

No. 5478
28
T. OKADA

BIOLOGIE ÉVOLUTIVE DU GENRE *ZAPRIONUS*
RECHERCHES SUR LE COMPLEXE SPÉCIFIQUE
DE *Z. TUBERCULATUS*
[DIPT. DROSOPHILIDAE]

PAR

L. TSACAS, J. DAVID, R. ALLEMAND, G. PASTEUR,
M.T. CHASSAGNARD, S. DERRIDJ

SUMMARY

Zaprionus sepsoides, which has been synonymized with *Z. tuberculatus* since 1948, is actually a separate species. Both species and the newly discovered *Z. mascariensis* form a very homogeneous complex in external morphology. The two former species are widespread on the African continent, while the third one is endemic in Mauritius and La Réunion.

In four kinds of savannah biotopes investigated in Ivory Coast, *tuberculatus* and *sepsoides* were found in rather constant relative frequencies, *sepsoides* being more abundant. On the other hand, observed relative frequencies were strongly dependent on the fruit species which was used as a trap bait.

Important morphological differences are found in internal organs and eggs. Development time is considerably shorter, and stature is smaller, in *tuberculatus* than in *sepsoides*; also, male forceps and female ovipositor bristles numbers are significantly different. A scanning electron microscope study has shown differences in fine structures of the phallus and integument and has given information on the nature of *Zaprionus* dorsal longitudinal stripes.

Both *tuberculatus* and *sepsoides* have $2N = 12$ chromosomes. There is a heterochromatic Y. Dot chromosomes appear banded in *tuberculatus* and unbanded in *sepsoides* larval salivary gland smears.

From the various results obtained we conclude that the *Zaprionus tuberculatus* complex is of real interest for studies on both speciation processes and population dynamics.

MOTS-CLÉS : évolution, spéciation, répartition, morphologie, chromosomes, *Drosophilidae*, *Zaprionus*.

Zaprionus tuberculatus est une espèce décrite de Rhodésie par MALLOCH (1932). Quelques années plus tard une autre espèce de l'Ouganda a reçu le nom de *Z. sepsoides* dans un article de DUDA (1939). Mais il faut signaler que si son travail a paru en 1939, il avait été rédigé et soumis à la publication dès 1926. COLLART en 1948 a mis ces deux espèces en synonymie sur la base de la présence d'un tubercule sur les fémurs antérieurs chez les deux formes. Depuis, dans la littérature spécialisée, seul le nom *tuberculatus* est mentionné.

Récemment BARKER (1974), étudiant diverses souches de « *tuberculatus* » provenant du Nigéria et de l'Afrique du Sud, a constaté que toutes ne s'hybridaient pas entre elles. Il n'a pas lui non plus, trouvé de différences morphologiques entre ces souches. Nous pensons pour notre part qu'il s'agissait des deux espèces *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides* plutôt que de l'une d'elles avec une troisième cryptique.

Dans le cadre de recherches sur le genre *Zaprionus* COQUILLET, nous avons étudié de nombreuses souches de « *tuberculatus* » provenant de diverses régions d'Afrique. Il est apparu très vite qu'en réalité il s'agissait de deux espèces parfaitement isolées génétiquement. Pour élucider le problème de nomenclature qui se posait, nous avons recherché les types des deux espèces précitées. Ceci réalisé, nous avons pu découvrir des caractères morphologiques distinctifs sur des spécimens desséchés, localisés sur la spermathèque pour la ♀ et sur l'extrémité du pénis pour le ♂. Le hasard a voulu que MALLOCH & DUDA n'aient pas décrit la même espèce, ainsi le nom *sepsoides* reste valable. Tout récemment une troisième espèce a été découverte qui vit dans l'île Maurice et l'île de La Réunion (*Z. mascariensis* TSACAS & DAVID).

Il est donc possible désormais de parler d'un véritable complexe *tuberculatus* qui comprend trois espèces morphologiquement très semblables, mais qui ne s'hybrident pas, même au laboratoire.

Zaprionus mascariensis ayant été découvert récemment, la plupart des études présentées dans ce travail portent uniquement sur les deux autres espèces, sympatriques dans les régions tropicales du continent africain.

Matériel et techniques

Souches étudiées : *Z. tuberculatus* : n° 124.5, Marodi (Niger), VIII-1969, leg. J. G. POINTEL; n° 130.1, Balinga (Gabon), 14-VII-1970, leg. J. DAVID. *Z. sepsoides* : n° 123.3, La Maboké (R.C.A.), IV-1969, leg. Y. BOULARD; une souche non numérotée de Makokou (Gabon), VII-1970, leg. J. DAVID. *Z. mascariensis* : n° 163.5, Machabé (île Maurice), VII-1973, leg. J. DAVID; n° 179.8, environs Saint-Gilles (La Réunion), X-1974, leg. R. POURRIOT.

Morphologie : pour l'examen, les genitalia préalablement ramollis dans la potasse, ont été disséqués et montés, tels quels ou colorés par le noir chlorazol, dans du baume du Canada. Pour l'étude au microscope électronique à balayage (MEB) les mouches ont été fixées dans un fixateur (alcool, formol, acide trichloracétique) ou lyophilisées. Elles ont été ensuite ombrées d'un alliage d'or-palladium. Les observations ont été faites avec un appareil MEB 07 CAMECA. Seuls *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides* ont été étudiés au MEB.

Biométrie : ont été utilisées la souche n° 130.1 pour *Z. tuberculatus* et une souche non numérotée de Makokou, Gabon, VII-1970, leg. J. DAVID, pour *Z. sepsoides*. Les mesures biométriques ont été réalisées sur des adultes élevés à 25 °C, sur milieu axénique (DAVID & CLAVEL, 1965). La taille des organes a été mesurée sous la loupe au moyen d'un micromètre oculaire. Afin de limiter les risques d'erreur, l'aile et la patte antérieure droite ont été préalablement montées entre lame et lamelle dans du baume du Canada.

I. — TAXINOMIE

✓ *Zaprionus tuberculatus* Malloch, 1932 : 11

Holotype et spécimen unique ♀, Umtali (Rhodésie du Sud), IX-1927, leg. A. CUTHBERTSON; déposé au U.S.N.M., Washington (D.C.), U.S.A.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : cette espèce est très largement répartie en Afrique au Sud du Sahara et dans les Iles périphériques : île de La Réunion, île Maurice, Madagascar, île de Sainte-Hélène et les îles Canaries. Il est probable que son introduction dans ces dernières îles est récente. En effet, BECKER (1908) y a récolté des Diptères pendant de nombreux mois en 1900, 1901 et 1904, sans rencontrer cette espèce. La première indication de la présence d'un *Zaprionus* dans les îles Canaries, un de nous (L.T.) l'a eu en examinant un échantillon de Drosophiles envoyé par le Dr J.M. FERNANDEZ en 1964.

✓ ***Zaprionus sepsoides* Duda. 1939 : 17. bona species**

L'espèce a été décrite d'après une série de nombreux spécimens des deux sexes. Leur examen a montré que les deux espèces y étaient représentées. Comme DUDA n'avait pas désigné un type, nous avons choisi un lectotype parmi les 3 ♂♂ qui n'étaient pas des *tuberculatus*. Il y avait également une ♀ appartenant à cette espèce, les autres spécimens (5 ♂♂ et 5 ♀♀) étant des *Z. tuberculatus*. Lectotype ♂, Ouganda : Katona (Mujenje) VIII-1913, Ung. Nat. Museum, Budapest. Un ♂ de la série originale est déposé au Muséum de Paris.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : *Z. sepsoides* est aussi répandu que le précédent sur le continent africain mais il paraît absent des îles.

✓ ***Zaprionus mascariensis* Tsacas & David, 1975 : 379**

Holotype ♂, île Maurice, forêt Machabé, 21-VII-1973, leg. J. DAVID (souche 163-5), Muséum de Paris.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : endémique dans l'île Maurice et l'île de La Réunion.

II. — ÉCOLOGIE

Deux types d'études ont été réalisées sur le terrain, en diverses régions d'Afrique. Dans un premier cas, des piégeages à l'aide de bananes ont été effectués à Lamto (Côte-d'Ivoire) dans 4 faciès végétaux différents. Les résultats sont donnés dans le tableau I. Les individus les plus nombreux ont été capturés dans la savane claire à *Loudetia*. Il est difficile cependant de tirer de ces observations des renseignements précis sur l'abondance des *Zaprionus* dans les divers faciès. En revanche, il apparaît très nettement que les deux espèces étaient présentes dans les quatre types de faciès, dans des proportions très peu variables. Dans tous les cas, *sepsoides*, plus nombreux que *tuberculatus*, représentait environ 60 % des captures.

D'autres relevés ont été effectués au Sud de la Côte-d'Ivoire, au Cameroun et en République Centrafricaine, en utilisant diverses espèces de fruits comme pièges attractifs. Les résultats sont donnés dans le tableau II. Il est très curieux de constater que, si l'on considère, pour l'ensemble des stations, la totalité des captures, *sepsoides* représente encore 60 % du total des deux espèces. Mais cette fois, des différences très importantes apparaissent selon le fruit utilisé. Par exemple les fruits de Makoré ou de Cacaoyer semblent attirer presque exclusivement *sepsoides*. Au contraire, le Palmier Rônier attire de préférence *tuberculatus*.

TABLEAU I

Fréquences relatives des espèces *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides* dans différents faciès végétaux des savanes de Lamto (piégeage à partir de bananes fermentées).

STATIONS	<i>Z. tuberculatus</i>		<i>Z. sepsoides</i>		Nombre total d'individus et % par station	
	N	% ensemble des stations % par station	N	% ensemble des stations % par station	N	%
1. savane claire à <i>Loudetia</i>	139	58,4 38,3	224	55,4 61,7	363	56,5
2. savane à <i>Hyparrhenia</i>	29	12,2 42,1	40	9,9 57,9	69	10,7
3. savane boisée du campement M'Bra	45	19,0 33,1	91	22,6 66,9	136	21,2
4. galerie forestière du fleuve Bandama	25	10,4 33,8	49	12,1 66,2	74	11,5
Total	238	100 37,6	404	100 62,4	642	

TABLEAU II

Préférences alimentaires des espèces *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides* dans différentes localités d'Afrique tropicale.

Localité - fruit	<i>Z. tuberculatus</i>		<i>Z. sepsoides</i>	
	N	%	N	%
Côte d'Ivoire				
Lamto : Palmier <i>Bônier</i>	174	67,7	83	32,3
Lamto : <i>Ficus cap.ensis</i>	5	50,0	5	50,0
Forêt ombrophile de Banco : makoré (<i>Tiegnemella heckelii</i>)	1	0,5	213	99,5
Cameroun				
N'Koemvone : cacaoyer (cabosses)	5	22,7	17	77,3
Ozom II : cacaoyer (cabosses)	-	0	36	100
Centrale				
La Maboké : <i>Ficus</i> sp.	86	48,1	93	51,9
La Maboké : <i>Myrianthus arboreus</i> P.B.	116	45,7	138	54,3
La Maboké : <i>Ricinodendron africanum</i> Mull. Arg.	7	25,0	21	75,0
T O T A L	394	39,4	606	60,6

Ces résultats montrent à quel point il est difficile en un lieu donné d'estimer l'abondance ou même la fréquence relative de deux espèces. Il semble par ailleurs que *tuberculatus* et *sepsoides* manifestent des préférences

alimentaires assez différentes et occupent de ce fait des niches écologiques distinctes.

Les deux espèces peuvent coexister longtemps dans une même bouteille d'élevage au laboratoire, ceci est étayé par trois observations :

— une souche, provenant de la Maboké (R.C.A.), établie à partir de plusieurs individus mâles et femelles capturés dans la nature en avril 1969 s'est avérée composée en février 1970 de 45,3 % de *tuberculatus* et de 54,7 % de *sepsoides*. La souche ensuite a été perdue accidentellement.

— une souche de Marodi (Niger), établie à partir de plusieurs individus mâles et femelles, capturés en août 1969, était composée en mars 1970 de 87,4 % de *tuberculatus* et de 12,6 % de *sepsoides*. En juillet 1970, la population était composée uniquement de *tuberculatus*.

— une souche de Brazzaville (R.P. Congo), établie comme les précédentes, à partir de plusieurs individus des deux sexes, en décembre 1970, était composée en mai 1973 de 20 % de *tuberculatus* et de 80 % de *sepsoides*. En août 1975, seul *tuberculatus* subsistait.

Ces quelques résultats obtenus sans protocole expérimental montrent toutefois la capacité de ces deux espèces à coexister pendant longtemps sous des conditions de compétition rigoureuses.

III. — MORPHOLOGIE

a. Appareil génital externe

Mâle : dans l'exposé qui suit sera utilisée la nomenclature établie par TSACAS & al. (1971) et LACHAISE (1972). Plutôt que de donner les descriptions des différentes structures génitales mâles pour chacune des espèces étudiées 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 *Z. tuberculatus* puis pour *Z. sepsoides* et *Z. mascariensis*, mettant en évidence les différences discriminatoires. Les figures ont été présentées par groupes de trois dessins correspondant respectivement pour chaque élément à *Z. tuberculatus*, *Z. sepsoides* et *Z. mascariensis* de gauche à droite ou du haut en bas. Cette disposition permet une comparaison immédiate.

EPANDRIUM (fig. 1). Il est de forme semblable dans les trois espèces : chez *Z. tuberculatus*, il porte un phragme avec une bosse cantonnée au quart dorsal, la partie du bord postérieur qui le réunit aux plaques anales est très réduite, le « doigt de gant » du bord antéro-inférieur est large portant trois longues soies.

Chez *Z. sepsoides*, l'épandrium a sensiblement les mêmes caractéristiques que celui de *Z. tuberculatus*; son phragme est de forme différente et le « doigt de gant » porte quatre soies.

L'épandrium de *Z. mascariensis* diffère de celui des deux autres espèces par l'absence de bosse sur son phragme et la largeur plus grande de la partie qui l'unit aux plaques anales; son « doigt de gant » également est plus réduit et porte seulement deux soies.



FIG. 1, épandrium, vu de profil : a, *Zaprionus tuberculatus*; b, *Z. sepsoides*; c, *Z. mascariensis*.

▣ **FORCEPS** (fig. 2). Chez *Z. tuberculatus*, ils sont allongés et portent deux groupes de dents : un groupe dorsal composé d'environ 6 dents et un ventral

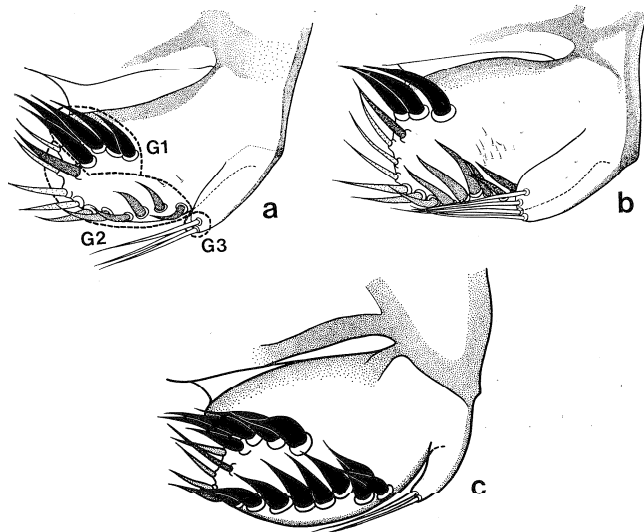


FIG. 2, forceps gauche : a, *Zaprionus tuberculatus*; b, *Z. sepsoides*; c, *Z. mascariensis*. G1, G2, G3, les groupes de soies utilisés pour la biométrie.

composé d'environ 6 dents également; de plus, ils portent une rangée de fortes soies apicales.

Chez *Z. sepsoides*, ils sont plus trapus et le groupe ventral de dents est plus fourni. Chez *Z. mascariensis*, ils sont également trapus et les deux groupes de dents sont composés d'un plus grand nombre de dents.

PONT (fig. 3). Il est en forme de T dans les trois espèces; le pont de *Z. sepsoides* diffère de celui de *Z. tuberculatus*, ayant les bords de la barre verticale du T concaves; le pont de *Z. mascariensis* se rapproche de celui de *Z. tuberculatus*.

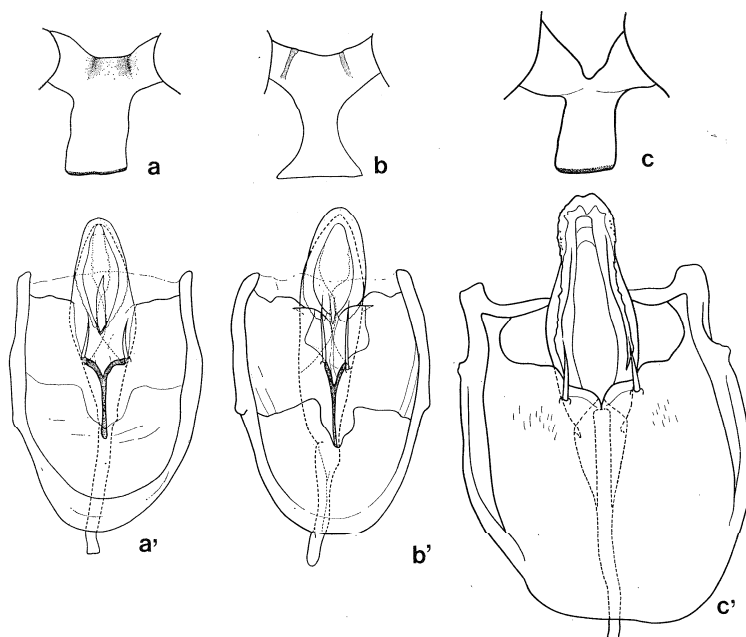


FIG. 3, pont (haut) et hypandrium (bas) en vue ventrale : a, *Zaprionus tuberculatus*; b, *Z. sepsoides*; c, *Z. mascariensis*.

PLAQUES ANALES (fig. 1). Elles sont de forme très similaire entre *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides*. Celles de la première espèce sont un peu plus étroites et portent sur leur angle postéro-ventral un plus petit nombre de petites soies. Chez *Z. mascariensis* elles sont étroites et se terminent en forme de bec, lequel se replie vers l'intérieur et porte un grand nombre de petites soies.

HYPANDRIUM (fig. 3). Sous ce terme, nous entendons le novasternum avec son phragme. Il est pratiquement identique chez *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides*, les soies submédianes sont plus longues chez cette dernière espèce. Chez *Z. mascariensis*, il est plus trapu et la limite entre le novasternum et son phragme n'est pas marquée.

PHALLUS (fig. 4 et 9). C'est l'organe qui permet avec sûreté la distinction entre les trois espèces, surtout entre *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides*. Chez

Z. tuberculatus, sur le côté ventral existe un processus large et long, le bord du « capuchon » est finement dentelé; en vue de profil le bord dorsal atteint l'extrémité en traçant une large courbe. Chez *Z. sepsoides*, le processus ventral est moins large et court, le bord du « capuchon » est aussi dentelé mais les dents sont assez espacées les unes des autres, le profil du bord dorsal atteint l'extrémité en se courbant brusquement. Chez *Z. mascariensis*, le processus ventral manque et de profil, le phallus est très large.

Femelle : OVIPOSITEUR (fig. 5). Il est semblable chez les trois espèces. Celui de *Z. mascariensis* se singularise par la présence d'une dent supplémentaire près de l'extrémité et en retrait de la rangée marginale.

b. Appareil reproducteur

Mâle : TESTICULES (fig. 6). Ils constituent un critère permettant la reconnaissance immédiate des deux espèces sympatriques du continent africain. Chez *Z. tuberculatus*, ils sont constitués par un tube basal long et étroit suivi d'une partie plus large enroulée en trois spires dextres; vient après la dernière partie de trois et demie à quatre spires externes par rapport aux précédentes et à enroulement senestre. Les deux testicules sont accolés

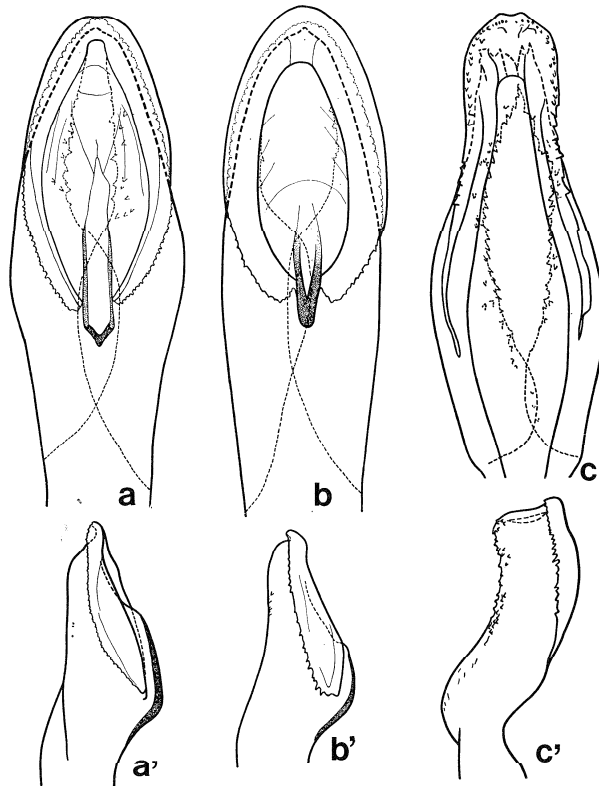


FIG. 4, phallus de face (haut) et de profil (bas) : a, *Zaprionus tuberculatus*; b, *Z. sepsoides*; c, *Z. mascariensis*.

l'un à l'autre à leur base. Chez *Z. sepsoides*, ils sont courts, la partie basale est très courte, la seconde forme une seule spire à enroulement dextre et la troisième se compose également d'une spire lâche et à enroulement senestre. Les bases des deux testicules sont également accolées l'une à l'autre. Chez *Z. mascariensis*, ils sont presque identiques à ceux de *Z. tuberculatus*.

GLANDES ACCESSOIRES (paragonia) (fig. 6). Elles sont de forme et de longueur différentes chez les trois espèces. Les plus longues sont celles de *Z. sepsoides*. Viennent après celles de *Z. mascariensis*. *Z. tuberculatus* possède les glandes accessoires les plus courtes.

POMPE ÉJACULATRICE (fig. 7). La forme est sensiblement la même pour les trois espèces. Le sclérite de la pompe également est semblable chez *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides*, celui de *Z. mascariensis* est plus large et son bras nettement plus court. Chez les trois espèces, la pompe éjaculatrice est munie de deux longs diverticules (caecums). Ceux de la pompe de *Z. mascariensis* sont beaucoup plus longs et bifurqués.

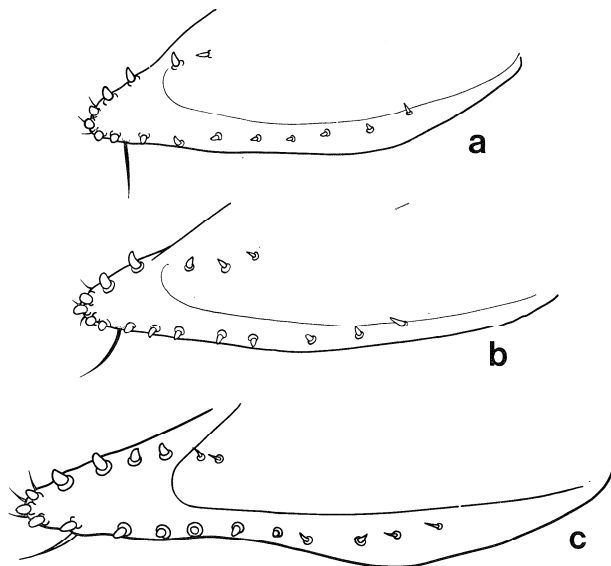


FIG. 5, ovipositeur : a, *Zaprionus tuberculatus*; b, *Z. sepsoides*; c, *Z. mascariensis*.

Femelle : RÉCEPTACLE VENTRAL (fig. 7). Chez *Z. tuberculatus* il est très long, accolé à la surface du vagin. Chez *Z. sepsoides* il est court. Celui de *Z. mascariensis* est pratiquement aussi long que celui de *Z. tuberculatus*.

SPERMATHÈQUES (fig. 7). Chez *Z. tuberculatus*, elles sont pratiquement aussi hautes que larges ($h : l = 1$) et portent au sommet quelques petites protubérances à peine distinctes. Chez *Z. sepsoides*, elles sont plus larges que hautes ($h : l = 1,3$) et portent sur leur surface un grand nombre de protubérances en forme de mamelons. Chez *Z. mascariensis*, elles sont en forme de cloche et leur surface ne porte aucune protubérance.

c. Stades préimaginaux

OEUFs (fig. 8). Les œufs des trois espèces ont la même forme ovoïde et la même couleur blanche transparente. Ils diffèrent par la forme et la longueur relative de leurs quatre filaments. Chez *Z. tuberculatus*, les quatre filaments sont subégaux; les deux apicaux sont fins, les deux basaux sont beaucoup plus épais. Chez *Z. sepsoides* les apicaux sont également fins mais beaucoup plus courts que les basaux élargis en forme de palette. Chez *Z. mascariensis*, les filaments sont semblables à ceux de *Z. sepsoides*, mais avec les apicaux à peine plus courts que les basaux.

LARVES. Elles sont semblables dans les trois espèces; leur armature bucco-pharyngienne n'a pas été étudiée. Le nombre et la disposition des digitations des stigmates antérieurs, la disposition des spinules dorsales, celles des crochets et spinules ventrales ainsi que le nombre et la disposition des mamelons caudaux sont étudiés avec la puppe.

PUPE (fig. 8). De couleur jaune-roux plus ou moins sombre, les pupes des trois espèces sont de forme générale semblable. La forme et la répartition des spinules ventrales abdominales sont très semblables chez *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides*. Celles de *Z. mascariensis* sont par contre assez différentes. Indice des cornes respiratoires : *Z. tuberculatus* : 20,3; *Z. sepsoides* : 14,3; *Z. mascariensis* : 13,0.

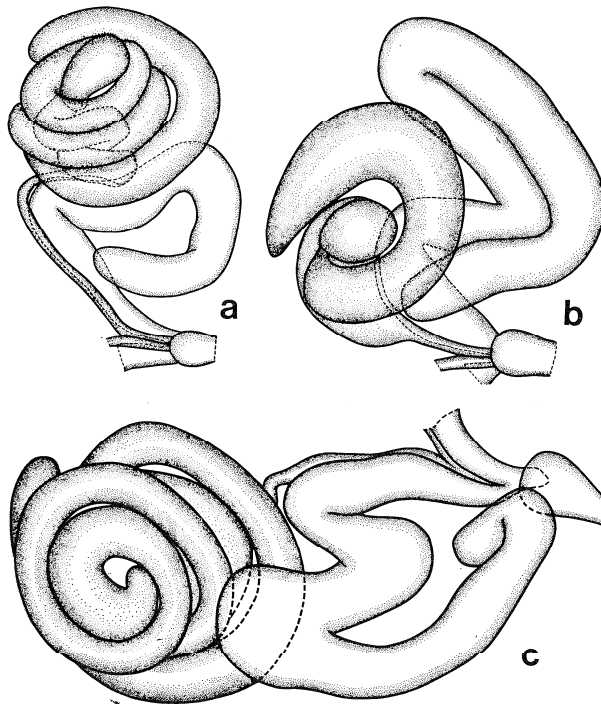


FIG. 6, testicule et paragonia : a, *Zaprionus tuberculatus*; b, *Z. sepsoides*; c, *Z. mascariensis*.

Digitations (fig. 8). La disposition des digitations des cornes respiratoires est semblable dans les trois espèces, seul le nombre varie, comme il suit : *Z. tuberculatus*, 2 basales, 4 à 6 marginales, 3 centrales, total 9 à 11; *Z. sepsoides*, 2 basales, 6 marginales, 4 à 6 centrales, total 12 à 14; *Z. mascariensis*, 2 basales, 6 à 7 marginales, 4 à 6 centrales, total 12 à 15. Cette disposition appartient au type Y (OKADA, 1968) sous réserve que les pseudobasales, telles qu'elles sont définies par THROCKMORTON (1962), ne puissent pas être distinguées chez ces trois espèces. Le type Y est le plus répandu dans le sous-genre *Drosophila*.

Mamelons des segments caudaux (fig. 8). La disposition de ces mamelons, identique chez les trois espèces, est la suivante : 9^e segment : 2 sur le siphon, 2 ventraux, 2 subventraux; 8^e segment : 2 dorsaux, 2 dorso-latéraux, 2 latéraux. Cette disposition est identique à celle de *D. melanogaster* et commune dans le sous-genre *Sophophora* du genre *Drosophila*.

d. Structures fines des imagos

L'étude des structures fines au microscope électronique à balayage (MEB) avait un double but : la découverte éventuelle des structures différentielles entre les deux espèces jumelles *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides*, et l'étude de la nature des bandes blanches bordées de noir de la tête et du thorax de toutes les espèces du genre *Zaprionus*.

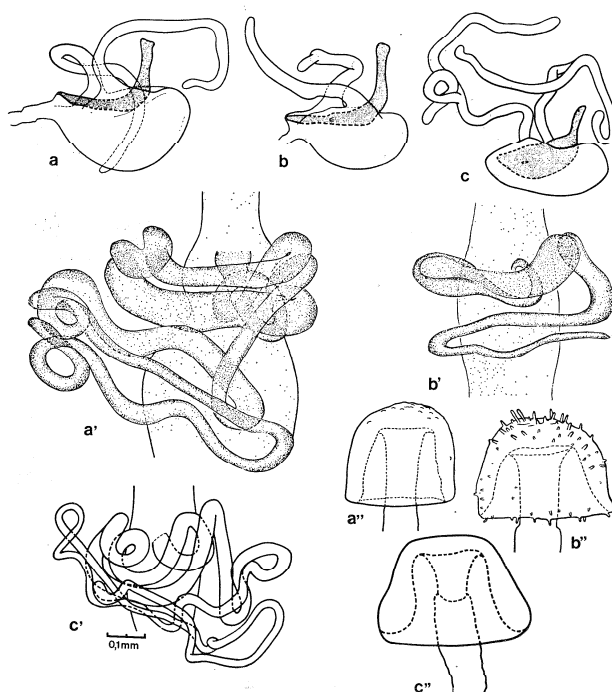


FIG. 7, pompe éjaculatrice, réceptacle ventral et spermatheque : a, a', a'', *Z. tuberculatus*; b, b', b'', *Z. sepsoides*; c, c', c'', *Z. mascariensis*.

L'utilisation des possibilités du MEB n'est pas toujours très aisée. Cette difficulté vient surtout du fait que, sur des insectes comme les *Zaprionus* l'angle d'observation de deux échantillons ne peut être qu'approximatif. C'est ainsi que des organes à forme peu différente peuvent paraître à fort grossissement identiques ou très différents selon l'angle d'observation. Pour cette raison, nous ne tenons compte que de quelques structures pour lesquelles cet inconvénient de la méthode n'intervient pas.

APPAREIL GÉNITAL DU MÂLE : l'extrémité du phallus présente chez les deux espèces des différences caractéristiques. Les images obtenues avec le MEB ont permis l'interprétation de celles obtenues avec le photomicroscope. Elles ont montré la réalité du processus de la base de l'ouverture du

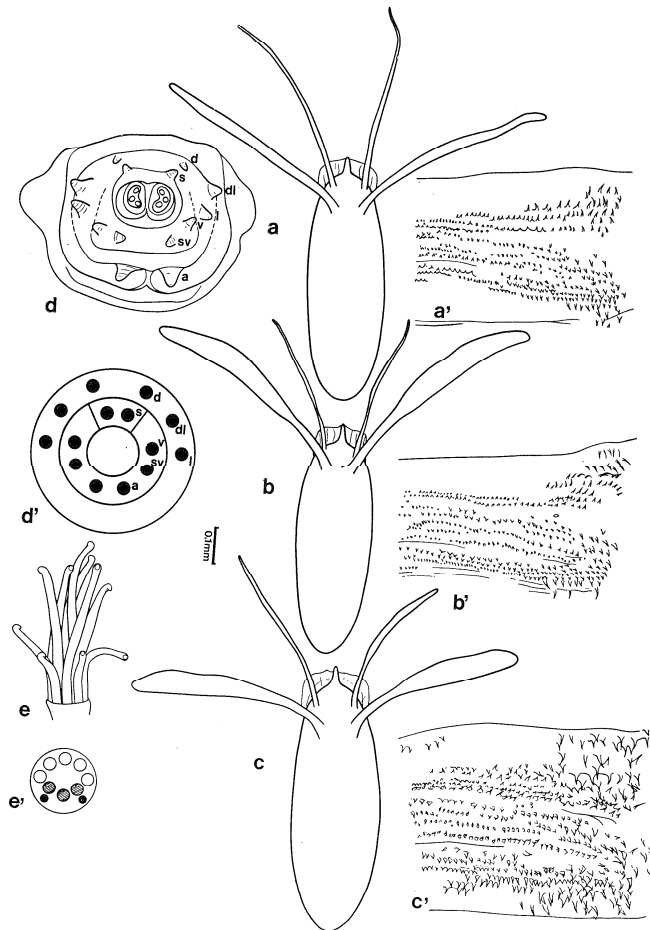


FIG. 8, stades préimaginaux de *Zaprionus* : a, d, e, *Z. tuberculatus*, œuf (a), spinules ventrales du quatrième segment abdominal (moitié gauche) de la pupa (a'), disposition réelle (d) et schématique (d') des mamelons caudaux, dispositions réelle (e) et schématique (e') des digitations des cornes stigmatiques antérieures de la pupa; b, *Z. sepsoides*, œuf (b) et disposition de spinules ventrales (b'); c, *Z. mascariensis*, œuf (c) et disposition des spinules (c').

phallus, très développé chez *Z. tuberculatus*, réduit chez *Z. sepsoides* (fig. 9, a, b). Le côté dorsal de l'extrémité du phallus présente également des différences nettes entre les deux espèces (fig. 9, a', b'). Les autres organes de l'appareil génital ne sont pas aussi individualisés que le phallus et leur observation n'est pas aussi aisée.

PATTES : le tubercule des fémurs antérieurs ne semble pas être différent dans les deux espèces. Par contre, nous avons pu déceler un caractère distinctif sur le dernier article des tarsi (fig. 9, a'', b''). Il s'agit d'un groupe d'épines à la base de l'empodium. Ce dernier est constitué d'une soie bifurquée qui apparaît identique dans les deux espèces. Devant celui-ci existe un groupe d'épines en forme d'écaillés cannelées. Ce groupe est constitué chez *Z. tuberculatus* d'un plus grand nombre d'épines (4-6) longues, couchées et effilées. Chez *Z. tuberculatus* le nombre d'épines est moindre (3-4) et elles sont plus courtes, plus épaisses et dressées.

THORAX : la cuticule du mésonotum et du scutellum est couverte par de très nombreuses expansions en forme de soies microscopiques, les unes — les expansions trichoïdes — longues courbées et pointues, les autres courtes, droites et faiblement pointues ou expansions spiniformes (fig. 10). Sur le scutellum, les expansions spiniformes sont moins nombreuses chez *Z. tuberculatus* que chez *Z. sepsoides* (fig. 11, a'', b). Il en est de même sur le mésonotum.

Sur les pleures, seules les expansions trichoïdes sont présentes, elles paraissent identiques dans les deux espèces étudiées (fig. 11, b').

NATURE DES BANDES ARGENTÉES DE *Zaprionus* : le genre *Zaprionus* est caractérisé par des bandes longitudinales argentées qui parcourent latéralement le mésonotum et le scutellum. Elles existent également le long des orbites sur le front et parfois au milieu de ce dernier entre le triangle oculaire et la suture ptilinale. Soupçonnant la nature physique de ces bandes, nous avons essayé de trouver leur support à l'aide du MEB.

Les photos de la figure 10 montrent bien que le long des bandes du mésonotum aussi bien que de la tête, les expansions trichoïdes seules existent. Mais elles y sont plus longues, plus nombreuses et enchevêtrées. Cette structure est identique sur l'emplacement des bandes mésonotales (fig. 10, a, b), orbitales (fig. 10, c, c') et celui de la bande du milieu du front (fig. 10, a', b'); elle est commune aux deux espèces *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides*. Il est ainsi raisonnable de penser que la différence de disposition des expansions cuticulaires en ces endroits, rend la pigmentation tégumentaire de base brillante grâce à des phénomènes optiques.

TÊTE : les soies qui existent entre les facettes des yeux composés sont de forme lancéolée, elles ne paraissent pas différentes dans les deux espèces (fig. 11, b'').

Ces quelques exemples ne constituent pas une étude exhaustive de la comparaison des structures fines de *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides*; nous les mentionnons simplement pour montrer qu'à priori toutes les parties du corps peuvent présenter des microstructures spécifiques ou pas. De ces quelques documents deviennent évidentes les difficultés d'interprétation des formes des diverses structures.

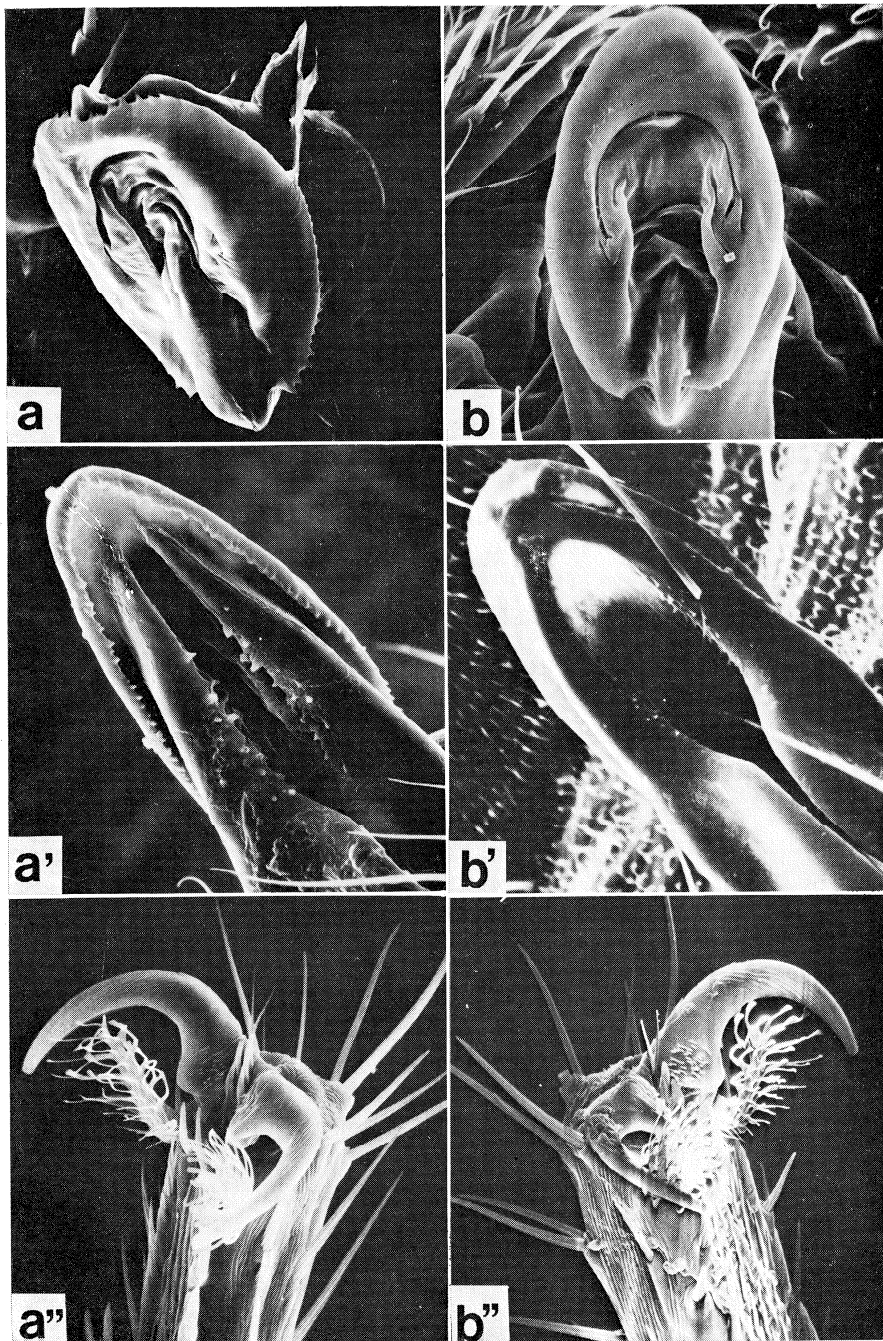


FIG. 9, a, *Zaprionus tuberculatus*; b, *Z. sepsoides*. Du haut en bas, extrémité du phallus en vue ventrale, *id.* en vue dorsale, extrémité du dernier article des tarsi (griffes, empodium, pulvilli). (Toutes les photographies au même grossissement, $\times 1200$).

IV. — COMPARAISON DE CARACTÈRES PHYSIOLOGIQUES ET BIOMÉTRIQUES DE *Z. TUBERCULATUS* ET DE *Z. SEPSOIDES*

a. Développement larvo-nymphal

Les caractères du développement (durée totale de l'œuf à l'émergence et mortalité larvo nymphale) ont été étudiés selon les méthodes mises au point chez *Drosophila melanogaster* (DAVID 1959). Les résultats obtenus à 25 °C sont présentés dans le tableau III. Le développement est très comparable dans les deux sexes de sorte que les résultats des mâles et des femelles ont été réunis dans chaque espèce.

TABLEAU III

Caractéristiques du développement à 25° des deux espèces de *Zaprionus* (deux sexes réunis) (m : moyenne; n : nombre d'individus; c.v. coefficient de variation; p : pourcentage; t : paramètre de Student)

		<i>tuberculatus</i>	<i>sepsoides</i>	t
durée de développement (heures)	m	275,71 ± 1,75	417,97 ± 7,26	17,60
	n	152	181	
	c.v.	7,84	23,34	
mortalité larvo-nymphale	p	29,96	76,24	6,36
	n	217	1031	

La durée de développement de *tuberculatus* est considérablement plus courte que celle de *sepsoides*. La forte variabilité individuelle observée pour cette dernière espèce traduit peut-être sa mauvaise adaptation aux conditions d'élevage en laboratoire. Cette hypothèse est en accord avec le plus faible rendement des élevages de *sepsoides* qui s'observe d'ailleurs aussi bien sur le milieu axénique que sur le milieu fermenté et quelles que soient les conditions lumineuses (lumière ou obscurité).

b. Rythme circadien d'oviposition

Le rythme circadien d'oviposition a été étudié chez les trois espèces et fait l'objet d'une publication séparée (ALLEMAND, 1976). Les résultats sont très semblables dans les trois espèces. En conditions photopériodiques LD 12-12, la ponte est limitée à quelques heures en début de photophase.

c. Biométrie

Les caractères mesurés sont : — poids à l'émergence avant le premier repas; — longueur du thorax à l'émergence; — longueur du fémur de la patte antérieure droite; — longueur de l'aile droite au niveau de la 3^e nervure longitudinale; — largeur de l'aile au niveau de la 2^e nervure transversale; — nombre de soies sternopleurales droites et gauches; — nombre de soies droites et gauches du forceps après leur répartition en trois groupes (fig. 2); — nombre de soies droites et gauches sur l'ovipositeur.

NOMBRE DE SOIES. Les valeurs pour les soies de diverses régions du corps sont données dans le tableau IV.

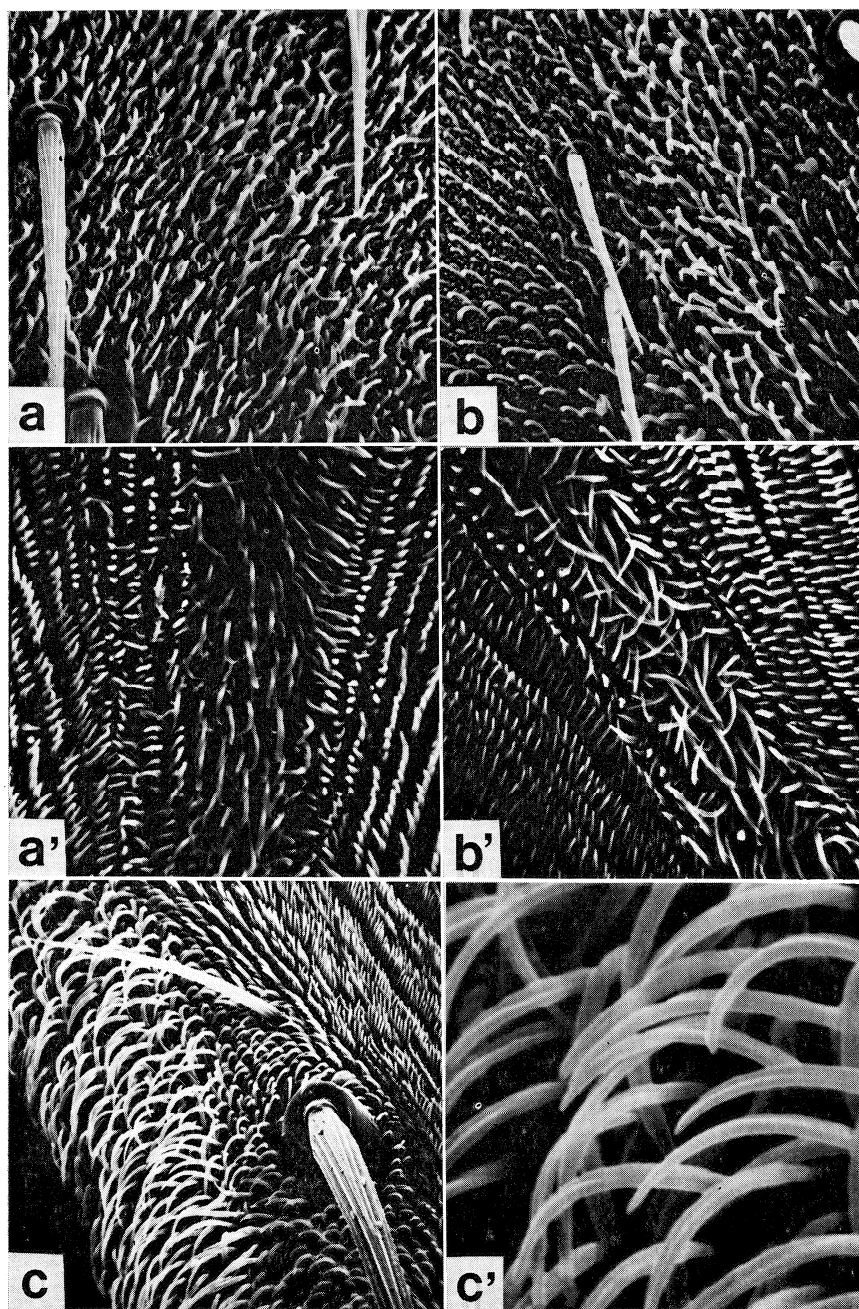


FIG. 10, a, *Zaprionus tuberculatus*; b, c, *Z. sepsoides*. Du haut en bas, mésonotum au niveau des bandes argentées, bande médiane du front, bande orbitale argentée. (Gr. a, b, c, $\times 1200$; a', b', $\times 2500$; c', $\times 6000$).

TABLEAU IV

Nombre de soies de diverses parties du corps chez deux espèces de *Zaprionus* (m : moyenne c.v. : coefficient de variation; les moyennes sont calculées sur 50 individus; D et G : côté droit et gauche; r : coefficient de corrélation droite-gauche; t : paramètre de Student; t_1 : comparaison entre gauche et droite, t_2 comparaison entre les espèces. Valeurs significatives :

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$)

Espèce			♂ Sternopleurales	♀ Sternopleurales	Forceps G ₁	Forceps G ₂	Forceps G ₃	Ovipositeur
<i>tuberculatus</i>	D	m	12,58 [±] 0,21	15,74 [±] 0,23	4,56 [±] 0,09	10,88 [±] 0,15	4,70 [±] 0,14	16,92 [±] 0,17
		c.v	11,13	10,31	14,12	9,94	22,02	7,05
	G	m	13,28 [±] 0,21	15,68 [±] 0,26	4,48 [±] 0,08	10,80 [±] 0,14	4,66 [±] 0,12	16,86 [±] 0,20
		c.v	10,97	11,75	12,95	9,35	18,19	8,39
	r		0,24	0,25	0,52**	0,22	0,35*	0,37**
	t_1		0,20	1,15	0,94	0,43	0,26	0,29
<i>sepsoides</i>	D	m	13,82 [±] 0,21	14,96 [±] 0,25	3,78 [±] 0,06	11,12 [±] 0,22	3,75 [±] 0,14	17,80 [±] 0,19
		c.v	10,80	11,73	11,07	14,15	23,80	7,61
	G	m	13,96 [±] 0,28	14,84 [±] 0,33	3,72 [±] 0,06	11,16 [±] 0,17	3,64 [±] 0,13	17,74 [±] 0,21
		c.v	14,18	15,74	12,19	11,07	24,52	8,35
	r		0,75**	0,68**	0,10	0,52**	0,20	0,38**
	t_1		0,75	0,52	0,72	0,20	0,67	0,27
t_2	D		0,80	2,31**	7,18**	0,89	4,74**	3,45**
	G		1,96*	2,00**	7,30**	1,60	5,68**	3,04**

Les nombres de soies sur les côtés droit et gauche du corps ne sont jamais différents (valeur du paramètre t par la méthode des couples droite-gauche). La symétrie peut être analysée en considérant les coefficients de corrélation droite-gauche (r, tableau IV). Beaucoup de ces coefficients ne sont pas significativement différents de zéro. Pour un groupe donné de soies, on constate que les valeurs de r peuvent être différentes entre les deux espèces.

Lorsque la corrélation droite-gauche est significative, cela ne signifie pas forcément une relation symétrique linéaire entre les deux côtés. Une étude statistique a montré en effet qu'une régression linéaire n'était justifiée que pour les soies sternopleurales des mâles de *sepsoides*. Mais même dans ce cas, la pente de l'axe majeur réduit est significativement différente de 1 ($t = 3,42$, $p < 0,001$), de sorte que l'hypothèse d'une simple symétrie droite gauche n'est pas fondée.

En définitive, il existe parfois une corrélation droite-gauche pour les nombres de soies mais, en aucun cas, il n'existe de symétrie individuelle. L'examen des valeurs moyennes du tableau IV montre que les femelles possèdent plus de soies sternopleurales que les mâles (*Z. tuberculatus* : $t = 8,89$, *Z. sepsoides* : $t = 2,93$) ce qui constitue un résultat classique chez les Drosophiles. Les différences entre les espèces sont surtout significatives au niveau de certains groupes de soies du forceps des mâles (G₁ et G₃) et au niveau des soies de l'ovipositeur chez les femelles.

CARACTÈRE DE TAILLE : les résultats obtenus sont rapportés dans le tableau V. Pour tous les caractères mesurés, les différences entre les valeurs moyennes des deux espèces sont significativement différentes de zéro.

Z. sepsoides se caractérise par une plus grande taille que *Z. tuberculatus*, c'est-à-dire un poids plus élevé, un thorax plus long, des ailes plus grandes. De la même façon, on peut dire que les femelles, dans chacune des espèces, sont plus grandes que les mâles.

TABLEAU V

Étude de caractères morphologiques et pondéraux chez deux espèces de *Zaprionus* (n = 50; poids en mg × 100; longueurs en mm × 100;

* : différences significatives; m : moyenne; c.v : coefficient de variation.)

caractères		tuberculatus		sepsoides		différences - t)	
		mâles	femelles	mâles	femelles	mâles	femelles
Poids	m	149,24 [±] 1,46	16,90 [±] 1,43	159,18 [±] 2,33	177,12 [±] 3,30	3,61*	3,40*
	c.v	6,92	6,14	10,36	13,19		
Thorax	m	127,60 [±] 0,62	135,35 [±] 0,62	130,30 [±] 0,71	138,50 [±] 0,76	2,87*	3,21*
	c.v	3,42	3,24	3,85	3,89		
longueur aile	m	222,67 [±] 1,30	239,21 [±] 0,90	230,72 [±] 1,10	246,22 [±] 1,05	4,71*	5,07*
	c.v	4,14	2,67	3,39	3,01		
largeur aile	m	100,44 [±] 0,59	105,98 [±] 0,62	103,65 [±] 0,66	109,83 [±] 0,63	3,63*	4,37*
	c.v	4,13	4,11	4,51	4,05		
longueur fémur I	m	76,53 [±] 0,38	66,01 [±] 0,23	74,97 [±] 0,46	68,60 [±] 0,28	2,62*	7,19*
	c.v	3,50	2,44	4,33	2,86		

Le seul caractère qui fasse exception aux règles précédentes est la longueur du fémur antérieur (fémur I). Cette partie du corps est régulièrement plus longue chez les mâles que chez les femelles. Par ailleurs les mâles de *tuberculatus*, plus petits que ceux de *sepsoides*, ont cependant un fémur I plus grand. Le fémur I se caractérise donc, par rapport aux autres critères indicatifs de la taille, par une relation allométrique particulièrement accentuée chez les mâles. Il est intéressant de rappeler que c'est justement le fémur I, pourvu d'un fort tubercule en son milieu, qui constitue le caractère taxinomique commun aux trois espèces étudiées ici.

Pour n'importe quel caractère mesuré, les distributions de fréquences se recouvrent assez largement et l'importance de la zone de recouvrement permet de calculer une probabilité de mauvaise classification en tenant compte du critère étudié. Ces probabilités sont assez élevées et presque toujours supérieures à 0,3.

Afin d'améliorer la classification à partir des diverses valeurs mesurées, une fonction discriminante a été calculée. Les valeurs moyennes des paramètres sont les suivantes :

Mâles X = - 0,859 poids - 1,280 thorax - 1,338 longueur aile - 0,602 largeur aile + 7,494 fémur.

Femelles X = 0,189 poids + 0,647 thorax - 0,100 longueur aile - 1,234 largeur aile - 7,438 fémur.

Les distances D² de Mahalanobis sont respectivement de 3,57 pour les mâles et 2,45 pour les femelles, très hautement significatives (p < 0.001). Cependant, les distributions se recouvrent encore, bien que les probabilités de mauvaise classification soient nettement réduites (0,17 pour les mâles et 0,22 pour les femelles).

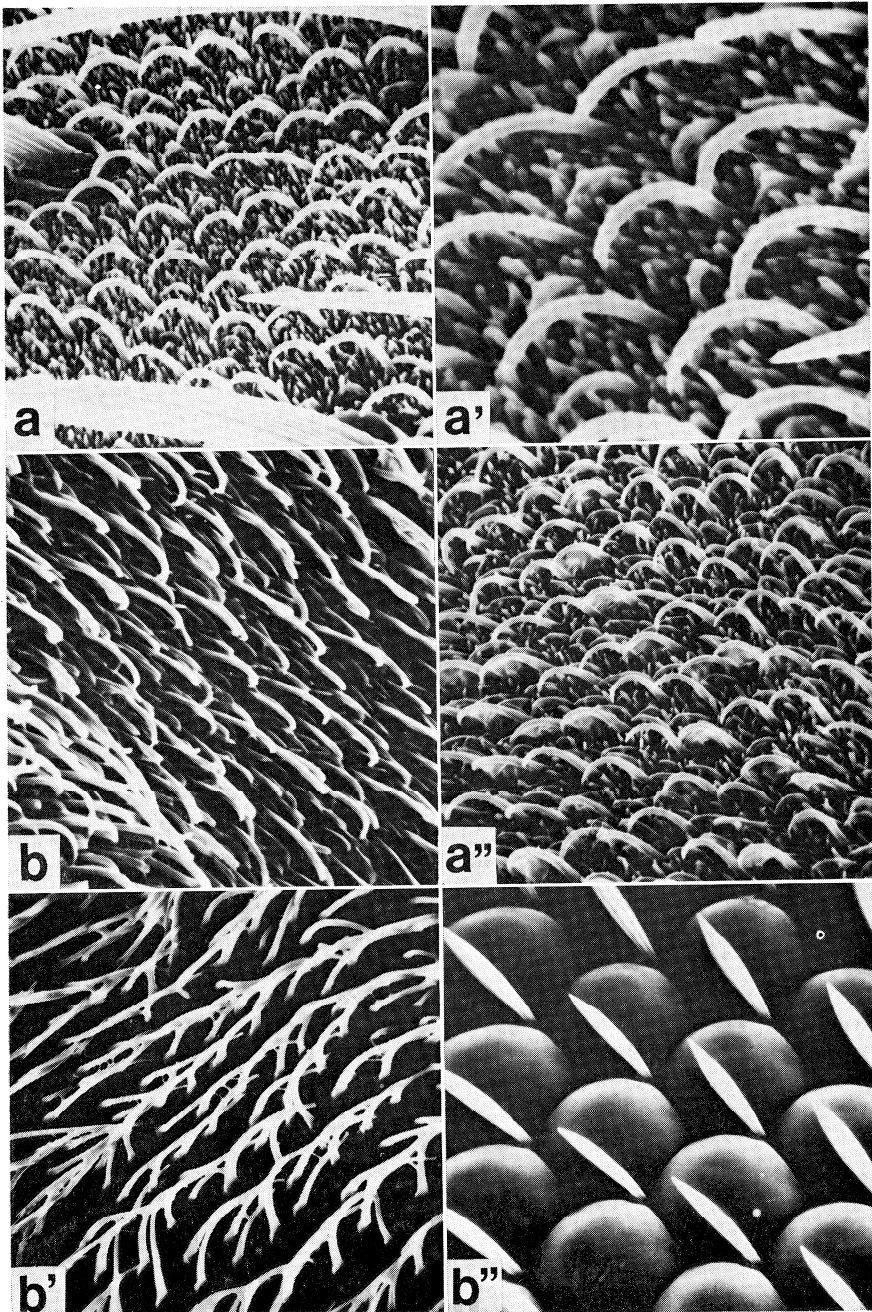


FIG. 11, a, *Zaprionus sepsoides*; b, *Z. tuberculatus*. Du haut en bas, mésonotum, scutellum, pleures et œil. (Gr. a, a'', b, b', b'' $\times 2\,500$; a' $\times 6\,000$).

V. — STRUCTURE CHROMOSOMIQUE
DE *Z. TUBERCULATUS* ET *Z. SEPSOIDES*

CHROMOSOMES MITOTIQUES : Durant la mitose, *Z. sepsoides* et *Z. tuberculatus* montrent l'un et l'autre le caryotype primitif des Drosophilidés, $2N = 12$ avec cinq paires d'acrocentriques ou subacrocentriques de tailles peu différentes, du moins chez les femelles, et une paire de punctiformes.

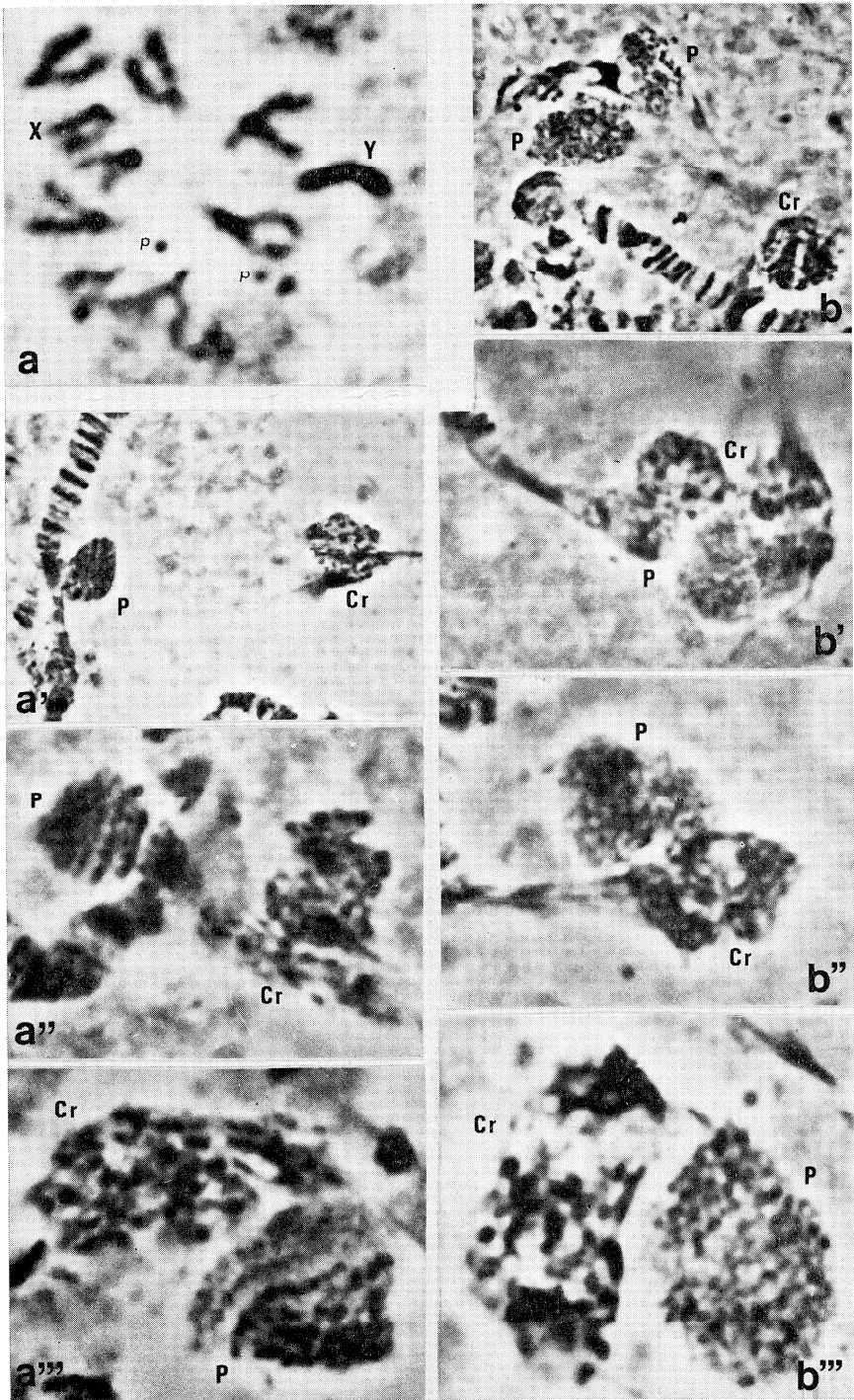
Cette similitude ne rapproche pas particulièrement les deux espèces. En effet, les autres espèces africaines examinées (*ghesquierei*, *inermis*, *ornatus*, et *vittiger*) ont toutes montré le même caryotype, lequel se retrouve aussi chez *Z. multistriatus* du Cambodge (SCIANDRA & al., 1974) ainsi que chez la forme *argentostrata* BOCK (1966) de Nouvelle-Guinée, qui, décrite comme *Drosophila*, est probablement un *Zaprionus*. Il est intéressant de noter que ces espèces d'Extrême-Orient n'offrent pas de dimorphisme sexuel observable dans leurs chromosomes mitotiques, alors que chez les formes d'Afrique un chromosome Y fortement hétéropycnotique s'est différencié parmi les chromosomes en bâtonnets (fig. 12).

CHROMOSOMES POLYTÈNES : comme l'ont déjà remarqué SCIANDRA & al. (1974) à propos de *Z. multistriatus*, et BOCK (1966) à propos de « *Drosophila* » *argentostrata*, la préparation des chromosomes des glandes salivaires des larves de *Zaprionus* s'avère extrêmement difficile. Nous espérons pourtant aboutir à une carte cytologique de ceux de *Z. sepsoides*, carte qui servirait de base de comparaison. Les résultats des observations faites jusqu'à présent peuvent se résumer comme suit.

1. Les chromosomes acrocentriques de *Z. sepsoides* et *Z. tuberculatus* semblent bien différents, sauf un. Celui-là, aisément reconnaissable dans les deux formes, est néanmoins polymorphe dans la souche 123. 3 de *Z. sepsoides*; son arrangement génique le plus commun dans cette souche (peut-être le seul présent dans la souche à l'état homozygote) est apparemment voisin de celui qu'on rencontre dans la souche 124.5 de *Z. tuberculatus*.

2. Le chromosome punctiforme est diagnostique (fig. 12). Il se présente comme hétérochromatique — d'une hétérochromatine plus dense que celle du chromocentre — dans les deux souches, mais alors qu'il apparaît comme homogènement granuleux dans la souche de *Z. sepsoides*, il montre des bandes dans celles de *Z. tuberculatus* (SCIANDRA & al., 1974, ont décrit un long élément comme étant le chromosome punctiforme de *Z. multistriatus*, mais il s'agit sûrement d'un fragment d'acrocentrique; cette confusion fait ressortir la grande difficulté de l'étude de ces chromosomes).

FIG. 12, Chromosomes de *Zaprionus* : a, *Z. tuberculatus*, fin de prophase dans les ganglions cérébroïdes d'un mâle; a', a'', a''', *Z. tuberculatus*, chromosome punctiforme (P) et chromocentre (Cr) dans les cellules géantes de glandes salivaires de larves; b, b', b'', b''', *Z. sepsoides*, id. (grossissement croissant de haut en bas). Les bandes observables dans le chromosome punctiforme de *tuberculatus* ne se retrouvent pas dans celui de *sepsoides*.



VI — DISCUSSION ET CONCLUSION

Le genre *Zaprionus* est remarquable entre tous les Drosophilidae par ses lignes longitudinales argentées le long des orbites, du mésonotum et du scutellum. Ses espèces se distinguent parfois mal de celles du sous-groupe *lineosa* (groupe *immigrans*) du genre *Drosophila* des régions orientale et australienne. En Afrique, les espèces du genre forment un groupe homogène bien caractérisé par les quatre bandes du mésonotum; *Zaprionus sexvittatus* COLLART (Kenya et Zaïre), avec ses six bandes constitue la seule exception.

Le genre, avec 20 espèces dans la région éthiopienne, représente une partie importante de la faune africaine des Drosophilidae. Les larves sont, en règle générale, inféodées aux fruits mais certaines peuvent se développer sur des fleurs (GRABER, 1957; LACHAISE, 1974).

Beaucoup d'espèces africaines de *Zaprionus* possèdent des caractères spécifiques, identiques dans les deux sexes, situés sur les fémurs antérieurs. Longtemps, les individus ayant un fort tubercule au milieu du fémur antérieur ont été considérés comme appartenant à une seule espèce, *Z. tuberculatus* MALLOCH. Il semble particulièrement intéressant de constater que, à l'intérieur de ce type morphologique, existent trois espèces dont deux sont largement répandues et sympatriques en Afrique continentale.

Pour distinguer ces espèces on dispose de critères morphologiques très nets qui permettent une classification indiscutable de chaque individu, ces critères étant : la longueur du testicule, la longueur du réceptacle ventral chez la femelle, les filaments de l'œuf et la longueur des cornes des pupes. Les résultats sont résumés ainsi :

	testicule	réceptacle ventral	filaments de l'œuf	cornes des pupes
<i>tuberculatus</i>	long	long	étroit	longues
<i>sepsoides</i>	court	court	large	courtes
<i>mascariensis</i>	long	long	large	courtes

On constate que les quatre caractères sont différents pour *tuberculatus* et *sepsoides* tandis que *mascariensis* occupe une position intermédiaire : pour deux de ces caractères il est comparable à *tuberculatus*, pour les deux autres à *sepsoides*. Du point de vue géographique, *tuberculatus* est sympatrique soit avec *sepsoides* (Afrique continentale), soit avec *mascariensis* (île de La Réunion).

L'étude fine de l'appareil génital externe montre des différences sur le phallus. Par ce caractère, c'est *mascariensis* qui se distingue le plus.

Il est intéressant de souligner que les caractères distinctifs essentiels ci-dessus existent seulement sous deux états distincts (long ou court, large ou étroit) sans formes intermédiaires. Ceci suggère que les caractères en question correspondent à des systèmes génétiques simples, peut-être monogéniques. Une telle situation est relativement exceptionnelle au niveau des différences spécifiques. Malheureusement l'hypothèse n'a pas pu être testée dans la mesure où les croisements interspécifiques se sont avérés impossibles.

Le complexe *tuberculatus* constitue un bon exemple de la façon dont les différents organes sont affectés par la spéciation. Chez les imagos, dont la

morphologie externe est très homogène, des organes internes, testicules, réceptacle ventral, etc., présentent des grandes différences. Chez les stades pré-imaginaux on constate également une différenciation plus ou moins nette selon le stade et l'organe considéré, l'œuf étant le plus affecté.

Des caractères quantitatifs et biométriques peuvent sans doute aussi distinguer les espèces. En particulier les relations entre la taille du corps et la longueur du fémur antérieur devraient être analysées de façon plus approfondie. Cependant on sait que les caractères quantitatifs peuvent varier notablement d'une souche de laboratoire à une autre (BOCQUET & *al.*, 1973). C'est pourquoi il serait nécessaire d'étudier plusieurs souches de chaque espèce avant d'aboutir à des résultats généralisables.

L'étude des chromosomes montre l'homogénéité des espèces africaines, celles-ci se distinguent des espèces de la région orientale par la présence d'un chromosome Y fortement hétéropycnotique. A l'état polytène, le petit chromosome punctiforme permet de distinguer *tuberculatus* et *sepsoides*.

Du point de vue écologique, les trois espèces se nourrissent sur les fruits en décomposition et semblent occuper des niches voisines. Cette ressemblance des niches semble confirmée par l'identité des rythmes de ponte (ALLEMAND, 1976). Cependant, si *tuberculatus* et *mascariensis* vivent tous les deux à La Réunion, il importe de rappeler que *mascariensis* se trouve surtout en altitude tandis que *tuberculatus* est plus abondant au niveau de la mer (DAVID & TSACAS, 1975). En revanche, *tuberculatus* et *sepsoides* en Afrique continentale sont véritablement sympatriques et paraissent extrêmement voisins écologiquement.

Les résultats présentés dans les tableaux I et II font apparaître une prédominance de *sepsoides* qui est peut-être assez générale en Afrique. Il existe cependant deux types d'observations permettant de conclure que les niches de *tuberculatus* et de *sepsoides* ne se superposent pas. En premier lieu, le tableau II montre que les préférences alimentaires des adultes de deux espèces sont passablement différentes. En second lieu, les durées de développement (tableau III) de deux espèces sont très différents puisque *sepsoides* met beaucoup plus de temps à se développer. Si ce résultat se retrouve dans la nature, la compétition entre les deux espèces dans une même niche devrait se traduire par une élimination rapide de *sepsoides*, dont la capacité de multiplication est beaucoup plus faible. Or, il est très curieux de constater que dans trois souches de laboratoire dont les effectifs étaient forcément limités, *tuberculatus* et *sepsoides* ont pu coexister pendant de nombreuses générations, dans un cas, plus de trois ans. Compte tenu des informations actuellement disponibles, ce résultat est totalement inexplicable et mériterait certainement une analyse plus approfondie. La prépondérance de *sepsoides* dans la nature est d'autant plus curieuse que, dans ces souches composites, c'est quand même *tuberculatus* qui, finalement, l'a emporté.

Cette première étude sur trois espèces de *Zaprionus* montre l'intérêt de ce groupe tant dans l'étude de spéciation que dans celle de la dynamique des populations. Cet intérêt est renforcé par le fait que la plupart des espèces du genre s'élèvent bien en laboratoire et se prêtent ainsi à l'expérimentation.

REMERCIEMENTS

Nous remercions les Drs Laszló PAPP, du Musée hongrois d'Histoire naturelle de Budapest, et Willis W. WIRTH de l'U.S. National Museum de Washington, de nous avoir communiqué les types de *Zaprionus tuberculatus* et *Z. sepsoides*. M. D. LACHAISE nous a permis d'étudier ses récoltes de *Zaprionus* à Lamto et Mme D. GUILLETMIN a réalisé les prises de vues de photographies au MEB au Laboratoire des Etres Organisés de l'Université Paris VI : nous les remercions chaleureusement.

AUTEURS CITÉS

- ALLEMAND, R., 1976. — Importance adaptative du rythme circadien de ponte chez les drosophilidés : comparaison de huit espèces du genre *Zaprionus*. — *C. R. Acad. Sc., Paris*, 282 : 85-88.
- BARKER, J. F., 1974. — Preliminary note on the identity of *Zaprionus tuberculatus* MALLOCH (Dipt., Drosophilidae). — *Entomol. Month. Mag.*, 110 (1319-1321) : 95.
- BECKER, TH., 1908. — Dipteren der Kanarischen Inseln. — *Mitt. Zool. Museum, Berlin*, 4 : 1-180.
- BOCK, I. R., 1966. — *D. argentostrata* : a new species of *Drosophila* from New Guinea. — *Univ. Queensland Papers Dept. Zool.*, 2 : 271-76.
- BOCQUET, C., DAVID, J. & SCHEEMAER-LOUIS, M., DE, 1973. — Variabilité du nombre d'ovarioles des souches sauvages de *Drosophila melanogaster* conservées en laboratoire sans sélection volontaire. — *Arch. Zool. exp. gén.*, 114 : 475-489.
- COLLART, A., 1948. — Notules diptérologiques. — *Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belgique*, 24 : 1-7.
- DAVID, J., 1959. — Étude quantitative du développement de la Drosophile élevée en milieu axénique. — *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 93 : 472-505.
- DAVID, J. & CLAVEL, M. F., 1965. — Interaction entre le génotype et le milieu d'élevage conséquences sur les caractéristiques du développement de la Drosophile. — *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 99 : 369-378.
- DAVID, J. & TSACAS, L., 1975. — Les Drosophilidae (Diptera) de l'île de la Réunion et de l'île Maurice. III. Biologie et origine des espèces. — *Beitr. Entom.*, 25 : 245-254.
- DUDA, O., 1939. — Revision der Afrikanischen Drosophiliden (Diptera). — *Ann. Mus. nat. Hungarici (Zool.)*, 32 : 1-57.
- GRABER, H., 1957. — Afrikanische Drosophiliden als Blütenbesucher. — *Zool. Jb. Syst.*, 85 : 305-316.
- LACHAISE, D., 1972. — Anatomie de l'appareil reproducteur et fonctionnement des pièces génitales chez *Zaprionus inermis* (Dipt. Drosophilidae). — *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)*, 8 : 127-139.
- 1974. — Les *Drosophilidae* des savanes préforestières de la région tropicale de Lamto (Côte-d'Ivoire) V. — Les régimes alimentaires. — *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)* 10 : 3-50.
- (Sous presse). Les *Drosophilidae* des savanes préforestières de la région tropicale de Lamto (Côte-d'Ivoire). 3. — Le peuplement du Palmier Rônier. — *Ann. Univ. Abidjan, S.E., Ecologie*.
- MALLOCH, J. R., A new species of the genus *Zaprionus* Coq. (Diptera, Drosophilidae). — *Stylops*, 1 : 10-11.
- OKADA, T., 1968. — Systematic study of the early stages of Drosophilidae. — *Bunka Zugeisha Co*, Tokio, 188 pp.
- SCIANDRA, R. J., ABDEL-HAMEED, G. & BENNETT, J., 1974. — Chromosome complement of *Zaprionus multistriatus*. — *J. Hered.*, 64 : 31-34.
- THROCKMORTON, L. H., 1962. — The problem of phylogeny in the genus *Drosophila*. — *Univ. Texas Publ.*, 6505 : 207-343.

- TSACAS, L., BOCQUET, C., 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. & DAVID, J., 1975. — Les Drosophilidae (Diptera) de l'Île de la Réunion et de l'Île Maurice. II. Trois espèces des genres *Drosophila* et *Zaprionus*. — *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 44: 373-380.
- WILSON, F. D., WHEELER, M. R., HARGUET, M. & KAMBYSELLIS, M., 1969. — Cytogenetic relations in the *Drosophila nasuta* subgroup of the *immigrans* group species. — *Univ. Texas Publ.*, 6918: 208-253.
- (L.T. & M.T.C., *Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutives du C.N.R.S.*,
F 91190 Gif-sur-Yvette;
- J.D. & R.A., *Laboratoire d'Entomologie expérimentale et de Génétique*,
43, bd du 11-novembre-1918, 69621 Villeurbanne;
- G.P., *Institut de Montpellier de l'E.P.H.E.*, place Eugène Bataillon,
34060 Montpellier;
- L.T. & S.D., *Laboratoire d'Entomologie Générale et appliquée du M.N.H.N.*,
45, rue Buffon, 75005 Paris.)