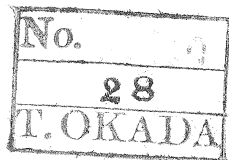


No. 4301  
28  
E. OKADA

JUN 19 1971



An Docteur T. Okada hommage  
cordial de l'auteur  
Tsacas

Ann. Soc. ent. Fr. (N. S.), 7 (1), 1971, 75 à 93

COMPARAISON DES GENITALIA MALES  
DE *DROSOPHILA MELANOGASTER*,  
DE *DROSOPHILA SIMULANS*  
ET DE LEURS HYBRIDES [DIPT. DROSOPHILIDAE]

PAR

L. TSACAS, CH. BOCQUET, M. DAGUZAN & A. MERCIER

I. — INTRODUCTION

I.1. L'hybridation interspécifique entre *Drosophila melanogaster* MEIG. et *D. simulans* STURT., découverte fortuitement par BROWN (*in* STURTEVANT, 1919), fut étudiée pour la première fois par STURTEVANT (1921); en fait, les difficultés de croisement observées entre des souches appartenant réellement à l'espèce *melanogaster* et des souches attribuées à tort, jusque-là, à cette même espèce et surtout la stérilité totale des mouches issues de tels croisements sont à l'origine de la discrimination de l'espèce *simulans*.

Bien qu'ils soient connus depuis près de cinquante ans, les hybrides entre *melanogaster* et *simulans* sont restés très insuffisamment décrits; pratiquement, nos connaissances à leurs sujets se limitent aux considérations suivantes de STURTEVANT (1921, p. 117) : « In general, the hybrids are intermediate in appearance between the two parents species. This is true of the relation size of the eyes and width of the cheeks and of the male genitalia. » Encore faut-il remarquer que ni les genitalia des *simulans* ni, à plus forte raison, ceux des hybrides n'ont fait jusqu'ici l'objet d'observations détaillées. Dans la présente publication, nous nous proposons de combler cette lacune; des travaux biométriques viendront ultérieurement apporter quelques précisions sur les hybrides entre *melanogaster* et *simulans*, comparés à leurs espèces parentes.

I.2. Matériel et techniques.

Les souches suivantes ont été utilisées :

*D. simulans* : souche Florida (États-Unis d'Amérique); le choix en a été déterminé par le fait que les ♀ de cette souche, croisées avec les ♂ de *D. melanogaster*, donnent un pourcentage élevé d'hybrides ♂ (BOCQUET & TSACAS, 1969).

*D. melanogaster* : souche Gif 59 (Gif-sur-Yvette), entretenue au laboratoire depuis 1959.

Pour l'examen, les genitalia, préalablement ramollis dans le KOH, ont été disséqués et montés, tels quels ou colorés par le Noir chlorazol, dans le baume du Canada.

## II. — L'APPAREIL GÉNITAL EXTERNE DES MALES DE DROSOPHILES

**II.1.** L'étude de l'appareil génital mâle des *Drosophiles* a été poursuivie par plusieurs auteurs, qui l'ont abordée sous des optiques différentes, en fonction des problèmes particuliers qui se posaient à chacun d'entre eux. NONIDEZ (1920) a décrit l'anatomie et le fonctionnement de l'appareil reproducteur, mais ne s'est pas attaché à une analyse de l'appareil copulateur. Plus tard, DOBZHANSKY (1927, 1930, 1931), DOBZHANSKY & BRIDGES (1928), SCHULTZ & DOBZHANSKY (1933) et plus récemment LAUGÉ (1968), ont été conduits, pour interpréter la structure de gynandromorphes ou d'intersexués, à traiter du problème de la segmentation abdominale des *Drosophiles*, et à s'intéresser aux questions d'homologie et même de nomenclature relatives aux différents composants des genitalia externes. D'autres auteurs comme NEWBY (1932), toujours à propos du problème d'intersexualité, se sont successivement occupés des pièces génitales externes. GLEICHAUF (1936) a consacré un long travail à l'analyse de l'appareil génital de *D. melanogaster*, mais ce sont surtout les phénomènes de rotation et de variabilité de cet appareil qui l'ont attiré, la partie anatomie et morphologie de son mémoire restant assez décevante; rappelons toutefois qu'on lui doit le terme de « manteau du pénis », qui a été repris depuis par de nombreux auteurs.

C'est en 1947 seulement que paraît le premier travail morphologique, dû à SALLES, concernant les genitalia externes des *Drosophiles* (*D. melanogaster* et *D. simulans*); SALLES y discute des différentes théories émises au sujet de la segmentation de l'abdomen et donne une description de chacune des pièces de l'appareil génital, en même temps qu'il en précise les synonymies et l'homologie; il tient compte notamment des recherches de quelques auteurs qui ont analysé l'appareil génital des différents groupes de Diptères et qui ont fait parfois mention des *Drosophiles* (COLE, 1927; HENNIG, 1938; MORISSON, 1941; CRAMPTON, 1938, 1941, 1942, 1944 a et b). Depuis, un certain nombre de travaux (HSU, 1949; NATER, 1953; OKADA, 1954) ont traité à nouveau de ces structures, dans un but franchement systématique, tendant à déceler des caractères stables et significatifs aidant au groupement des espèces par affinités phylogéniques. La publication de HSU (*loc. cit.*) a exercé une influence particulière, surtout en ce qui concerne la nomenclature des pièces dorsales (épandrium et pièces annexes), suivie par la grande majorité des auteurs, notamment anglo-saxons. Quant à OKADA (*loc. cit.*), il a tenté d'uniformiser la nomenclature des pièces ventrales (phallus, hypandrium et pièces annexes) : il a ainsi supprimé le terme de « manteau du pénis », considérant cette structure comme homologue des paramères postérieurs (dorsaux) des autres Diptères.

En 1956 est parue une mise au point générale, due à F. VAN EMDEN & W. HENNIG (*in* TUXEN, 1956 et 1970), sur la nomenclature des genitalia des Diptères. Ses auteurs ne se sont pas limités à dresser de simples listes synonymiques des termes utilisés par les auteurs antérieurs, mais proposent une nomenclature cohérente, valable pour l'ensemble des Cyclorrhaphes, basée sur un examen homologique critique. La compétence et l'autorité de HENNIG et de VAN EMDEN font que leur nomenclature est actuellement

adoptée par la plupart des taxinomistes de presque tous les groupes de Diptères. Cependant, les spécialistes de la famille des *Drosophilidae* continuent, dans leur grande majorité, à utiliser le système de Hsu pour les pièces dorsales et celui de SALLES, OKADA et autres pour les pièces ventrales; le défaut d'utilisation d'un système de nomenclature cohérent, joint au fait que, trop souvent, dans leurs descriptions spécifiques, les auteurs se contentent de donner des dessins non explicités dans le texte, rend difficiles les comparaisons et les discussions.

L'anarchie relative qui en résulte tient, au moins pour une part, à ce que le système de VAN EMDEN et de HENNIG ne peut être appliqué aux *Drosophilidae* sans être complété : en effet, il laisse subsister quelques points obscurs en ce qui concerne l'homologie de certaines pièces (ce qui soulève des difficultés évidentes quant aux termes qu'il convient d'employer pour les désigner) et en outre, fait abstraction de certaines structures qui ne se rencontrent pas dans les familles qui ont servi à son établissement.

**II.2.** Considérations sur la nomenclature des principales structures des genitalia mâles. Avant de procéder à la description et à la comparaison des genitalia de *D. melanogaster*, de *D. simulans* et de leurs hybrides, nous passerons en revue la nomenclature des différentes pièces en justifiant des termes que nous utiliserons plus loin.

**II.2.1.** *Epandrium* : c'est le « genital arch » des auteurs de langue anglaise. Le terme « épandrium » est actuellement utilisé par la presque totalité des auteurs pour l'ensemble des groupes de Diptères. Son homologation avec le neuvième tergite des Diptères Cyclorraphes ne fait plus de doute. Nous appelons « phragme », suivant en cela FERRIS (*in* DEMEREC, 1950), la proéminence de son bord antérieur, qui s'enfonce dans le corps sous la membrane intersegmentaire.

**II.2.2.** *Plaques anales* (anal plates). Depuis que CRAMPTON (1942) a fourni des arguments de valeur, ces structures sont considérées chez les Diptères comme représentant les cerques. Les spécialistes qui se sont penchés sur ce problème chez les *Drosophilidae* ne sont pas d'accord entre eux; certains (SALLES, 1947; HOLLINGSWORTH, 1960, etc.) ne donnent pas à ces plaques la signification de cerques, le second les considérant même comme homologues du dixième tergite. Nous nous abstenons pour le moment d'utiliser le terme de « cerques », non seulement à cause de ce désaccord, mais également en raison du fait que MALOGOLOWKIN (1948) utilise ce terme, chez *D. ananassae* DOL., pour des structures que les auteurs plus récents nomment « forceps secondaires » (secondary claspers, Hsu, 1949).

**II.2.3.** *Forceps* (claspers). VAN EMDEN & HENNIG (*in* TUXEN, 1956) ont apporté un argument de grand poids, tiré de la comparaison avec les *Asilidae*, pour homologuer, chez les Diptères Cyclorraphes, ces pièces aux surstyli (appendices secondaires de l'épandrium) de CRAMPTON (*loc. cit.*). Cette interprétation est difficilement applicable aux *Drosophiles* chez lesquelles les forceps sont en relation directe avec le pont, structure dont la signification est très controversée actuellement. Le problème est d'ailleurs plus général, puisqu'il est lié à la question de l'existence ou de l'absence des gonopodes chez les Diptères Cyclorraphes. Les forceps secondaires,

qui n'existent pas chez les espèces que nous étudions ici, sont également en liaison étroite avec le pont. En dehors de la tentative d'homologation de MALOGOLOWKIN (*loc. cit.*), nous ne connaissons aucune autre interprétation, les auteurs ignorant en général cette structure qui existe chez quelques espèces du genre *Drosophila*.

**II.2.4. Pont.** OKADA a introduit en 1956 le terme « decasternum », admettant ainsi l'homologation de cette pièce au dixième sternite, hypothèse émise pour la première fois par BERLÈSE (1909), reprise souvent depuis et encore récemment par HOLLINGSWORTH (*loc. cit.*). Les arguments invoqués, quand il y en a, ne paraissent pas suffisants pour entraîner l'adhésion, loin de là. Étant donné l'importance primordiale que revêt l'interprétation de cette structure dont dépend celle des forceps et des forceps secondaires, nous estimons préférable d'utiliser le terme purement descriptif de « pont ».

**II.2.5. Hypandrium.** L'unanimité est pratiquement faite sur l'emploi de ce terme (OKADA l'appelle : novasternum), non seulement pour les *Drosophiles*, mais également pour l'ensemble des Diptères. L'hypandrium est prolongé en avant et à l'intérieur du corps par un phragme (FERRIS, *loc. cit.*), qu'il convient d'appeler *phragme de l'hypandrium* (ventral phragma de OKADA, 1954).

Garder le terme « hypandrium » pour l'ensemble novasternum-phragme paraît indispensable pour éviter des confusions toujours possibles. En effet, cette structure est, sans exception, figurée et décrite comme un tout par tous les auteurs. La formule « forme du novasternum trapézoïdal » ou tout autre formule similaire, surtout si elle n'est pas accompagnée d'un dessin, laissera donc planer un doute, puisqu'on ne pourra savoir s'il s'agit du novasternum seul ou de l'ensemble novasternum-phragme.

**II.2.6. Phallus** (pénis, aedeage). VAN EMDEN & HENNIG (*loc. cit.*) retracent en quelques lignes les vicissitudes de la nomenclature au sujet de cet organe. Ils proposent le terme « distiphallus » qui a le mérite de n'avoir pas été utilisé auparavant; ce terme désigne la partie distale de l'organe, une partie basale nommée « basiphallus » étant différenciée chez les Diptères Calyptrates, et équivaut au « phallus » *sensu* CRAMPTON et à l'« aedeagus » de SNODGRASS. Chez les *Drosophiles*, l'organe copulateur n'étant pas constitué de deux parties, on peut accepter le terme « phallus ». Ceci permettrait également d'utiliser pour l'apodème du pénis le terme « phallapodème » comme le proposent avec raison VAN EMDEN & HENNIG.

**II.2.7. Paramères.** Ces formations ont posé des problèmes très difficiles aux morphologistes qui se sont penchés sur les structures de l'appareil génital des Diptères supérieurs. Il en est résulté un foisonnement de termes, ainsi qu'une grande confusion touchant la forme, la position et les relations de ces pièces avec les autres formations de l'appareil copulateur proprement dit comme on le verra plus loin. Devant cette situation VAN EMDEN & HENNIG (*loc. cit.*) ont proposé l'usage des termes neutres, introduits pour la première fois par CRAMPTON (1942), de « praegonites » et de « postgonites », solution très sage, puisqu'elle ne préjuge d'aucune interprétation présente ou future. Mais ces termes n'ont jamais été appliqués, à notre

connaissance, au cas des *Drosophiles*, et il serait aléatoire et même dangereux de les employer au moment même où une certaine unanimité se dégage pour utiliser les termes de paramère antérieur (ventral) et de paramère postérieur (dorsal), à la suite des travaux de OKADA (*loc. cit.*), de HOLLINGSWORTH (*loc. cit.*) et d'autres auteurs. Pour cette raison ce seront ces derniers termes que nous utiliserons et nous nous attacherons à bien décrire ces formations mal connues actuellement.

III. — COMPARAISON DES GENTALIA MALES  
DE *D. MELANOGASTER*, DE *D. SIMULANS* ET DE LEURS HYBRIDES

III.1. Plutôt que de donner de longues descriptions des différentes structures génitales mâles, d'abord pour chacune des deux espèces, puis pour leur hybride, et de procéder ensuite à leur comparaison, nous avons choisi de confronter directement les constituants des genitalia. Pièce après pièce, une description succincte sera donnée pour *D. simulans*, puis pour *D. melanogaster* mettant en évidence les différences discriminantes. Pour l'hybride, on insistera sur la ressemblance dont témoigne telle pièce avec son homologue de l'une ou l'autre des espèces parentes.

Les figures ont été présentées par groupes de trois dessins, correspondant respectivement pour chaque élément à *D. simulans*, à *D. melanogaster* et à leur hybride, de gauche à droite ou de haut en bas. Cette disposition permet une comparaison immédiate. L'ambiguïté existant sur certaines formations, comme les paramères, a exigé une description plus détaillée et une recherche minutieuse de leurs connections.

III.2. *Epandrium* (fig. 1-3). L'épandrium présente un caractère, le lobe postérieur, qui permet la distinction immédiate des deux espèces; il a, de ce fait, été décrit et figuré par plusieurs auteurs.

Chez *D. simulans*, il est en forme d'arc; étroit dans sa partie dorsale, il s'élargit latéralement pour se terminer en une pointe incurvée vers l'intérieur. Son bord postérieur dessine, sur sa moitié inférieure, une expansion vaguement circulaire qui forme une pointe prononcée, dirigée anté-ventralement.

L'épandrium porte un certain nombre de longues soies réparties en trois groupes : dorsal (5 à 6), médian (4 à 6) et inférieur (16 à 20) (voir le tableau I et la fig. 1).

TABLEAU I

Nombre des soies de l'épandrium, chez *D. simulans*, *D. melanogaster* et l'hybride *simulans-melanogaster*

Groupe des soies	<i>D. simulans</i>	<i>D. melanogaster</i>	Hybrides
Dorsal.....	5 - 6	5 - 8	6 - 8
Médian .....	4 - 6	3 - 4	4 - 5
Inférieur.....	16 - 20	18 - 24	20 - 23
TOTAL .....	25 - 32	26 - 36	30 - 36

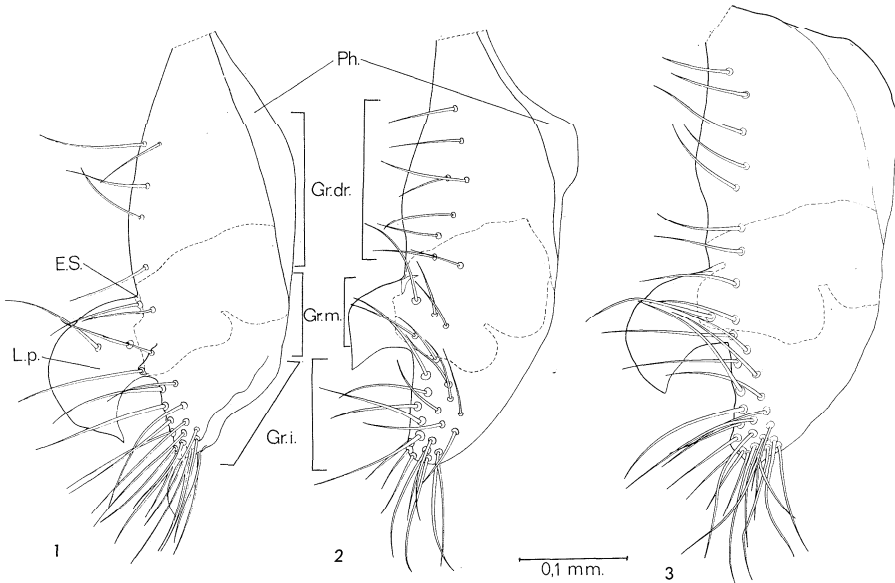


FIG. 1-3, arc génital : 1, *D. simulans* ; 2, *D. melanogaster* ; 3, hybride. E.S., épaissement sclérotinisé; Gr.dr., groupe dorsal des soies de l'épandrium; Gr.i., *id.* groupe inférieur; Gr.m., *id.* groupe médian; L.p., lobe postérieur; Ph, phragme

Chez *D. melanogaster*, le lobe postérieur, plus petit, a approximativement la forme d'un parallélogramme; la pointe, moins prononcée, est dirigée ventralement. Pour le nombre et la disposition des soies, voir le tableau I et la figure 2.

Chez l'hybride, le lobe postérieur rappelle, par sa forme, celui de *D. simulans*, mais il est un peu plus petit. Le nombre de soies est voisin de celui de *D. melanogaster*, mais la disposition de ces soies se rapproche de celle de *D. simulans*.

**III.3. Forceps** (fig. 4-6). Chez *D. simulans* les forceps sont longs et étroits, incurvés régulièrement vers la ligne médiane. Ils portent un peigne primaire, divisé en deux groupes de dents et un groupe de soies marginales.

Chez *D. melanogaster*, les forceps sont plus courts et plus larges que ceux de *D. simulans*: ils sont brusquement incurvés vers la ligne médiane sur leur partie apicale. Les dents du groupe supérieur du peigne sont en plus grand nombre, mais le nombre total reste le même pour les deux espèces. Les soies marginales sont beaucoup plus nombreuses.

Chez l'hybride, les forceps ont la forme et la taille de ceux de *D. simulans*, mais la disposition et le nombre des dents du peigne et des soies marginales sont ceux de *D. melanogaster*.

**III.4. Pont** (fig. 4-6). Le pont chez les espèces étudiées ici comporte des parties bien sclérotinisées et des parties membraneuses. Solidement attaché sur une large surface aux forceps, il est très difficile de le détacher. Il ne peut donc être étudié que sur des préparations comportant les structures auxquelles il est uni, ceci rend son étude plus délicate, surtout en ce qui concerne ses limites et sa forme.

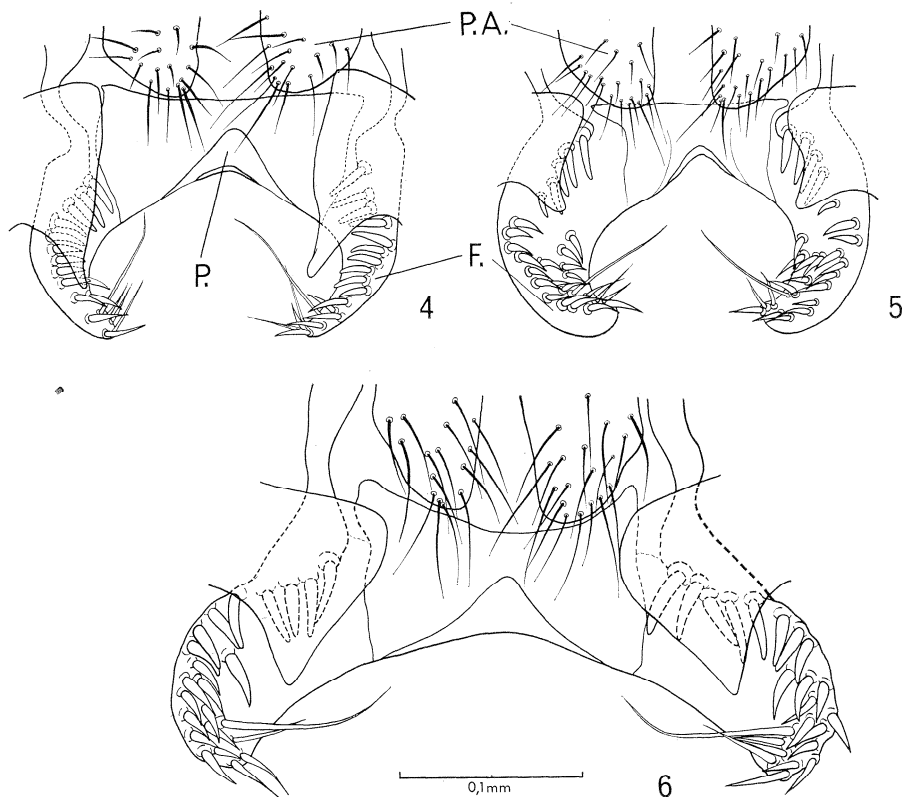


FIG. 4-6, pont : 4, *D. simulans* ; 5, *D. melanogaster* ; 6, hybride.  
F., forceps ; P., pont ; P.A., plaques anales.

Chez *D. simulans*, il a la forme approximative d'un parallélogramme présentant sur le bord postéro-inférieur une grande partie sclérotinisée et sur les angles antéro-externes l'ébauche d'une proéminence.

Chez *D. melanogaster*, il a la même forme générale mais il présente sur les angles antéro-externes, de chaque côté, une proéminence bien développée. La sclérotinisation postéro-inférieure est, chez cette espèce, très réduite.

Chez l'hybride, le pont, par sa forme générale et l'étendue de la sclérotinisation, se rapprocherait de celui de *D. simulans*.

Étant donné les difficultés que présente l'étude de cette structure, nous l'excluons du tableau comparatif (tableau II, p. 91).



**III.5. Plaques anales** (fig. 7-9). Bien qu'elles n'appartiennent pas à l'appareil génital, les plaques anales sont trop associées aux genitalia pour que leur étude puisse être négligée. Elles fournissent d'ailleurs un bon caractère de comparaison, étant donné leur différence de taille et de forme chez les deux espèces *melanogaster* et *simulans*. Elles sont libres, non fusionnées à l'épandrium.

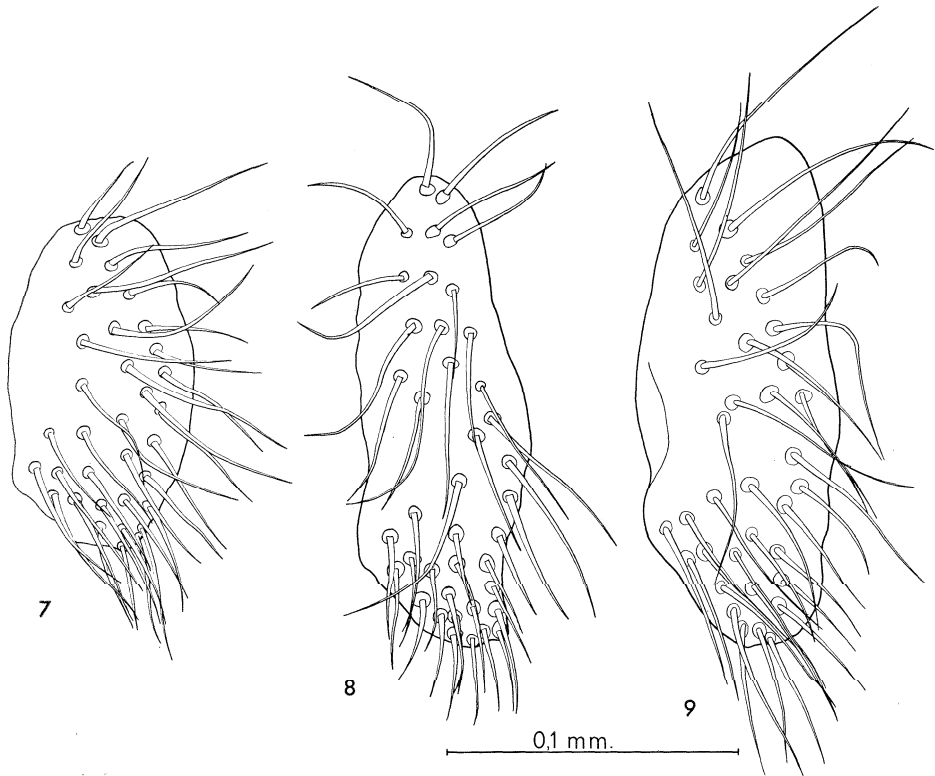


FIG. 7-9, plaque anale; 7, *D. simulans*; 8, *D. melanogaster*; 9, hybride.

Chez *D. simulans*, elles sont petites, de forme ovale, leur grand axe étant presque deux fois plus grand que le petit (rapport longueur/largeur = 1,9). Elles portent de longues soies en nombre variable (35 environ), réparties sur toute leur surface (exception faite d'une zone proximale), mais plus groupées et plus nombreuses dans la région inférieure. A ce niveau, les soies sont de taille plus petite.

Chez *D. melanogaster*, les plaques anales, nettement plus grandes que celles de *D. simulans*, sont de forme ovale, mais plus allongées (rapport longueur-largeur = 2,7). Les soies, plus nombreuses (40 environ), sont également distribuées sur la zone proximale. Les soies inférieures forment un groupe distinct par leur longueur nettement plus petite et par leur aspect rigide.

Chez l'hybride, les plaques anales ont sensiblement même taille et même forme que celles de *melanogaster* (rapport longueur/largeur = 2,7). Par leur longueur, leur nombre (36 environ) et leur disposition, les soies, par contre, sont du type *simulans*.

**III.6. Hypandrium** (fig. 10-12). L'hypandrium est conçu ici comme un ensemble comprenant le novasternum et son phragme. La description qui en a été donnée par différents auteurs, principalement par SALLES (1947) et GLEICHAUF (1936), est correcte et assez détaillée, sauf en ce qui concerne

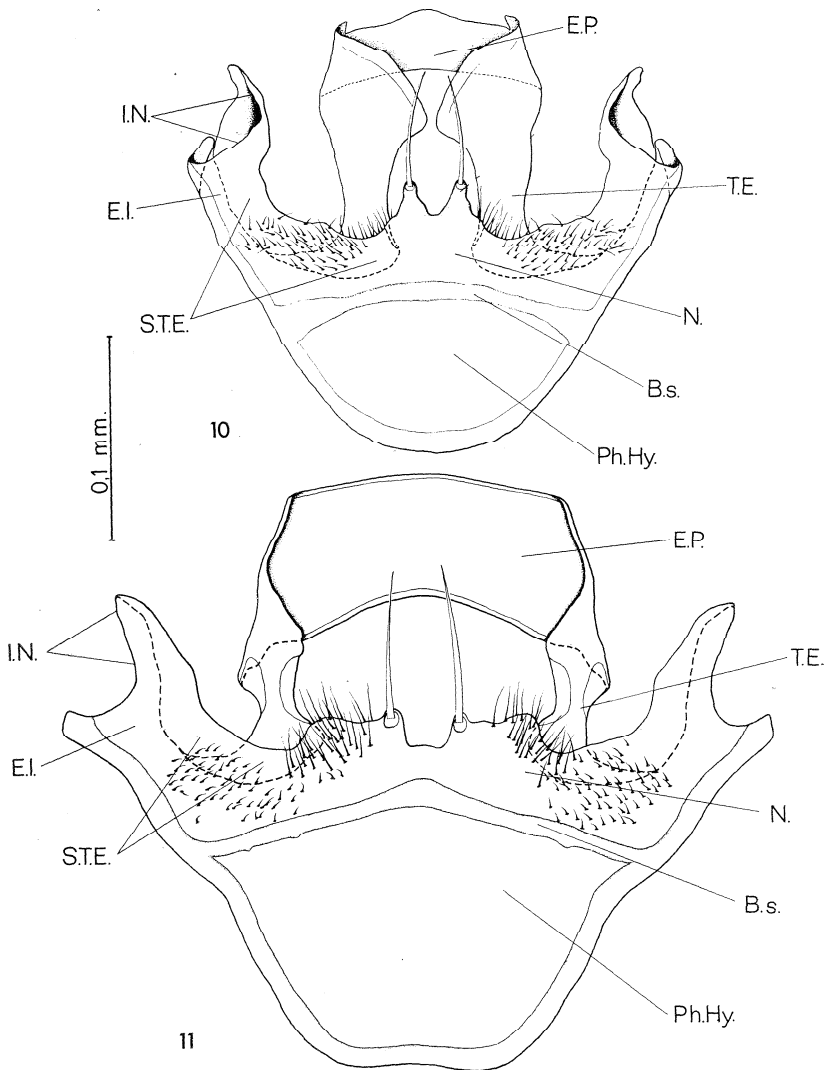


FIG. 10-11, hypandrium et enveloppe du phallus : 10, *D. simulans* ; 11, *D. melanogaster*. B.s., barre sclérotinisée; E.P. enveloppe du phallus; E.I., expansion latérale; I.N., aire d'insertion du novasternum sur l'épandrium; N., novasternum; Ph.Hy., phragme ventral; S.T.E., support de la tige de l'enveloppe; T.E., tige de l'enveloppe.

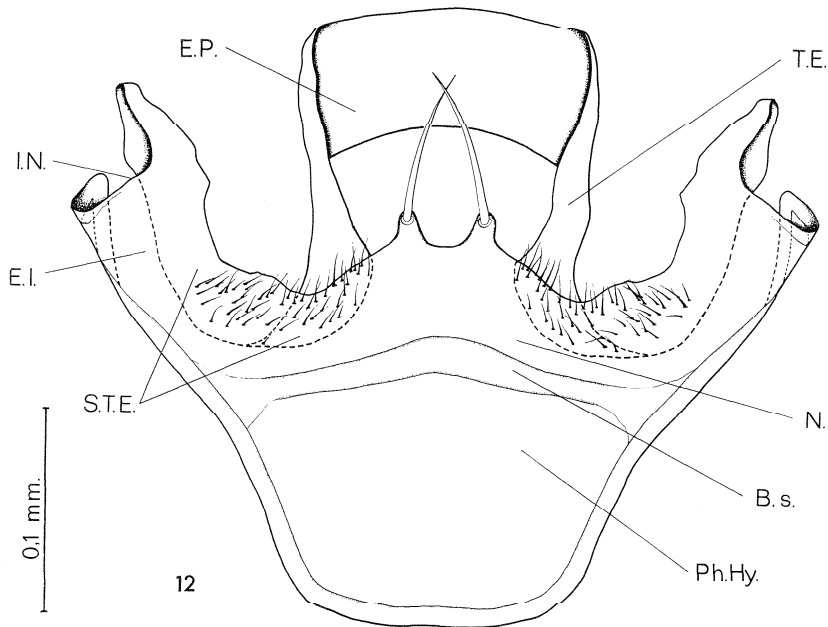


FIG. 12, hypandrium et enveloppe du phallus de l'hybride (explication des lettres comme sur les figures 10-11).

les prolongements latéraux, les replis du bord postérieur et ses connections avec l'épiandrium, les paramères et le phallapodème. Pour ces raisons, la partie postérieure de l'hypandrium ainsi que ses connexions avec les organes environnants, seront d'abord décrits en détail chez *D. melanogaster*, puis comparés avec les structures homologues de *D. simulans* et de leur hybride.

**III.6.1.** Les prolongements latéraux du novasternum, par lesquels ce dernier s'insère sur l'épiandrium, présentent, sur leur face dorsale (interne), un repli qui, partant de leur apex, parcourt toute la longueur, puis suit la courbe du bord postérieur du novasternum jusqu'au quart, à peu près, de sa longueur. Sur la partie la plus proche du plan médian du novasternum de ce repli, prennent naissance deux tiges, une de chaque côté; à leur extrémité, les tiges sont soudées à la partie distale des paramères dorsaux. Elles sont également reliées entre elles par une large bande très peu sclérotinisée. Cette bande n'a jamais été décrite. Nous pensons que son origine est sternale (novasternum), mais une interprétation morphologique serait aléatoire dans l'état actuel de nos connaissances. Les tiges de l'enveloppe ont été nommées par GLEICHAUF (*loc. cit.*) « Verbindungstück des Penismantels ». SALLES (*loc. cit.*) les considère comme faisant partie du manteau du pénis sans leur donner de nom particulier. OKADA (1954) confond les tiges avec les paramères dorsaux. NATER (1953) reprend les termes de manteau du pénis (Penismantel, PM) et de tiges du manteau du pénis (Penismantelstiele,

PMST); il ne donne ni description ni interprétation de ces structures; ses dessins ne permettent pas toujours l'identification exacte des différentes parties qu'il nomme PM, P + PM (P = pénis) ou PMST : plusieurs structures semblent confondues sous le même nom, à en juger du moins d'après ses figures. Par exemple, sous la nomination PMST, on trouve tantôt notre tige de l'enveloppe du phallus, tantôt les prolongements latéraux du novasternum et tantôt les paramères dorsaux. Nous verrons plus loin (III. 10) que ce que les auteurs appellent manteau du pénis n'est rien d'autre qu'une partie des paramères dorsaux. Nous proposons les noms d' « enveloppe du phallus » pour la bande qui entoure cet organe et de « tiges de l'enveloppe du phallus » pour les pièces qui la soutiennent et la relient à l'hypandrium.

Il faut signaler ici qu'entre la base des tiges de l'enveloppe du phallus et les soies centrales du novasternum, s'insèrent symétriquement, les extrémités des paramères ventraux (antérieurs).

Dans la comparaison qui suit, l'enveloppe du phallus sera examinée en même temps que l'hypandrium.

**III.6.2. *D. simulans*:** hypandrium de forme parabolique; novasternum long par rapport à la longueur de son phragme; échancrure médiane de son bord postérieur étroite et de forme conique; protubérances des soies médianes, développées; les deux groupes de spinules, peu différenciés l'un de l'autre, se situent plus près du bord postérieur.

L'enveloppe du phallus est étroite, presque fermée ventralement.

*D. melanogaster*: hypandrium de forme trapézoïdale; novasternum court par rapport à la longueur de son phragme; échancrure médiane de son bord postérieur, large, de forme carrée; protubérances des soies médianes à peine différenciées; les deux groupes de spinules, bien différenciées, occupent toute la longueur du novasternum.

L'enveloppe du phallus est large et largement ouverte ventralement.

*Hybride*: hypandrium de forme trapézoïdale, semblable à celle de l'hypandrium de *D. melanogaster*; même ressemblance pour la longueur et l'échancrure centrale du novasternum. Par contre, la longueur du novasternum, son bord postérieur, les protubérances centrales et la disposition des spinules sont proches de ceux de *D. simulans*.

L'enveloppe du phallus est très proche de celle de *D. melanogaster*.

**III.7. *Phallus*** (fig. 13-18). Le phallus est l'organe copulateur *sensu stricto*. Lié à son apodème par une articulation, il est en gouttière, fermé ventralement dans sa partie proximale et comme « coupé en biseau » dans sa partie distale, constituant l'orifice du phallus. Les parois ventrales, latérales et latérodorsales sont bien sclérotinisées, alors que la paroi dorsale reste membraneuse. Le phallus porte des sortes de fines digitations cylindriques, à l'extrémité arrondie, réparties inégalement autour de son orifice.

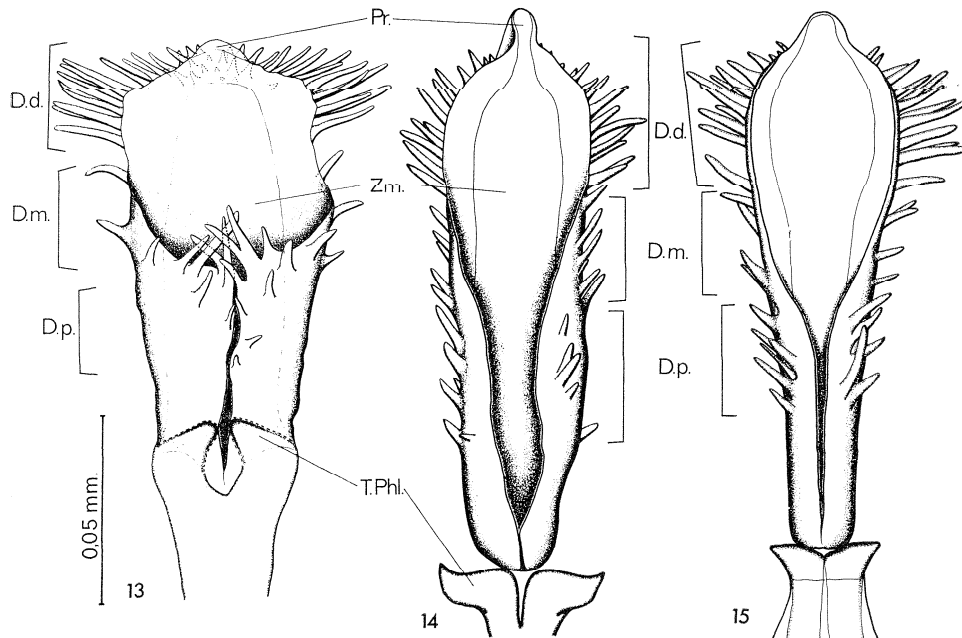


FIG. 13-15, phallus en vue ventrale : 13, *D. simulans*; 14, *D. melanogaster*; 15, hybride. D.d., D.m., D.p., digitations distales, médianes et postérieures; Pr., prolongement distal; T.Phil., tête du phallapodème; Zm., zone membraneuse.

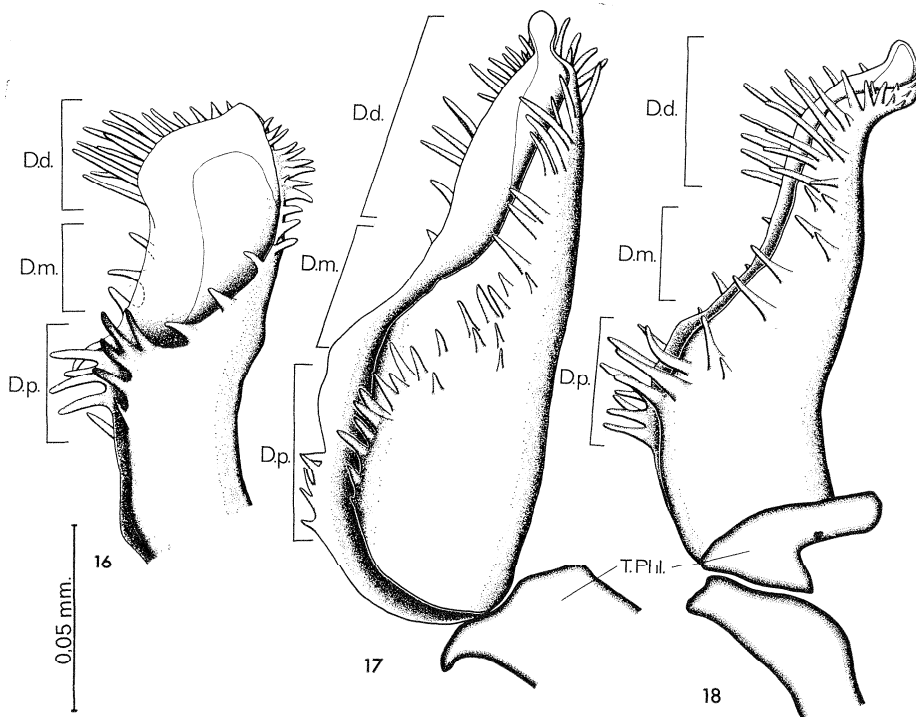


FIG. 16-18, phallus en vue latérale : 16, *D. simulans*; 17, *D. melanogaster*; 18, hybride (explication des lettres comme sur les figures 13-15).

*D. simulans*. Phallus environ deux fois plus long que large : partie distale biseautée, courte, nettement différenciée de la partie proximale tubulaire; tubercule distal large, à peine individualisé.

Disposition et forme des digitations :

- groupe proximal, en position ventrale, constitué de digitations de longueurs très inégales, très courtes pour les plus proximales, très longues pour les plus distales;
- groupe médian constitué de quelques digitations (3-4) de chaque côté de l'orifice du phallus;
- groupe distal constitué de digitations latérales longues et de quelques digitations médianes et dorsales, très courtes, plutôt spiniformes.

*D. melanogaster*. Phallus quatre fois plus long que large; partie distale biseautée, longue, moins différenciée de la partie proximale largement ouverte ventralement; tubercule distal important.

Dispositions et formes des digitations :

- groupe proximal occupant une position plus latérale que chez *D. simulans*, constitué de digitations moyennement longues;
- groupe médian, moins bien défini que celui de *simulans* en raison de la large ouverture ventrale de l'orifice du phallus; les digitations qui le constituent sont de longueur moyenne;
- groupe distal exclusivement constitué de digitations latérales, la partie dorsale du tubercule étant dépourvue de digitations.

*Hybride*. Phallus de même forme que celui de *melanogaster*; fente ventrale presque identique à celle de *simulans*: tubercule distal intermédiaire entre celui de deux espèces parentales.

Disposition et forme des digitations :

Elles sont comparables à celles de *melanogaster*, mais présentent quelques caractères observés chez *simulans*: regroupement plus ou moins net des digitations distales et groupe médian plus individualisé.

**III.8. Phallapodème** (fig. 10 21). Le phallus et son apodème sont deux pièces étroitement associées, dont il est souvent difficile de distinguer les limites. Ils sont examinés ici séparément pour des raisons purement descriptives, facilitant la comparaison.

*D. simulans*. Le phallapodème est une pièce allongée, étroite, grossièrement cylindrique, rigide, à laquelle s'unit le phallus et sur laquelle s'articulent les deux paires de paramères. Il se divise distalement en deux bandes en même temps qu'il se courbe, d'abord en direction ventrale puis, brusquement, en direction dorsale, formant alors ce qu'on peut appeler la « tête du phallapodème ». Sur cette tête, s'attachent le phallus et les paramères.

*D. melanogaster*. Le phallapodème a sensiblement la même forme que chez *D. simulans*, sauf en ce qui concerne l'extrémité distale, où une partie de la tête est séparée en deux pièces.

*Hybride*. Le phallapodème présente également la séparation de la tête, caractéristique de *D. melanogaster*.

**III.9. Paramères** (fig. 19-24). Les paramères ont été souvent décrits, mais non sans de monstrueuses inexactitudes dues à leur petitesse et à leur complexité. Ils seront donc décrits ci-dessous, pour *D. simulans*, avec précision et en mettant en évidence leurs connexions avec les formations voisines. Il s'agit là d'un point très important car les paramères jouent un rôle capital dans le mécanisme d'érection du phallus et par conséquent dans l'accouplement. Leur présence ou leur absence (assez fréquente chez les *Drosophilidae*) conditionne un type d'érection particulier qui peut avoir une incidence évolutive. Le mécanisme de l'accouplement chez les *Drosophilidae* sera analysé dans une prochaine publication.

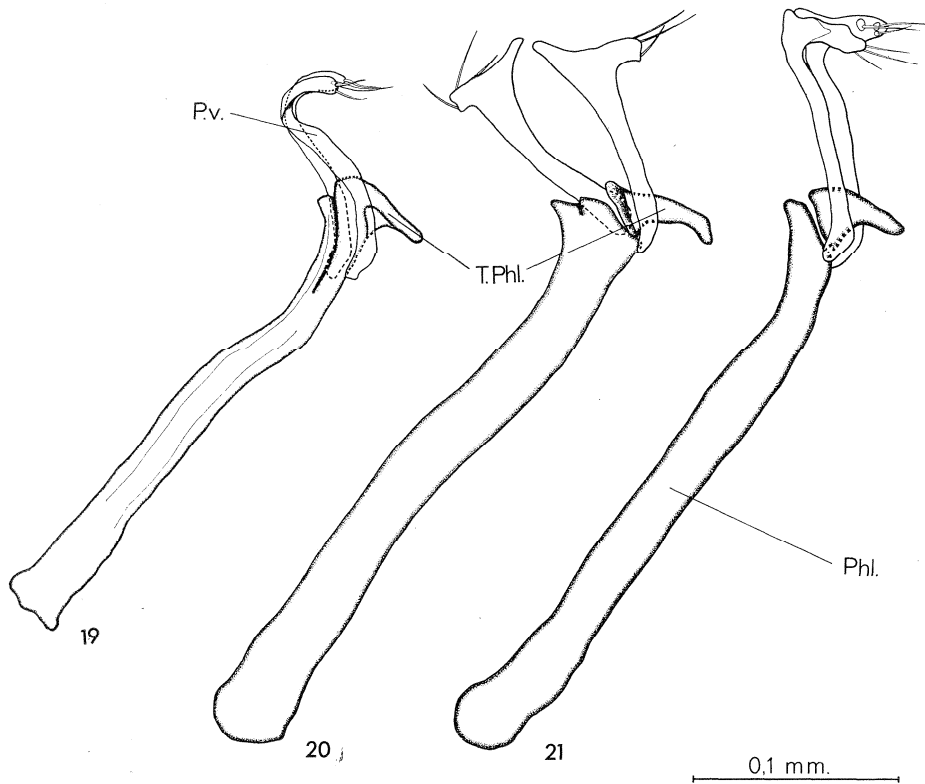


FIG. 19-21, phallopodème et paramères ventraux : 19, *D. simulans*; 20, *D. melanogaster*; 21, hybride. Phl., phallopodème; P.v., paramère ventral (antérieur); T.Ph., tête du phallopodème.

Les paramères sont constitués de deux paires indépendantes insérées sur la tête du phallopodème :

- une paire sur sa partie latérodorsale : les paramères postérieurs ou dorsaux,
- une paire sur sa partie latéroventrale : les paramères antérieurs ou ventraux.

**III.9.1. Paramères antérieurs ou ventraux** (fig. 19-21). Chez *D. simulans*, les paramères antérieurs, au nombre de deux, sont peu sclérotinisés et souples. Ils ont la forme d'une lanière étroite. Une de leurs deux extrémités s'insère sur la base de la tête du phallapodème. L'autre extrémité se courbe vers l'extérieur et s'insère sur une large surface, sur la face interne du novasternum, près de la base des protubérances médianes. Sur leur apex libre, ils portent deux longues soies. Ils sont reliés entre eux par une membrane.

Ces appendices assurent la liaison entre l'ensemble phallus-apodème et l'hyandrium. Leur souplesse autorise également une grande mobilité d'avant en arrière du phallus, lors de l'érection. Par contre, la liaison entre l'hyandrium et les paramères dorsaux permet seulement le rabattement de ceux-ci et par conséquent le dégagement du phallus.

*D. melanogaster*. L'extrémité fixée au novasternum est ici coudée brusquement, formant un angle de 90°; son apex libre porte trois longues soies. La partie interne du coude forme une expansion en forme de bec.

*Hybride*. Les paramères ventraux de l'hybride sont pratiquement identiques à ceux de *D. melanogaster*, avec le coude distal à 90°, son bec externe et les trois longues soies apicales.

**III.10. Paramères postérieurs ou dorsaux** (fig. 22-24). Les paramères postérieurs ont été mal analysés par la presque totalité des auteurs qui les ont étudiés. OKADA (1954) les interprète, à notre avis, correctement, à ceci près qu'il considère les tiges de l'enveloppe du phallus comme une partie des paramères. Une description détaillée de ces pièces est donnée ci-dessous.

*D. simulans*. Les paramères postérieurs consistent en une pièce paire, unie à la tête du phallapodème, en position dorsolatérale, par l'intermédiaire de sa base membraneuse. Ils sont presque aussi longs que larges.

Le paramère postérieur est une pièce complexe présentant deux branches dont l'une se divise en deux dans sa partie distale. La partie basale commune est peu sclérotinisée, presque membraneuse, d'aspect chagriné et porte des épines charnues. A partir de cette base, se différencient :

- une branche basale, ainsi nommée par OKADA (1955), dorsale par rapport à l'autre branche sclérotinisée, allongée, épaisse; sa surface est hérissée de denticules dont la forme et la disposition sont irrégulières;
- une branche ventrale (paramère postérieur d'OKADA, *loc. cit.*) dont les deux-tiers basaux ont le même aspect chagriné que la base du paramère et portent les mêmes dents charnues. Cette branche est divisée, sur sa partie distale sclérotinisée, en deux ramifications : une ramification ventrale conique, le style; une ramification dorsale présentant une expansion latérale, dorsale, membraneuse. Cette ramification est soudée par sa partie distale à la tige de l'enveloppe du phallus.

Lors de l'érection, les paramères postérieurs, retenus par la tige de l'enveloppe du phallus, se rabattent grâce à l'élasticité de leurs bases membraneuses et laissent le phallus dégagé.



*D. melanogaster*. Le paramère est plus long que large. La branche basale est plus étroite et se termine en général en pointe. La branche ventrale porte des ramifications plus longues; l'expansion de la ramification dorsale est relativement plus étroite.

*Hybride*. La partie basale a le même aspect chagriné que celle de *D. melanogaster*. Les ramifications de la branche dorsale présentent certains caractères intermédiaires entre les deux espèces parentales.

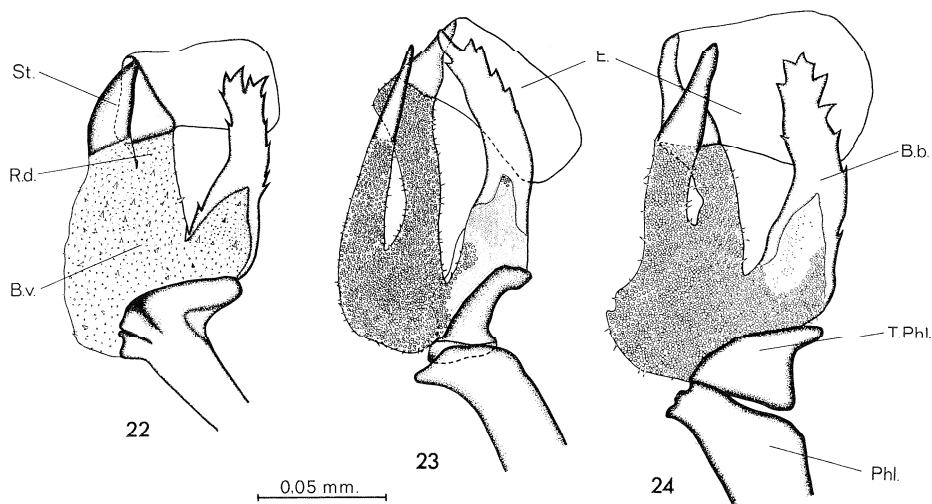


FIG. 22-24, paramère dorsal : 22, *D. simulans* ; 23, *D. melanogaster* ; 24, hybride. B.b., branche basale; B.v., branche ventrale; E., expansion apicale; Phl., phallapodème; R.d., ramification dorsale; St., style; T.Ph., tête du phallapodème.

#### IV. — CONCLUSION

Dans le tableau II, nous présentons, en fonction des données exposées ci-dessus, une somme schématique des ressemblances qu'offrent les genitalia des hybrides mâles *simulans-melanogaster* avec les structures homologues réalisées respectivement chez *simulans* et chez *melanogaster*. Les comparaisons portent sur 22 caractères, correspondant aux huit pièces qui constituent les genitalia et aux plaques anales. Le fait essentiel qu'impose l'observation de ce tableau récapitulatif réside dans le nombre très restreint des caractères des hybrides qui peuvent être réellement qualifiés d'intermédiaires entre les structures parentales : 4 caractères sur 22 seulement, soit 18 %, réalisant un tel état; ils concernent l'épandrium (1), le phallus (2) et les paramères dorsaux (1). On ne peut comprendre l'opinion émise par STURTEVANT (1919) et généralement admise depuis, selon laquelle les genitalia des hybrides sont intermédiaires entre ceux des espèces parentes, qu'en raison d'une généralisation hâtive à l'ensemble des genitalia de l'aspect intermédiaire du lobe postérieur de l'épandrium, structure particulièrement utile pour séparer les *simulans* des *melanogaster*. Quant aux

autres caractères, ils se répartissent équitablement, d'après leur appartenance morphologique, en deux ensembles, l'un (groupant 9 caractères, soit 41 %) étant de type *simulans*, l'autre (groupant aussi 9 caractères) de type *melanogaster*. Il convient toutefois de reconnaître que les conclusions précédentes reposent sur l'attribution, à chacun des caractères consi-

TABLEAU II

Tableau récapitulatif des ressemblances entre les caractères des genitalia ♂ de l'hybride *D. simulans* ♀ × *D. melanogaster* ♂ et leurs homologues des espèces parentes

	Ressemblance avec <i>D. simulans</i>	Ressemblance avec <i>D. melanogaster</i>	Caractère intermédiaire
I. Épandrium :			
1. lobe postérieur .....	+		
2. soies : nombre .....		+	
3. disposition .....			+
II. Forceps :			
4. forme .....	+		
5. soies .....		+	
III. Plaques anales :			
6. forme .....		+	
7. soies .....	+		
IV. Hypandrium :			
8. forme générale .....		+	
9. longueur du novasternum	+		
10. bord postérieur .....	+		
11. spinules .....	+		
12. échancrure centrale ....		+	
13. protubérances des soies centrales .....	+		
V. Phallus :			
14. forme .....		+	
15. tubercule distal .....			+
16. fente ventrale .....	+		
17. digitations .....			+
VI. 18. Phallapodème .....		+	
VII. 19. Paramères ventraux ..		+	
VIII. Paramères dorsaux :			
20. base .....		+	
21. branche basale .....	+		
22. branche ventrale .....			+
TOTAL ET % .....	9 : 41 %	9 : 41 %	4 : 18 %

dérés, d'un poids équivalent. En fait, si l'on fait abstraction du phallopodème et des paramères ventraux, pièces relativement simples, aucune des structures qui composent les genitalia hybrides n'est réellement identique à son homologue de l'une ou l'autre des formes parentes; par son aspect global, l'appareil génital des hybrides mâles semble plus proche de celui de *melanogaster* que de celui de *simulans*, tant par sa taille que par la forme de ses pièces constituantes. Les caractères du parent *simulans* affectent essentiellement des traits moins frappants, comme la disposition des soies ou des spinules.

Quoi qu'il en soit, la reconnaissance d'une structure globale en quelque sorte mosaïque, chez les hybrides mâles *simulans-melanogaster*, semble pouvoir être rapprochée de la conclusion de THROCKMORTON (1965), relative aux genitalia des différentes espèces affines du genre *Drosophila*: « 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 combination of the characters found among other close relatives. »

#### SUMMARY

L. TSACAS, CH. BOCQUET, M. DAGUZAN & A. MERCIER : Comparison of the male genitalia of *Drosophila melanogaster*, *Drosophila simulans* and their hybrids [Dipt. Drosophilidae]

Hybrids between *D. melanogaster* MEIG. and *D. simulans* STURT. have been only scantily studied so far. Their genitalia are described in detail in this work and are compared to those of the parental species.

A structure attached to the hypandrium was discovered and called « phallus sheath ». It consists of a slightly hardened band which winds round the phallus on the back and is attached to the hypandrium through two « stems of the phallus sheath ». This formation was hitherto mistaken for the « penis coat » (which does not correspond to any defined structure) and the dorsal (posterior) parameres. The last have now been studied in detail; the different parts which form them were identified and their relationship to neighbouring structures was shown.

On account of a certain confusion which prevails in the nomenclature of the different parts of *Drosophila* genitalia a system is proposed based on that of VAN EMDEN and HENNIG but adapted for the Drosophilidae.

Comparison of the genitalia of *D. melanogaster*, *D. simulans* and their hybrids has shown that in a total of 22 traits studied, 9 (41 %) resemble those of *D. simulans*, 9 (41 %) those of *D. melanogaster* and only 4 (18 %) can really be termed as intermediate. In its general aspect the genital apparatus of the male hybrid seems more similar to that of *D. melanogaster* than to the *simulans* as regards both size and the shape of its parts. The features of the *simulans* parent appear mostly on traits less striking, such as distribution of bristles or spinules.

It appears therefore that in the male hybrids *simulans-melanogaster* the genitalia are a mosaic-like structure.

## BIBLIOGRAPHIE

- BERLESE, A., 1909. — Gli Insetti, I, Milano.
- BOCQUET, CH. & TSACAS, L., 1970. — Tests of interspecific crosses between different stocks of *Drosophila simulans* and *Drosophila melanogaster*. D.I.S. **44**, p. 192.
- COLE, F. R., 1927. — A study of terminal abdominal structures of male Diptera (Two-winged flies). — *Proc. Calif. Acad. Sci.*, **4** (16), p. 397-499.
- CRAMPTON, G. C., 1938. — The structures called parameres in male insects. — *Bull. Brooklyn ent. Soc.*, **33**, p. 16-24.
- 1941. — The terminal abdominal structures of male Diptera. — *Psyche*, **48** (2-3), p. 79-94.
- 1944 a. — A comparative morphological study of the terminalia of male Calypterate Cyclorrhaphous Diptera and their Acalypterate relatives. — *Bull. Brooklyn ent. Soc.*, **39** (1), p. 1-31.
- 1944 b. — Suggestions for grouping the families of Acalypterate Cyclorrhaphous Diptera on the basis of the male terminalia. — *Proc. ent. Soc. Wash.*, **46** (6), p. 152-154.
- DOBZHANSKY, T., 1930. — Studies on the intersexes and supersexes in *Drosophila melanogaster* MEIG. — *Isv. Bur. Genet. (Leningrad)*, **8**, p. 91-158.
- DOBZHANSKY, T. & BRIDGES, C., 1928. — The reproductive system of triploid intersexes in *Drosophila melanogaster*. — *Amer. Nat.*, **62**, p. 425-434.
- EMDEN, F. VAN & HENNIG, W., 1956 et 1970. — in S. L. TUXEN « Taxonomist's glossary of genitalia in Insects », Copenhagen.
- FERRIS, G. F., 1950. — in M. DEMEREC « Biology of *Drosophila* », New York.
- GLEICHAUF, R., 1936. — Anatomie und Variabilität des Geschlechtsapparates von *Drosophila melanogaster* (MEIGEN). — *Zeitsch. f. wissen. Zool.*, **148** (1), p. 1-66.
- HENNIG, W., 1936. — Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates der Cyclorrhaphen Dipteren. — *Zeitsch. f. Morphol. u. Oekol. d. Tiere*, **31**, p. 328-370.
- HOLLINGSWORTH, M. J., 1960. — The morphology of intersexes in *Drosophila subobscura*. — *J. exp. zool.*, **143**, p. 123-151.
- HSU, T. C., 1949. — The external genital apparatus of male *Drosophilidae* in relation to systematics. — *Univ. Texas Publ.* n° 4920, p. 80-142.
- LAUGÉ, G., 1968. — Morphologie comparée de la région génitale des intersexués triploïdes de *Drosophila melanogaster*. — *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, **4**, p. 481-499.
- MALOGOLOWKIN, C., 1948. — Sobre a genitalia dos Drosophilídeos (Diptera) : II. *Drosophila ananassae*. — *Summa Bras. Biol.*, **1** (17), p. 429-457.
- MORISON, F. O., 1941. — A study of male genitalia in calypterate Diptera based on the genus *Gonia* MEIGEN (Diptera : Tachinidae). — *Canad. Jour. Research. sec. D.*, **19**, p. 1-21.
- NATER, H., 1953. — Vergleichend-morphologische Untersuchung des äusseren Geschlechtsapparates innerhalb der Gattung *Drosophila*. — *Zool. Jahrb. Abt. J. Syst.*, **81**, p. 437-486.
- NEWBY, W. W., 1942. — VII. A study of intersexes produced by a dominant mutation in *Drosophila virilis*, Blanco stock. — *Univ. Texas Publ.*, n° 4228, p. 113-145.
- NONIDEZ, J. F., 1920. — The internal phenomena of reproduction in *Drosophila*. — *Biol. Bul.*, **39**, p. 207-230.
- OKADA, T., 1954. — Comparative morphology of the Drosophilid flies. I. Phallic organs of the *melanogaster* group. — *Kontyû*, **22** (1/2), p. 36-46.
- 1955. — Comparative morphology of the Drosophilid flies. II. Phallic organs of the subgenus *Drosophila*. — *Kontyû* **23** (3), p. 97-104.
- SALLES, H., 1947. — Sobre a genitalia dos Drosophilídeos (Diptera) : I. *Drosophila melanogaster* e *D. simulans*. — *Summa Bras. Biol.*, **1** (15), p. 311-383.
- SCHULTZ, U. & DOBZHANSKY, Th., 1933. — Triploid hybrids between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. — *J. exp. zool.*, **65**, p. 73-82.
- STURTEVANT, A. H., 1919. — A new species closely resembling *Drosophila melanogaster*. — *Psyche*, **26**, p. 153-155.
- 1921. — The North american species of *Drosophila*. — *Carn. Inst. Wash. Publ.*, **301**, p. 1-105.
- THROCKMORTON, L. H., 1965. — Similarity versus relationship in *Drosophila*. — *Syst. Zool.*, **14** (3), p. 221-236.

(Laboratoire de Génétique évolutive  
et de Biométrie, C.N.R.S., 91 - Gif-sur-Yvette.)