement dans le processus d'isolement des *paulistorum*, la barrière initiale étant probablement d'ordre chémosensoriel.

L'étude du son chez les Drosophilidae n'en est encore qu'à ses débuts et toute généralisation des résultats acquis sur quelques exemples serait dangereusement prématurée. Il est probable, par exemple, qu'il existe des espèces très affines ayant cependant des chants presque identiques : les premiers enregistrements relatifs aux espèces jumelles *Zaprionus tuberculatus* et *Z. sepsoides* font entrevoir cette éventualité.

Il ressort de ce bref exposé que le son émis par le mâle, lors des parades nuptiales, est un caractère taxinomique d'une valeur spécifique relative : sans doute très discriminant dans l'ensemble, il s'avère parfois inopérant.

D — ESPECES IN STATU NASCENDI

A de rares exceptions près, les espèces dont il a été question jusqu'ici ont parachevé leur spéciation et possèdent tous les attributs requis pour être considérées comme telles : elles représentent autant d'entités dont l'isolement reproductif est total et dont les caractères morphologiques, caryologiques et éthologiques sont, au moins temporairement, maintenus dans des limites strictes de variabilité spécifique par la sélection conservatrice. Mais il existe dans la nature des formes qui, tout en ayant acquis certaines des caractéristiques de l'espèce, ne peuvent être considérées comme des espèces à part entière. Elles ont parfois été appelées espèces *in statu nascendi* (Dobzhansky et Boesiger, 1968 ; Dobzhansky, 1970) et présentent un intérêt incontestable pour l'étude des processus de spéciation.

Dans le genre *Drosophila*, un tel complexe a été découvert et étudié depuis de nombreuses années par Dobzhansky et ses collaborateurs. Au départ, une espèce nouvelle a été décrite en 1949 par Dobzhansky et Pavan, sous le nom de *D. paulistorum*, d'après une population brésilienne (Sao Paulo). Par la suite, plusieurs centaines de souches ont été constituées, à partir de populations naturelles attribuées à l'espèce et occupant différentes parties d'une aire de distribution particulièrement vaste, puisqu'elle couvre sans discontinuité l'Amérique centrale et le nord du continent sud américain, entre les latitudes 12° N et 12° S. Toutes ces souches ont été soumises, au laboratoire, à des tests d'hybridation qui ont montré que, si certains croisements intersouches don-

naient aisément des produits fertiles, d'autres ne fournissaient que difficilement des descendants ou même n'avaient aucune descendance. L'ensemble des résultats obtenus a conduit à distinguer sept races nommées : Centre-Américaine, Amazonienne, Ando-Brésilienne, Orénocienne, Transitoire, Intérieure et Guyanaise.

En 1967, cette "race" guyanaise a été élevée au rang d'espèce sous le nom de *D. pavlovskiana* par Kastritsis et Dobzhansky, pour des raisons caryologiques et éthologiques, les auteurs n'ayant pas découvert de particularités morphologiques permettant de la différencier des six autres "races". Les hybrides de *pavlovskiana* avec les autres "races" de *paulistorum* montrent d'importantes anomalies d'appariement chromosomique, allant jusqu'à l'absence de tout appariement. La parade nuptiale de *pavlovskiana* est bien différente de celle des autres races de *paulistorum*, et le son émis par les mâles permet la reconnaissance de l'espèce (Ewing, 1970).

En fait, les autres "races", à l'exception de la Transitoire dont il sera question plus loin, présentent des caractéristiques qui permettraient de leur conférer un niveau spécifique :

— les croisements au laboratoire entre "races" sont souvent difficiles, en raison d'un isolement éthologique ;

— le petit nombre de femelles inséminées, lors d'expériences de non-choix, donnent en F_1 des femelles fertiles et des mâles stériles ; les femelles de F_1 , croisées avec les mâles des "races" parentes, produisent également des femelles fertiles et des mâles stériles ;

— les aires de répartition des six "races" se chevauchent en certains endroits (Fig. 23) et il n'est pas rare de capturer dans le même piège des mouches de plusieurs "races"

— les "races" sympatriques ne se croisent pas entre elles ; le coefficient d'isolement des souches sympatriques atteint 0,85 et celui des souches allopatriques 0,67 (Ehrman, 1965, 1966). Et l'on peut rappeler la remarque de Dobzhansky (1970) : ... "the isolation in nature tends to be stronger than under laboratory conditions".

Toutes ces raisons sont suffisantes pour considérer, comme Mayr (opinion rapportée par Dobzhansky et Boesiger, 1968), que ces "races" sont des espèces distinctes. Dobzhansky et ses collaborateurs se sont toutefois ralliés à une autre interprétation : ils voient dans ces "races" des semi-espèces et tirent leur argumentation de l'existence de la "race" ou semi-espèce Transitoire. Cette semi-espèce Transitoire habite la Colombie Occidentale et le nord du Vénézuéla dans un territoire où se rencontrent toutes les semi-espèces, à l'exception de la Centre-Américaine. Toutes les souches de la semi-espèce Transitoire ne se croisent pas entre elles avec la même facilité (coefficient d'isolement variant de 0,09 à 0,84), mais certaines d'entre elles se croisent aisément avec l'une ou l'autre des

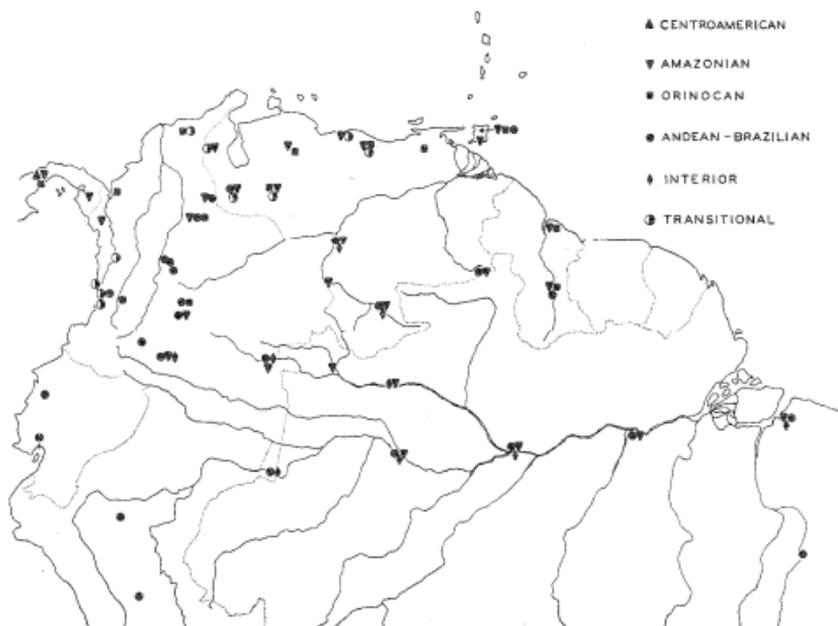


Fig. 23. — Distribution géographique des semi-espèces de *Drosophila paulistorum* (d'après Spasky et al., 1971).

autres semi-espèces, produisant même parfois des hybrides fertiles. Pour rendre compte de cette situation, une hypothèse séduisante a été avancée : la semi-espèce Transitoire "is more likely to be the survivor of the primitive or ancestral *Drosophila paulistorum*" (Dobzhansky, 1970). En raison de la fertilité de la semi-espèce Transitoire avec les autres semi-espèces, et bien qu'aucune de ses souches ne se croise avec *toutes* les autres semi-espèces, il existe en effet une possibilité d'échange de matériel génétique à l'intérieur du groupe *paulistorum*. Un argument complémentaire plaidant en faveur de cette thèse, est fourni par Ehrmann et Williamson, (1969) qui suggèrent que la stérilité des hybrides mâles serait due, non à une incompatibilité génétique des parents, mais à des contaminations par des micro-organismes symbiotiques.

Le cas de *D. paulistorum* est donc particulièrement complexe. Son intérêt évolutif est évident puisqu'il conduit, au plan théorique, à apprécier, de façon particulièrement nuancée, l'importance des phénomènes d'isolement reproductif dans les modalités de différenciation des espèces. Dans un domaine plus pragma-

tique, il confronte les systématiciens (dont la tâche essentielle reste l'édification d'une classification naturelle des organismes, et surtout s'ils sont acquis aux conceptions modernes de l'espèce qui, fort heureusement, s'imposent peu à peu) avec le problème redoutable, et peut-être fallacieux tant il peut exister de situations évolutives diverses dans la nature actuelle, de catégoriser ces cas particuliers. Le terme de semi-espèce (Mayr, 1940), qui vient d'être employé pour les "races" de *paulistorum*, n'est pas reconnu par le Code international de nomenclature zoologique. Il en va de même pour celui de super-espèce (Mayr, 1942), qui a été appliqué par Dobzhansky et ses collaborateurs au groupe *paulistorum*.

Cette notion de super-espèce a fait l'objet de plusieurs définitions légèrement discordantes (1), quant à l'importance qu'elles accordent ou non aux critères morphologiques et quant à une certaine ambiguïté touchant l'emploi des termes d'espèce et de semi-espèce.

Le complexe *paulistorum* est indiscutablement un groupe monophylétique d'"espèces" essentiellement allopatriques ; à ce titre, il répond à la partie commune de toutes les définitions de la super-espèce. Mais il s'écarte de la dernière en date (Mayr, 1974) par le fait que les formes de *paulistorum* ne sont pas "morphologiquement trop différentes pour être comprises dans une même espèce". Dobzhansky et Boesiger (1968) ont affirmé que les "races" de *paulistorum* ne peuvent pas être séparées morphologiquement, mais il n'existe, à notre connaissance, aucune étude approfondie de la morphologie de ces formes et il est possible, comme l'ont prouvé bien des travaux récents évoqués au chapitre A, que des recherches ultérieures mettent en évidence des différences structurales passées jusqu'ici inaperçues.

D'autre part, si les formes de *paulistorum* se comportent en semi-espèces dans les conditions de laboratoire, elles se révèlent, dans la nature, être de vraies espèces protégées par un isolement reproductif efficace. Elles peuvent, d'autre part, être déterminées d'après leur caryotype. Elles pourraient donc, sans inconvénient majeur, être reconnues comme espèces et être nommées comme telles.

(1) "Mayr (1963, 1969) and Amadon (1966) define a superspecies as "a monophyletic group of closely related and largely or entirely allopatric species" or as "a group of entirely of essentially allopatric taxa that were once races of a single species but which now have achieved species status". The components of a superspecies are semi-species or allospecies. Semi-species are "populations which have part way completed the process of speciation. Gene exchange is still possible among semispecies, but not as freely as among conspecific populations" (Mayr 1963)." (in Dobzhansky, 1970).

D'après Grant (1963), superspecies = "a monophyletic group of entirely or essentially allopatric semispecies that are too distinct to be considered as subspecies of the same species and not sufficiently distinct to be regarded as full species".

D'après Mayr (1974) : "Une super-espèce est constituée par un groupe monophylétique d'espèces entièrement ou essentiellement allopatriques et morphologiquement trop différentes pour être comprises dans une seule espèce."

Un exemple similaire, concernant la validité des espèces *ananassae* et *pallidosa*, a déjà été exposé (chapitre C).

Il faut avoir présent à l'esprit que les espèces sont des groupes de populations *naturelles* et que les hybridations expérimentales, si elles sont garantes de l'éventuelle parenté des formes, ne sauraient être considérées comme la preuve de leur con-spécificité. Citons, à l'appui de la sage décision de Bock et Wheeler (1972) et de la thèse que nous défendons d'une réelle spécificité des formes de *paulistorum*, ce qu'écrivait Teissier en 1952 "Peu importe que l'on puisse ou que l'on ne puisse pas, dans ces conditions artificielles ou en élevage, obtenir des hybrides féconds, le seul fait qui compte étant de savoir si ces hybrides se produisent naturellement ou s'ils ne se produisent pas. Si elles s'hybrident régulièrement, les deux formes ne pourront rester distinctes et, réciproquement, si ces formes restent distinctes, c'est qu'elles ne se croisent pas régulièrement dans la nature ou que les produits de ces unions illégitimes sont inféconds".

Si les semi-espèces se situent à un niveau tout à fait juxtaspécifique, les sous-espèces, constituées par des groupes de population reconnaissables par divers caractères et potentiellement interféconds, représentent les premières manifestations de divergences susceptibles théoriquement de conduire à de véritables espèces.

On doit à des recherches biométriques ou cytogénétiques (fréquence des inversions chromosomiques par exemple), la découverte de la plupart des sous-espèces de *Drosophilidae*. C'est sur la base de données biométriques que Teissier (1958) a défini la race japonaise de *D. melanogaster* ; les groupes de populations métropolitain et africain de *melanogaster* et de *simulans*, dont les particularités ont été signalées par David et Bocquet (1972) sont les termes extrêmes d'un cline latitudinal adaptif, plutôt que l'expression d'une dualité subsécificative ; il n'existe aucun isolement reproductif entre ces ensembles infraspécifiques. Il arrive parfois que les différences cytogénétiques subsécificatives soient corrélées avec des caractères chromatiques, comme c'est le cas pour *malerkotliana pallens* et *pseudoanassae nigrens*, ou enzymatiques. Johnson a utilisé depuis une quinzaine d'années les allozymes, décelés par électrophorèse, dans une étude de la spéciation chez les *Drosophiles* ; mais ce n'est que récemment qu'ils ont été employés à des fins réellement taxinomiques. Ayala et Powell (1972) et Ayala (1973) ont montré que des sous-espèces pouvaient être identifiées d'après leur arsenal enzymatique. Ayala a séparé, en utilisant ce nouveau critère, les sous-espèces *D. willistoni quechua* et *D. equinoxialis caribbensis* qui, dans les deux cas, présentent un léger isolement reproductif par rapport aux sous-espèces nominatives.

Si l'on tient compte du fait que les "variétés" décrites par Duda (1924, 1926 . . .) se sont révélées être, soit de bonnes espèces (*minuta* et *scutellata* de *D. dentata*), soit de simples phénotypes femelles (*xanthopyga* et *atropyga* de *D. montium*) et ne sont donc en aucune manière des sous-espèces, le nombre des

espèces polytypiques connues chez les *Drosophilidae* est étonnamment faible : il n'en existe pratiquement que dans le genre *Drosophila*, où 22 espèces seulement, sur plus de 1 300, peuvent être considérées comme présentant des différenciations subsécifiques. Plusieurs raisons, à titre tout à fait hypothétique, peuvent être invoquées pour interpréter ce bilan surprenant : les *Drosophilidae* ont fait l'objet d'une somme fantastique de travaux, mais les recherches sur les populations naturelles sont encore relativement peu développées ; la prise de conscience de la valeur systématique de petites différences morphologiques n'est que récente et la séparation d'ensembles biométriques intraspécifiques oblige à un travail jugé probablement fastidieux ; enfin, si l'on se réfère à l'explosion spécifique dont l'archipel des Hawaii a été le témoin, depuis l'émergence successive de ses îles, il est possible que les spéciations drosophilennes aboutissent à des états bien stabilisés en bien moins de générations que ne le prévoit classiquement la théorie allopatrique, ce qui diminue d'autant les chances que l'on a de surprendre des étapes intermédiaires du travail de l'évolution créatrice.

BIBLIOGRAPHIE

- Amadon D., 1967 — The superspecies concept. *Syst. Zool.*, 15, 245-249.
- Ayala, F.J., 1973 — Two new subspecies of the *Drosophila willistonii* group (Diptera : *Drosophilidae*). *The Pan - Pacif. Ent.*, 49, 273-279.
- Ayala, F.J. et Powell, J.R., 1972 — Allozymes as diagnostic characters of sibling species of *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.*, 69, 1 094-1 096.
- Bennet-Clark, H.C., 1975 — Acoustics and the behaviour of *Drosophila*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 18-28.
- Bock, I.R., et Wheeler M.R., 1972 — The *Drosophila melanogaster* species group. *Univ. Texas Publ.*, 7 213, 1-102.
- Carson, H.L., Hardy, D.E., Spieth, H.T., Stone, W.S., 1970 — The evolutionary biology of the Hawaiian *Drosophilidae*. Essays in Evolution and Genetics in honor of Theodosius Dobzhansky (publié sous la direction de M.K. Hecht et W.C. Steere), 437-543. North-Holland Publishing Co, Amsterdam.
- Cordeiro, A.B., 1972 — Inheritance of variations in the male genitalia in *Drosophila paulistorum*. *Amer. Natur.*, 86, 185-188.
- Cuénot, L., 1936 — L'Espèce. Doin, Paris. 310 pp.
- David J. et Bocquet, C., 1972 — Parallélisme évolutif chez deux espèces jumelles de *Drosophila* : les races géographiques de France et d'Afrique équatoriale de *D. melanogaster* et *D. simulans*. *Arch. Zool. exp. gén.*, 113, 451-463.

- David, J., Lemeunier, F., Tsacas, L., Bocquet, C., 1974 – Hybridation d'une nouvelle espèce, *Drosophila mauritana* avec *D. melanogaster* et *D. simulans*. *Ann. Génét.*, 17, 253-241.
- Dobzhansky, Th., 1970 – Genetics of the evolutionary Process. Columbia University Press, New York, 505 pp.
- Dobzhansky, Th., 1972 – Species in *Drosophila*. *Science*, 177, 664-669.
- Dobzhansky, Th., et Boesiger, E., 1968 – Essais sur l'Evolution. Masson et Cie, Paris, 182 pp.
- Dobzhansky, Th., et Epling, C., 1944 – Contributions to the genetics, taxonomy and ecology of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives. *Carnegie Inst. Washington Publ.*, 554, 1-183.
- Duda, O., 1924 – Beitrag zur Systematik der Drosophiliden unter besonderer Berücksichtigung der paläarktischen u. orientalischen Arten (Dipteren). *Arch. Naturg.* 90 A, 172-234.
- Duda, O., 1926 – Fauna Sumatrensis. Beitrag Nr. 26, Drosophilidae (Dipt.) *Suppl. Entom.*, 14, 42-198.
- Dufour, L., 1844 – Anatomie générale des Diptères. *Ann. Sci. Nat.*, 1, 224-264.
- Ehrman L., 1965 – Direct observations of sexual isolation between allopatric and between sympatric strains of different *Drosophila paulistorum* races. *Evolution*, 19, 459-464.
- Ehrman, L., et Williamson, D.L., 1969 – On the ethiology of sterility of hybrids between certain strains of *Drosophila paulistorum*. *Genetics*, 62, 193-199.
- Ewing, A.W., et Bennet-Clark, H.C., 1968 – The courtship songs of *Drosophila*. *Behaviour*, 31, 288-301.
- Ewing, A.W., 1970 – The evolution of courtship songs in *Drosophila*. *Rev. Comp. Animal*, 4, 3-8.
- Futch, D.G., 1966 – A study of speciation in South Pacific populations of *Drosophila ananassae*. *Univ. Texas Publ.*, 6 615, 79-120.
- Futch, D.G., 1973 – On the ethological differentiation of *Drosophila ananassae* and *Drosophila pallidosa* in Samoa. *Evolution*, 27, 456-467.
- Grant, V., 1963 – The origin of Adaptations. Columbia University Press, N. York.
- Hsu, T.C., 1949 – The external genital apparatus of male Drosophilidae in relation to systematics. *Univ. Texas Publ.*, 4 920, 80-142.
- Johnson, F.M., Kanapi, C.G., Richardson, R.H., Wheeler, M.R., Stone, W.S. – An analysis of polymorphisms among isozyme loci in dark and light *Drosophila ananassae* strains from American and Western Samoa. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 56, 119-125.

- Kanapi, C.G., et Wheeler, M.R., 1970 — Comparative isozyme patterns in three species of the *Drosophila nasuta* complex. *Texas Rep. Biol. Med.*, 28, 261-278.
- Kastritsis, C.D., et Dobzhansky, Th., 1966 — *Drosophila pavlovskiana*, a race or a species? *Amer. Midl. Natur.*, 78, 244-248.
- Lachaise, D., 1976 — Drosophilidae des savanes préforestières de la région tropicale de Lamto (Côte-d'Ivoire). 4 b, Synécologie fonctionnelle des peuplements de *Ficus capensis*. *Bull. Soc. Ecol. Fr.*, sous presse), 7, 79-104.
- Lancefield, D.E., 1929 — A genetic study of two races or physiological species in *Drosophila obscura*. *Zeitsch. Induk. Abstam. Vererb.*, 52, 287-317.
- Lemeunier, F., 1971 — Etude monographique d'une Drosophile africaine : *Drosophila yakuba* Burla (Diptères : Drosophilidae). Thèse 3^e cycle présentée à la faculté des Sciences de Paris.
- Lemeunier, F., 1973 — Les chromosomes polyténiques dans le Genre *Drosophila*. *Ann. Biol.*, 12, 565-578.
- Lemeunier, F., Ashburner, M., 1976 — Relationships within the *melanogaster* species subgroup of the genus *Drosophila* (*Sophophora*). II. Phylogenetic relationships between six species based upon polytene chromosome banding sequences. *Proc. Roy. Soc., London*, (sous-presses), B.193, 275-294.
- Mayr, E., 1940 — Speciation phenomena in birds. *Amer. Nat.*, 74, 249.
- Mayr, E., 1942 — Systematics and the origine of species. Columbia University Press. N. York, 334 pp.
- Mayr, E., 1963 — Animal species and Evolution. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 797 pp.
- Mayr, E., 1969 — Principles of systematic zoology. Mc. Graw-Hill Book Company. New-York. 428 pp.
- Mayr, E., 1970 — Populations, Species and Evolution. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Mass. 453 pp.
- Mayr, E., 1974 — Populations, espèces et evolution. Hermann, Paris. 496 pp.
- Narise, T., 1966 — The mode of migration of *Drosophila ananassae* under competitive conditions. *Univ. Texas Publ.*, 6 615, 121-131.
- Okada, T., 1954a — Comparative morphology of the Drosophilid flies. I, Phallic organs of the *melanogaster* group. *Kontyû*, 22, 36-46.
- Okada, T., 1954b — Comparative morphology of the Drosophilid flies. V, Confusion of the proximal intestine in adult flies. *Zool. Magaz.*, 63, 257-261 (en Japonais).
- Okada, T., 1968 — Systematic study of the early stages of Drosophilidae. Bunka Zueisha. Tokio. 188 pp.

- Patterson, J.T., 1943 – The Drosophilidae of the Southwest. *Univ. Texas Publ.*, 4 313, 7-214.
- Patterson, J.T. et Stone, W.S., 1952 – Evolution in the genus *Drosophila*. The Mac Millan Comp. New-York. 610 pp.
- Ringo, J.M., 1974 – Behavioral Characters distinguishing two species of Hawaiian *Drosophila*, *Drosophila grimshawi* and *Drosophila pullipes* (Diptera : Drosophilidae). *Am. ent. Soc. Amer.*, 67, 823.
- Rizki, M.T.M., 1951 – Morphological differences between two sibling species, *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 37, 156-159.
- Spassky, B., 1957 – Morphological differences between sibling species of *Drosophila*. *Univ. Texas Publ.*, 5 721, 48-61.
- Spassky, B., Richmond, R.C., Perez-Salas, S., Pavlovsky, O., Mourao, C.A., Hunter, A.S., Hoenigsberg, H., Dobzhansky, Th., Ayala, F.J., 1971 – Geography of the sibling species related to *Drosophila willistoni*, and of the semispecies of the *Drosophila paulistorum* complex. *Evolution*, 25, 129-143.
- Spieth, H.T., 1966 – Mating behavior of *D. ananassae* and *ananassae* like flies from the Pacific. *Univ. Texas Publ.*, 6 615, 133-145.
- Stone, W.S., Wheeler, M.R., Wilson, F.D., Gerstenberg, V.L., et Yang, H., 1966 – Genetic studies of natural populations of *Drosophila* II. Pacific Island populations. *Univ. Texas Publ.*, 6 615, 1-36.
- Teissier, G., 1952 – Dynamique des populations et taxinomie. *Ann. Soc. roy. Zool., Belg.*, 83, 23-42.
- Teissier, G., 1958 – Distinction biométrique des *Drosophila melanogaster* françaises et japonaises. *Ann. Génét.*, 1, 2-11.
- Throckmorton, L.H., 1962 – The problem of phylogeny in the genus *Drosophila*. *Univ. Texas Publ.*, 6 205, 207-343.
- Throckmorton, L.H., 1965 – Similarity versus relationship in *Drosophila*. *Syst. Zool.*, 14, 221-236.
- Tsacas, L., 1969 – Etude sur *Drosophila picta* (Dipt. Drosophilidae). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 5, 719-753.
- Tsacas, L., 1972 – The "genus" *Euscaptomyza* Séguéy (Diptera : Drosophilidae) with description of two New African species. *Univ. Texas Publ.*, 7 213, 345-354.
- Tsacas, L., 1975 – Structure fine et fonctionnement de l'ovipositeur de *Drosophila melanogaster* (Diptera : Drosophilidae). *Arch. Zool. exper. génér.*, 116, 431-436.

- Tsacas, L., Bocquet, Ch., Daguzan, M., Mercier, A., 1971 – Comparaison des genitalia mâles de *Drosophila melanogaster*, de *Drosophila simulans* et leurs hybrides (Dipt : Drosophilidae). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 7, 75-93.
- Tsacas, L. et Cogan, B.H. (sous presse) – Drosophilidae of Santa-Helena Island. In La faune terrestre de Sainte-Hélène.
- Tsacas, L., et David, J., 1975 – Les Drosophilidae (Diptera) de l'île de la Réunion et de l'île Maurice. II Trois nouvelles espèces des genres *Drosophila* et *Zaprionus*. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 44, 373-380.
- Tsacas, L., David, J., Allemand, R., Pasteur, G., Chassagnard, M.-T., Deridj, S., 1977 – Biologie évolutive du genre *Zaprionus* (Dipt., Drosophilidae) : recherches sur le complexe spécifique *Z. tuberculatus*. *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, (sous presse).
- 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, 260-277.
- Wassermann, M., 1962 – Cytological studies of the *repleta* group of the genus *Drosophila* : VI. The *mulleri* subgroup. *Univ. Texas Publ.*, 6 205, 85-117.
- Wheeler, M.R., 1959 – A Nomenclatural study of the genus *Drosophila*. *Univ. Texas Publ.*, 5 914, 181-205.
- Wheeler, M.R., Hamilton, N., 1972 – Catalog of *Drosophila* species names, 1959-1971. *Univ. Texas Publ.*, 7 213, 257-268.
- Wilson, F.D., Wheeler, M.R., Harget, M., Kambyzellis, M., 1969 – Cytogenetic Relations in the *Drosophila nasuta* subgroup of the *immigrans* group of species. *Univ. Texas Publ.*, 6 918, 208-253.