Biogéographie de Madagascar, 1996 : 467-478

AFFINITES BIOGEOGRAPHIQUES DES DROSOPHILIDAE DE MADAGASCAR ET DES ILES DE L'OCEAN INDIEN

Daniel LACHAISE [1], Myriam HARRY [2] & Michel SOLIGNAC [1]

[1] *CNRS, Populations, Génétique & Evolution, 91198 Gif-sur-Yvette Cedex,* FRANCE

[2] *LBSE, UFR de Sciences, Université Paris XII-Val de Marne, 94010 Créteil cedex,* FRANCE

ABSTRACT.- The biogeographical affinites of fruitflies (Diptera, Drosophilidae) from Madagascar and the surrounding islands of the Western Indian Ocean are discussed at the level of multi-species communities (via a **Correspondence Factorial Analysis** where « individuals » are species and islands are the variables), then at various decreasing taxonomical levels (genera, subgenera, species groups and subgroups), and finally at the genetic and molecular levels.

KEY-WORDS.- Drosophilidae, Genetic biogeography, Island speciation, Indian Ocean

RESUME.- Les affinités biogéographiques des Diptères Drosophilidae de Madagascar et des îles de l'Océan Indien sont discutées au niveau peuplements, au travers d'une Analyse Factorielle des Correspondances -où les espèces représentent les individus mathématiques et les îles les variables-, puis aux différents niveaux taxonomiques décroissants (genres, sous-genres, groupes d'espèces, sous-groupes), enfin au niveaux génétique et moléculaire.

MOTS CLES.- Drosophilidae, Biogéographie génétique, Spéciation insulaire, Océan Indien

INTRODUCTION

Les Diptères de la famille des Drosophilidae comptent près de 3000 espèces réparties en 60 genres. D'une façon générale, les régions biogéographiques comportent des faunes de drosophiles bien contrastées. Si nombre de genres sont anciens, et de ce fait cosmopolites, les groupes d'espèces affines sont en revanche d'excellents indicateurs des affinités biogéographiques et des voies de migration. Les faunes des Seychelles, 10 genres, 36 espèces (LAMB, 1914; TSACAS *et al.*, 1981), des Comores, 8 genres, 31 espèces, de La Réunion, 8 genres, 28 espèces, et de Maurice, 6 genres, 28 espèces (TSACAS & DAVID, 1975; DAVID & TSACAS, 1975; DAVID *et al.*, 1989) peuvent être considérées comme relativement bien connues. En revanche, Madagascar est restée longtemps inexplorée pour sa faune de drosophiles puisque TSACAS *et al.* (1981) ne mentionnent que 9 genres et 37 espèces, dans le matériel collecté pour l'essentiel en 1957-58 par STUCKENBERG. Grâce à quelques collectes de LACHAISE 1980 et surtout grâce à la mission MCEVEY-DAVID-AULARD 1987, on connaît 71 espèces à Madagascar (notamment *in* MCEVEY, 1990; CHASSAGNARD & MCEVEY, 1992), ce qui porte à 128 le nombre d'espèces identifiées pour l'ensemble Seychelles-Comores-Madagascar-Réunion-Maurice (SECOMAREMAU). MCEVEY (comm. pers.) rapporte de surcroît la présence,

In: W.R. LOURENÇO (éd.)
Editions de l'ORSTOM, Paris

dans le matériel de la mission 87 à Madagascar, de 19 autres espèces de *Leucophenga*, 4 espèces de *Drosophila* du sous-genre *Drosophila*, 7 espèces de *Drosophila* d'affinité subgénérique incertaine, ainsi que de 13 espèces de *Scaptodrosophila* et 16 espèces d'affinité générique incertaine. On peut donc considérer qu'il existe au minimum 130 espèces de Drosophilidae à Madagascar et il ne fait aucun doute que la prospection n'en est encore qu'à son début. La faune de Drosophilidae de SECOMAREMAU atteint ainsi les chiffres respectables de 20 genres et 187 espèces.

MATERIEL & METHODES

Dans le but de visualiser les affinités au sein de SECOMAREMAU, nous avons appliqué ici une Analyse Factorielle des Correspondances (BENZECRI *et al.*, 1973) en limitant l'étude aux 129 espèces dont on peut assurer que leur distribution dans les différentes îles de l'Océan Indien est fiable. La Figure 1 montre le plan 1-2 de cette analyse où l'axe 1 représente 33,3 % et l'axe 2 27,1% de l'information. Avec l'axe 3 (24,3%) qui n'est pas figuré ici, l'analyse couvre l'essentiel de l'information (82,7%). L'AFC a l'avantage sur d'autres analyses de permettre la superposition des individus (espèces de Drosophilidae) et des variables (les différentes îles de l'Océan Indien). Les chiffres représentent des nombres d'espèces dont la projection est superposée. La contribution relative à l'inertie expliquée par l'axe est: Seychelles (36,9%) et Madagascar (37,7%) pour l'axe 1, Comores (71,2%) et Madagascar (25,5%) pour l'axe 2. L'axe 3, non figuré, serait déterminé par la divergence Seychelles (41,4%), Maurice (38%) et, dans une moindre mesure La Réunion (15,8%).

RESULTATS

AFFINITES BIOGEOGRAPHIQUES DANS L'OCEAN INDIEN OCCIDENTAL

La figure 1 montre une nette différenciation des faunes de drosophiles. Les Comores n'ont de réelle affinité qu'avec Madagascar et peu avec les Seychelles. Maurice et La Réunion se chevauchent largement l'une l'autre et toutes les deux en partie avec Seychelles en dépit de l'endémisme propre à chacune d'elles. L'endémisme est important, 12 à 15 espèces aux Seychelles (33-42%), 10-14 aux Comore (32-45%), 5-6 à La Réunion (18-21%) et 4-7 à Maurice (14-25%). Le domaine d'incertitude vient des problèmes taxonomiques en suspens (Tableaux 1 & 2). Concernant Madagascar l'incertitude est encore plus large, mais les données indiquent en tout état de cause un taux d'endémisme plus élevé. Si l'on tient compte des seules 71 espèces identifiées (Tableau 1), 39 sont endémiques, soit un taux de 55%. Maintenant, si l'on ajoute les 59 espèces en cours d'étude -qui pourraient bien s'avèrer toutes endémiques- le taux pourrait passer à 97/130 soit 75% (Tableau 2). Plus vraisemblablement il est situé entre ces deux valeurs. Les archipels tels celui des Comores et celui défini par l'isobathe 50m des Seychelles granitiques incluant Mahé, Praslin, Cousin et Frégate, ont des taux d'endémisme plus élevés que ceux de chacune des îles des Mascareignes. Cet endémisme semble davantage lié au degré de subdivision des unités insulaires que de leurs âges.

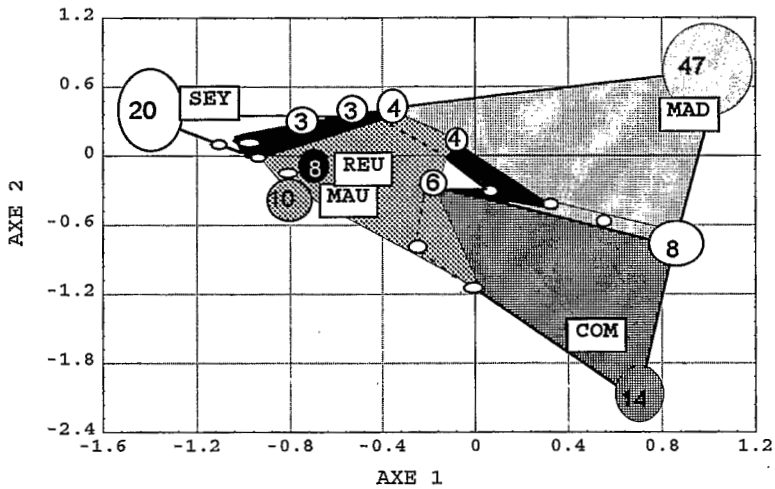

Figure 1. Analyse Factorielle des Correspondances effectuée sur 128 espèces de Drosophilidae (voir Tableau I) montrant les affinités biogéographiques de Madagascar (MAD), avec les Seychelles (SEY), les Comores (COM), La Réunion (REU), et Maurice (MAU). Les chiffres dans les pastilles accompagnant les variables (îles) incluent les espèces endémiques plus éventuellement quelques autres présentes sur un seul archipel ou une seule île mais rapportées d'Afrique continentale ou d'une autre région biogéographique.

AFFINITES AVEC LES AUTRES REGIONS BIOGEOGRAPHIQUES

L'AFC présentée ne traite pas des affinités des espèces de SECOMAREMAU avec d'autres régions biogéographiques, notamment les régions Afrotropicales et Orientales. Ces affinités ont été discutées au fur et à mesure des découvertes par DAVID et TSACAS (1975), TSACAS (1984), LEMEUNIER *et al.* (1986), DAVID *et al.* (1989). Le Tableau I fait le point de ces affinités. Nous commentons ici très brièvement l'apport des différents niveaux taxonomiques dans l'analyse des voies de migrations qui ont produit les faunes insulaires contemporaines.

Apport des genres: l'apport des genres est limité quant à l'interprétation historique des peuplements car la plupart d'entre eux ont des représentants, plus ou moins nombreux, sur toutes, ou presque toutes les régions biogéographiques. Cela vient sans doute de la grande ancienneté des noeuds phylogénétiques qui ont produit les genres, peut-être à des époques correspondant aux phases successives de la dislocation du Gondwana. On soulignera cependant la présence à Madagascar d'une espèce du genre Afrotropical *Jeannelopsis* lequel est confiné par ailleurs en Afrique orientale (Kenya-Tanzanie) et en Afrique du Sud. Il est aussi intéressant de noter que les genres sont très inégalement répartis dans leur distribution et par le nombre d'espèces qui les représentent. Ainsi, cinq genres, *Gitona, Stegana, Jeannelopsis, Luzonimyia, Nesiodrosophila,* n'ont qu'un ou deux représentants à Madagascar. De même

Dettopsomyia, Drosophilella et *Neotanygastrella* n'ont, là encore, qu'un ou deux représentants, cette fois limités aux Seychelles.

Apport des sous-genres: les sous-genres ne sont, dans l'ensemble, guère plus informatifs; ainsi, au sein du genre *Drosophila*, les grands sous-genres *Drosophila, Hirtodrosophila* et *Sophophora* sont tous bien représentés dans l'ensemble SECOMAREMAU. Il est cependant intéressant de souligner que les *Drosophila* du sous-genre *Dichaetophora*, à l'instar des représentants du genre *Liodrosophila*, sont limités dans leur répartition dans l'Océan Indien occidental aux seuls Comores et Madagascar. Comme le montre l'AFC, cela illustre les échanges privilégiés de faune entre les Comores et Madagascar par la côte occidentale. Dans le genre *Zaprionus*, le niveau des sous-genres révèle de façon marquée la grande affinité de Madagascar avec la région Afrotropicale. En effet, les 14 espèces rapportées de SECOMAREMAU appartiennent toutes au sous-genre *Zaprionus*, exclusivement Afrotropical. La présence à Madagascar des 14 espèces de ce taxon, extrêmement riche en Afrique continentale (CHASSAGNARD & TSACAS, 1993), dont 7 endémiques, montre par ailleurs qu'il y a subi une forte diversification endémique (CHASSAGNARD & MCEVEY, 1992). Cela démontre que les liens entre l'Afrique continentale et Madagascar sont non seulement étroits mais aussi qu'ils sont anciens. Paradoxalement, en effet, les Comores sont pauvres en *Zaprionus*, aucune espèce endémique de ce genre n'y ayant été recensée jusqu'alors et les deux espèces mentionnées, *Z. tuberculatus* et *Z. indianus*, étant d'évidents colonisateurs récents venus vraisemblablement d'Afrique continentale (mais voir plus loin). Il est donc possible d'en déduire que la différenciation des *Zaprionus* de Madagascar est très probablement plus ancienne que l'île la plus ancienne des Comores, à savoir Mayotte, avec quelque 8 millions d'années (BATTISTINI, ce Volume). Peut-être le sous-genre *Zaprionus* est-il l'un des rares témoins, chez les Drosophilidae, du vieux fond dérivé du Gondwana, le sous-genre *Anaprionus* faisant office de taxon vicariant dans la région Orientale (TSACAS & CHASSAGNARD, 1990).

Il est cependant intéressant de souligner qu'il existe une espèce de *Zaprionus*, *Z. mascariensis*, dont la distribution couvre, non seulement Madagascar, mais aussi les Mascareignes. Or, cette espèce a des affinités étroites avec deux espèces du même complexe supposées originaires d'Afrique continentale, *Z. tuberculatus* et *Z. sepsoides*, cette dernière étant présente à Madagascar mais apparemment absente des Mascareignes (TSACAS *et al.*, 1977). Il n'est donc pas exclu que la différenciation du complexe *tuberculatus* représente un épisode relativement récent d'une radiation ancienne. Nous avançons ici une idée quelque peu hétérodoxe, à savoir que l'histoire évolutive des *Zaprionus* de ce complexe (*Z. mascariensis*, *Z. sepsoides*, *Z. tuberculatus*) pourrait être plus ou moins similaire, voire parallèle, de celle du complexe *Drosophila simulans* (*D. mauritiana, D. sechellia, D. simulans)* telle qu'elle est discutée plus loin. Ce ne serait pas *Z. tuberculatus* (ou *Z. sepsoides*) qui aurait colonisé Madagascar et les Mascareignes, mais au contraire un ancêtre pré-*tuberculatus* issu de la radiation malgache qui aurait engendré *Z. sepsoides* à Madagascar et *Z. mascariensis* dans les Mascareignes. Dans ce scénario *Zaprionus tuberculatus* serait le dernier né et aurait « fonctionné » comme *D. simulans*: ces espèces de genres différents auraient l'une comme l'autre véritablement envahi récemment le continent africain depuis Madagascar, puis de là les îles atlantiques et méditerranéennes de l'Afrique et enfin l'ouest de l'Arabie et le Proche Orient. Toutes les données récentes s'accordent à suggérer que *Z. tuberculatus* est une espèce colonisatrice en pleine expansion géographique et tout porte à croire qu'elle pourrait, au moins partiellement, suivre la trace de *D. simulans* dans sa conquête mondiale.

Tableau I. Liste des 128 espèces de Drosophilidae soumises à l'Analyse Factorielle des Correspondances où seules les cinq premières colonnes sont prises en compte. Se: Seychelles; Co: Comores; Mad: Madagascar; Re: La Réunion; Mau: Maurice. Les affinités avec les autres régions biogéographiques sont indiquées par (1) si l'espèce elle-même se retrouve dans telle ou telle autre région, ou par (*) si une espèce affine, ou une série d'espèces affines, y est mentionnée. Af: Afrique continentale au sud du Sahara; Pa: région Paléarctique; Or: régions Orientale et/ou Australasienne; Nea: région Néarctique ou Néotropicale.

	Se	Co	Mad	Re	Mau	Af	Pa	Or	Nea
STEGANINAE									
Genre *Amiota*									
1. *Amiota* sp.1 Tsacas *et al*. 1981			1						
2. *Amiota* sp.2 Tsacas *et al*. 1981				1					
Genre *Cacoxenus*									
Sous genre *Gitonidas*									
3. *C. (G.) perspicax*				1	1	1		1	
Genre *Gitona*									
4. *G. pauliani*			1			1			
Genre *Leucophenga*									
5. *L. atra*		1				1			
6. *L. buxtoni*			1			1			
7. *L. cuthbertsoni*			1			1			
8. *L.* aff. *cuthbertsoni*			1			*			
9. *L. decaryi*			1						
10. *L. grossipalpis*	1								
11. *L.* aff. *kilembensis*			1			*			
12. *L.* aff. *magnornata*		1				*			
13. *L. paracuthbertsoni*		1	1	1		1			
14. *L. scaevolaevora*			1						
15. *L. sericea*	1								
16. *Leucophenga* sp.		1	1						
Genre *Stegana*									
17. *Stegana* sp.1 McEvey 87			1						
18. *Stegana* sp.2 McEvey 87			1						
DROSOPHILINAE									
Genre *Chymomyza*									
19. *C. bicolor*	1								
20. *Chymomyza* sp. Tsacas *et al*. 81		1	1						
Genre *Dettopsomyia*									
21. *D. formosa*	1					1		1	1
22. *Dettopsomyia* sp.	1								
Genre *Drosophila*									
Sous genre *Dichaetophora*									
23. *D. (Dichaet.) aberrans*		1							
24. *D. (Dichaet.)* sp.1 Tsacas *et al*. 81		1							
25. *D. (Dichaet.)* sp.2 Tsacas *et al*. 81		1							
26. *D. (Dichaet.)* sp. Tsacas *et al*. 81			1						
Sous genre *Dorsilopha*									
27. *D. (Dorsil.) busckii*			1	1	1	1	1	1	1
Sous genre *Drosophila*									
28. *D. (Drosoph.) amphibolos*			1						
29. *D. (Drosoph.) buzzatii*				1		1	1	1	1
30. *D. (Drosoph.) hirtipes (=iri)*	1		1		1	1			
31. *D. (Drosoph.) hydei*	1	1	1	1	1	1	1	1	1
32. *D. (Drosoph.) immigrans*	1			1	1	1	1	1	1
33. *D. (Drosoph.) nasuta*	1	1	1	1	1	1		1	
34. *D. (Drosoph.) ponera*				1					
35. *D. (Drosoph.) cf. pruinosa*					1	*			
36. *D. (Drosoph.) punctatipennis*				1					
37. *D. (Drosoph.) repleta*		1			1		1	1	1
38. *D. (Drosoph.)* sp.1 Tsacas *et al*. 81		1							
39. D. (Drosoph.) sp.2 Tsacas *et al*. 81		1							
40. *D. (Drosoph.)* sp.3 Tsacas *et al*. 81		1							
41. *D. (Drosoph.)* sp.4 Tsacas *et al*. 81		1							
42. *D. (Drosoph.)* sp. aff. *adamsi*			1			*			
43. *D. (Drosoph.)* sp. aff.*gibbinsi*			1			*			
Sous genre *Hirtodrosophila*									
44. *D. (Hirtod.) borbonica*				1					
45. *D. (Hirtod.)* nsp.1 Tsacas *et al*. 81	1								
46. *D. (Hirtod.)* nsp.1 Tsacas *et al*. 81		1	1						
47. *D. (Hirtod.)* sp.2 Tsacas *et al*. 81		1	1						
48. *D. (Hirtod.)* sp.3 Tsacas *et al*. 81	1								
49. *D. (Hirtod.)* sp.n.A David *et al*. 89					1				
50. *D. (Hirtod.)* sp. McEvey 87			1						
Sous genre *Lordiphosa*									
51. *D. (Lordiph.)* sp.n.B David *et al*. 89					1				
Sous genre *Sophophora*									
groupe *melanogaster*									
sous groupe *ananassae*									
52. *D. (Soph.) ananassae*	1		1	1	1	1	1	1	1
53. *D. (Soph.) ercepeae*				1				*	
54. *D. (Soph.) malerkotliana*	1				1	1		1	1
55. *D. (Soph.) parabipectinata*				1	1			*	
56. *D. (Soph.) merina*			1					*	
57. *D. (Soph.) pararai*			1					*	
58. *D. (Soph.) vallismaia*	1							*	
sous groupe *melanogaster*									
59. *D. (Soph.) mauritiana*					1	*			
60. *D. (Soph.) melanogaster*	1		1	1	1	1	1	1	1
61. *D. (Soph.) sechellia*	1					*			
62. *D. (Soph.) simulans*	1		1	1		1	1	1	1
63. *D. (Soph.) yakuba*			1			1			

	Se	Co	Mad	Re	Mau	Af	Pa	Or	Nea
Sous-groupe *montium*									
64. *D. (Soph.) cf. bocqueti*		1	1			*			
65. *D. (Soph.) chauvacae*		1				1			
66. *D. (Soph.) kikkawai*			1	1	1			1	1
67. *D. (Soph.) malagassya*			1						
Sous-groupe *suzukii*									
68. *D. (Soph.) ashburneri*		1						*	
Affinité sous-générique incertaine									
69. *Drosophila spinipes*	1		1	1	1	1			
70. *Drosophila* sp.n.1 Tsacas *et al*. 81			1						
71. *Drosophila* sp.n.2 Tsacas *et al*. 81	1								
72. *Drosophila cf. suma*					1	1			
Genre *Drosophilella*									
(=*Hypselothyrea*=*Deplanothyrea*)									
73. *Drosophilella notabilis*	1							*	
Genre *Jeannelopsis*									
74. *Jeannelopsis* sp. McEvey 87			1			1			
Genre *Liodrosophila*									
75. *Liodrosophila divergens*			1						
76. *Liodr. madagascariensis*			1						
77. *Liodrosophila sinuata*			1						
78. *Liodrosophila sp.* Tsacas		1							
Genre *Lissocephala*									
79. *Lissocephala sanu*				1		1			
80. *Lissocephala* sp.			1			1			
Genre *Luzonimyia*									
81. *Luzonimyia* sp. McEvey 87			1						
Genre *Microdrosophila*									
82. *Microdrosophila* sp1 Tsacas et al.81		1	1						
83. Microdrosophila sp2 Tsacas *et al*.81			1						
84. *Microdrosophila* sp3 Tsacas *et al*.81	1								
85. *Microdrosophila* sp1 McEvey 87			1						
86. *Microdrosophila* sp2 McEvey 87			1						
Genre *Mycodrosophila*									
87. *Mycodrosophila fracticosta*	1			1		1			
88. *Mycodrosophila nigerrima*	1					1			
89. *Mycodroso. nigrobrunnea*	1								
90. *Mycodrosophila* sp. Dav. & Tsac. 75				1					
91. *Mycodrosophila* sp. Tsacas *et al*. 81	1		1	1					
Genre *Neotanygastrella*									
92. *Neotanygastrella punctiscutata*	1								
Genre *Neslodrosophila*									
93. *Neslodrosophila madagascarensis*			1						
Genre *Scaptodrosophila*									
94. *Scaptodrosophila bangi*		1		1	1	1			
95. *Scaptodrosophila caliginosa*	1		1		1	1			
96. *S.* sp.1 aff. *eoundo Tsacas et al. 81*			1			*			
97. S. sp.2 aff. *eoundo Tsacas et al. 81*	1					*			
98. *Scaptodrosophila finitima*	1					1			
99. *S.* sp.n. aff. *finitima* Dav. & Tsac. 75					1	*			
100. *Scaptodrosophila jucunda*	1								
101. *Scaptodrosophila lambi*	1					1			
102. *Scaptodrosophila latifasciaeformis*	1	1	1	1	1	1			1
103. *Scaptodrosophila nicolae*					1				
104. *Scaptodrosophila rufuloventer*	1	1	1						
105. *Scaptodrosophila sr*			1			1			
106. *Scaptodrosophila triangulifer*	1	1	1	1		1			
107. *Scaptodros.* sp.n.1 Tsacas *et al*. 81		1							
108. *Scaptodros.* sp.n.2 Tsacas *et al*. 81			1						
109. *Scaptodros.* sp.1 Tsacas *et al*. 81		1							
Genre *Scaptomyza*									
Sous genre *Parascaptomyza*									
110. *S. (Parascaptomyza) exilis*			1						
111. *S. (Parascapto.) sp.3 McEvey 90*					1				
Sous genre *Scaptomyza*									
112. *S. (Scaptomyza) mateolata*					1				
113. *S. (Scaptomyza) merina*			1						
114. *S. (S.)* sp.2 Tsacas *et al*. 81		1	1						
Genre *Zaprionus*									
K7Sous genre *Zaprionus*									
115. *Z. (Zaprionus) campestris*			1			*			
116. *Z. (Zaprionus) cercus*			1			*			
117. *Z. (Zaprionus) ghesquierei*			1			1			
118. *Z. (Zaprionus) indianus*	1	1	1	1	1	1	1	1	
119. *Z. (Zaprionus) aff. indianus* CM92			1			*			
120. *Z. (Zaprionus) kolodkinae*			1			*			
121. *Z. (Zaprionus) litos*			1			*			
122. *Z. (Zaprionus) mascariensis*			1	1	1	*			
123. *Z. (Zaprionus) megalorchis*			1			1			
124. *Z. (Zaprionus) sepsoides*			1			1			
125. *Z. (Zaprionus) simplex*			1			*			
126. *Z. (Zaprionus) spinipilus*			1			1			
127. *Z. (Zaprionus) tuberculatus*	1	1	1	1	1	1	1		
128. *Z. (Zaprionus) verruca*			1			*			

Les groupes et sous-groupes d'espèces: les niveaux taxonomiques supra-spécifiques les plus révélateurs n'en demeurent pas moins les groupes et sous-groupes d'espèces. Ainsi le groupe *sanu* du genre *Lissocephala*, représenté à Madagascar et à La Réunion, caractérise, avec le groupe *juncta*, une colonisation venant de la région Afrotropicale en liaison avec une radiation hautement spécialisée sur les Moracées du genre *Ficus* (LACHAISE & MCEVEY, 1990; HARRY *et al.*, 1995). Mais, l'exemple le plus éloquent d'une voie de migration venant d'Afrique est sans conteste la différenciation des espèces du sous-groupe *melanogaster*, le complexe *D. simulans-D. sechellia-D. mauritiana* n'étant que la ramification océane d'un rameau continental. Le sous-groupe *ananassae* -qui mérite en réalité le rang de groupe d'espèces- caractérise, en revanche, une migration venue de la région Orientale. Cette migration n'est sans doute pas très récente dans la mesure où elle a donné lieu à une radiation dans les différentes îles de l'Océan Indien occidental: *D. vallismaia* dans La Vallée de Mai à Praslin, l'une des îles granitiques des Seychelles (TSACAS, 1984), *D. ercepeae* à La Réunion, *D. parabipectinata* et deux espèces nouvelles à Madagascar (TSACAS & DAVID, 1975 et comm. pers.). L'influence Orientale se fait sentir également au travers d'espèces telles que *D. ashburneri*, unique représentant à l'ouest de l'Océan Indien du sous-groupe Oriental *suzukii* du groupe *melanogaster* (TSACAS, 1984; LEMEUNIER *et al.*, 1986).

Mais, c'est encore aux niveaux génétique et moléculaire que la « biogéographie dynamique », c'est-à-dire celle résultant non de la vicariance proprement dite mais des flux de gènes d'une île de l'Océan Indien à une autre, est la plus évidente.

BIOGEOGRAPHIE GENETIQUE ET MOLECULAIRE

Les 8 espèces affines du sous-groupe *melanogaster* ont une origine Afrotropicale; trois d'entre elles, *D. simulans* et ses espèces soeurs *D. sechellia* et *D. mauritiana*, endémiques respectivement de l'île qui leur a valu leur nom, ont une histoire évolutive liée à l'Océan Indien (LACHAISE *et al.*, 1988). Ces espèces, qui comptent désormais parmi les espèces les plus étudiées dans le monde, montrent tout ce que l'on peut tirer sur le plan de la compréhension des relations paléogéographiques et des mécanismes de spéciation. Il s'agit d'espèces excessivement proches sur le plan chromosomique (LEMEUNIER & ASHBURNER, 1984), génétique (CARIOU, 1987), moléculaire (BODMER & ASHBURNER, 1984) et reproductif (LACHAISE *et al.*, 1986).

Espèces soeurs et « races » cytoplasmiques

Trois « races » géographiques cytoplasmiques (*si*I, *si*II et *si*III) ont été reconnues chez *Drosophila simulans* sur la base de différences observées dans le génome mitochondrial analysé par tout un éventail d'enzymes de restriction: une race malgache confinée à une aire restreinte Madagascar-Réunion (*si*III), une race indo-Pacifique qui s'est étendue vers l'est à partir des Seychelles pour coloniser la Nouvelle-Calédonie, Moorea et Hawaï (*si*I), et enfin une race cosmopolite (*si*II) dotée d'une exceptionnelle capacité colonisatrice (BABA-AISSA & SOLIGNAC, 1984; BABA-AISSA *et al.*, 1988). L'espèce soeur de Maurice *D. mauritiana* présente, quant à elle, un polymorphisme de son génome mitochondrial (*ma*I + *ma*II). Or, ce qui rend la situation aussi troublante qu'intéressante est le fait que les types mitochondriaux *si*III de *D. simulans* et *ma*I de *D. mauritiana* sont identiques (SOLIGNAC & MONNEROT, 1986). Des hypothèses

contradictoires ont été discutées où, selon les auteurs, sont favorisés soit une longue dérive génétique chronique d'une population de petite taille, soit de sévères goulots d'étranglement liés à des effets fondateurs.

Tableau II. Répartition des genres et sous-genres de Drosophilidae dans l'Océan Indien occidental et affinités biogéographiques. Nombre d'espèces (Nombre d'espèces endémiques probables, domaine d'incertitude). Il est tenu compte ici pour Madagascar des 59 espèces en cours d'étude qui s'ajoutent aux 71 espèces rapportées dans le Tableau 1. Se: Seychelles; Co: Comores; Mad: Madagascar; Re: La Réunion; Mau: Maurice.

	TOTAL	Se	Co	Mad	Re	Mau	AFFINITES
1. *Amiota*	2 (2)			1 (1)	1 (1)		Afr-Or-Pal-Nearctique
2. *Cacoxenus*	1 (0)				1 (0)	1 (0)	Afr-Or-Paléarctique
3. *Gitona*	1 (0)			1 (0)			Afrot.-Austr.-Paléarct.
4. *Leucophenga*	31 (7-26)	2 (2)	4 (1)	27 (4-23)	1 (0)		Cosmopolite
5. *Stegana*	2 (0-2)			2 (0-2)			Cosmopolite
6. *Chymomyza*	2 (1)	1 (1)	1 (0)	1 (0)			Cosmopolite
7. *Dettopsomyia*	2 (0-1)	2 (0-1)					Orientale
8. *Drosophila*							Cosmopolite
D. (Dichaetophora)	4 (4)		3 (3)	1 (1)			Cosmopolite
D. (Dorsilopha)	1 (0)			1 (0)	1 (0)	1 (0)	Cosmopolite
D. (Drosophila)	20 (6-13)	4 (0)	7 (4)	10 (0-6)	6 (2)	6 (0-1)	Cosmopolite
D. (Hirtodrosophila)	7 (4-9)	2 (2)	2 (0-2)	3 (1-3)	1 (1)	1 (0-1)	Cosmopolite
D. (Lordiphosa)	1 (1)					1 (1)	Cosmopolite
D. (Sophophora)	17 (8)	6 (2)	3 (1)	9 (3)	6 (1)	6 (1)	Cosmopolite
D. (incertae)	11 (2-9)	2 (1)		9 (1-8)	1 (0)	2 (0)	*incertae*
9. *Drosophilella*	1 (1)	1 (1)					Orientale
10. *Jeannelopsis*	1 (0-1)			1 (0-1)			Afrotropicale
11. *Liodrosophila*	4 (4)		1 (1)	3 (3)			Orientale
12. *Lissocephala*	2 (0)			1 (0)	1 (0)		Afrotropicale
13. *Luzonimyia*	1 (0-1)			1 (0-1)			Orientale
14. *Microdrosophila*	5 (0-4)	1 (0-1)	1 (0-1)	4 (0-4)			Orient.-Afrotr.-Austra.
15. *Mycodrosophila*	5 (1-2)	4 (1)		1 (0)	3 (0-1)		Cosmopolite
16. *Neotanygastrella*	1 (1)	1 (1)					Afr-Or-Aust-Neo-Near
17. *Nesiodrosophila*	1 (1)			1 (1)			Orientale
18. *Scaptodrosophila*	29 (2-19)	8 (1-2)	6 (0-1)	20 (0-15)	3 (0)	5 (1)	Australas.-Orient.-Afr.
19. *Scaptomyza*							Cosmopolite
S. (Parascaptomyza)	2 (1-2)			1 (1)		1 (0-1)	Cosmopolite
S. (Scaptomyza)	3 (2)		1 (0)	2 (1)		1 (1)	Cosmopolite
20. *Zaprionus*	14 (7)	2 (0)	2 (0)	14 (7)	3 (0)	4 (0)	Afrotropicale
Genre incertain	16 (16)			16 (16)			incertaine
TOTAL	**187 (55-121)**	**36 (12-15)**	**31 (10-14)**	**130 (39-97)**	**28 (5-6)**	**28 (4-7)**	

Double réitération des modèles « pierres-de-gué » interrompu et ininterrompu

Jusqu'à présent, nous avions privilégié l'hypothèse selon laquelle *D. melanogaster* et *D. simulans* se seraient différenciées respectivement à l'ouest et à l'est du Rift africain, à partir d'une population ancestrale commune, à la faveur de l'aridification graduelle de la partie orientale du continent (LACHAISE *et al.*, 1988). Mais, l'hypothèse la plus simple est peut-être d'admettre que *D. simulans* s'est différenciée à Madagascar même, où elle a pu rester endémique très longtemps (de l'ordre de 2 à 4 millions d'années). Le type mitochondrial *si*III pourrait être celui de la population ancestrale et serait resté confiné à

son aire d'origine (SOLIGNAC & MONNEROT, 1986) et à son milieu d'origine, à savoir les forêts de montagnes telles La Montagne d'Ambre dans le nord de Madagascar (LACHAISE, non publié) et celles des forêts des pentes des volcans de La Réunion (DAVID & TSACAS, 1975). Par des effets stochastiques, liés à des événements occasionnels, des femelles fondatrices, issues de populations dotées du génome *si*III, ont pu se trouver transportées passivement dans d'autres îles de l'Océan Indien occidental. La première question est de savoir pourquoi *si*III ne s'est pas propagé au delà de Madagascar et des Mascareignes alors que les deux autres types mitochondriaux se sont retrouvés de proche en proche très loin de leur aire d'origine selon un modèle « pierres-de-gué » (stepping stone model) ? La réponse pourrait être: pure question de contingence! Dans leur errance passive, les porteurs de certains types mitochondriaux - connus ou inconnus- se sont trouvés bloqués parce que leur nécessaire spécialisation s'est avérée être une impasse évolutive, les rendant incapables de s'adapter ailleurs.

Deux fois au moins, le phénomène de sédentarisation s'est produit (modèle « pierres-de-gué » interrompu), et deux fois le processus de migration au long cours s'est réalisé (modèle « pierres-de-gué » ininterrompu) à partir de propagules *D. simulans* (effets fondateurs issus de populations *D. simulans* vivant à Madagascar ou à La Réunion). Il est étonnant que le premier ait, à chaque fois, produit une espèce nouvelle (*D. sechellia* ou *D. mauritiana*); il est tout aussi étonnant que le second ait été accompagné (cause ou effet) d'un changement du type mitochondrial chez *D. simulans*, *si*I ayant généré la conquête de l'est (voie indo-pacifique), *si*II la conquête de l'ouest (SOLIGNAC & MONNEROT, 1986). Dans un premier temps le type *si*II a pris pied sur le continent africain, où il a chevauché l'aire de distribution historique de *D. melanogaster* - qui l'a cependant exclu de toute l'Afrique occidentale (LACHAISE *et al.*, 1988)- puis de proche en proche, a envahi le reste du monde ou presque. En admettant que le taux d'évolution des séquences de l'ADNmt est comparable chez les *Drosophila* à ce qu'il est chez les mammifères, BABA-AISSA & SOLIGNAC (1984) ont suggéré que coexistent chez *D. simulans* des génomes mitochondriaux qui pourraient être séparés depuis 1,5 millions d'années. Il est intéressant de souligner que cet âge correspond aussi approximativement à l'ancienneté supposée des événements de spéciation qui ont donné naissance à *D. sechellia* et à *D. mauritiana*. Il en ressort que l'émergence d'une nouvelle espèce insulaire est, semble-t-il, un événement particulièrement contingent, étroitement dépendant des conditions écologiques rencontrées.

Drosophila sechellia, le piège de l'adaptation par défaut

La population immigrante d'où a émergé *D. sechellia* s'est trouvée confrontée à des conditions écologiques particulièrement sélectives (COYNE & KREITMAN, 1986), par exemple la forte toxicité des fruits de la Rubiacée *Morinda citrifolia* (R'KHA *et al.*, 1991), seule plante à fructification suffisamment continue et abondante (prévisibilité de la ressource) dans certains îlots des Seychelles pour assurer la continuité des générations de la drosophile. Cherchant à retracer l'histoire des populations ancestrales d'où ont émergé les espèces affines au travers des éléments transposables, CAPY *et al.* (1991) ont montré que l'élément *mariner*, de toute évidence présent chez l'ancêtre du sous-groupe *melanogaster*, différait considérablement par son abondance chez les trois espèces soeurs *D. simulans*, *D. sechellia* et *D. mauritiana*. Au point qu'il est possible d'en déduire soit que *D. sechellia* a toujours eu, à la différence de *D. mauritiana* une population d'effectif très limité, soit qu'elle a eu à subir un ou plusieurs goulots d'étranglement sévères

concernant la taille de sa population efficace. La taille extrêmement réduite de la population efficace observée chez *D. sechellia* est sans doute à rapprocher de son extrême spécialisation sur *Morinda* notamment sur l'îlot de Cousin non loin de l'île de Praslin. La micro-population pionnière « tête-de-pont » qui a engendré *D. sechellia* s'est spécialisée faute de choix. Il s'agit d'une spécialisation par défaut. La preuve en est que sa plante-hôte *Morinda citrifolia*, n'est en rien confinée à certains îlots des Seychelles puisqu'elle a une distribution circum-Pacifique. Par ailleurs, le type mitochondrial de *D. sechellia* présente davantage d'affinités avec le type *si*I de *D. simulans*, qui est aussi le plus proche géographiquement (e.g. Mahé, Seychelles), qu'avec les autres types mitochondriaux présents à Madagascar et dans les Mascareignes (SOLIGNAC & MONNEROT, 1986) Or, la *D. simulans si*I des Seychelles, dont la distribution Indo-Pacifique se calquerait plus étroitement sur celle du *Morinda*, est sensible à la toxicité de son fruit (R'KHA *et al.*, 1991). Aussi, ne peut-on invoquer la « voie du *Morinda* » pour expliquer la migration Indo-Pacifique de *si*I.

Drosophila mauritiana, un spécialiste défroqué ?

Plusieurs difficultés demeurent dans ce scénario: comment expliquer notamment la similitude des génomes mitochondriaux *si*III de *D. simulans* et *ma*I de *D. mauritiana* (SOLIGNAC *et al.*, 1986) et le fait que *D. mauritiana* se comporte à Maurice non comme une espèce spécialiste, à l'instar de *D. sechellia* aux Seychelles, mais comme une espèce généraliste (R'KHA *et al.*, 1991). Selon toute vraisemblance, ces deux questions sont étroitement liées. Pour expliquer la similitude de certains génomes mitochondriaux chez ces deux espèces étroitement apparentées -jusqu'à 88% des individus de *D. mauritiana* portent un ADNmt également présent chez des populations de *D. simulans* de Madagascar et de La Réunion- AUBERT & SOLIGNAC (1990) privilégient l'hypothèse d'une introgression différentielle de ces génomes cytoplasmiques à celle d'un ancêtre commun très récent. Ces auteurs ont montré qu'un avantage sélectif des hybrides -sans doute au niveau nucléaire- a pu favoriser le transfert d'ADNmt depuis certaines populations de *D. simulans* de Madagascar et de La Réunion à *D. mauritiana* à la faveur d'une hybridation introgressive. Selon cette hypothèse, l'aptitude généraliste de la population contemporaine de *D. mauritiana* pourrait être une caractéristique récente résultant directement de cette introgression. En corollaire, la population originelle de *D. mauritiana* aurait été dotée du seul génome mitochondrial *ma*II et aurait fonctionné sur le plan écologique comme une espèce spécialiste. L'introgression et le caractère généraliste de la population actuelle seraient des événements relativement récents. Sinon, comment expliquer que *D. mauritiana* ne soit pas partie comme *D. simulans* à la conquête du monde. Il est, en effet, paradoxal que confinement géographique et aptitudes généralistes aillent de pair. L'introgression expliquerait aussi le comportement aberrant de *D. mauritiana* qui préfère déposer ses oeufs sur *Morinda*, où ses embryons sont tués, plutôt que sur milieu standard (MORETEAU *et al.*, 1994). Cela montre à quel point l'écologie peut peser sur la biogéographie. Selon SIMBERLOFF (comm. pers.) nombre d'espèces animales contemporaines ne sont en fait que des formes hybrides. Peut-être est ce aussi le cas de *D. mauritiana*! En termes de Biologie de la Conservation (voir les Conclusions de ce Volume), il n'est pas neutre de se poser la question, comme le fait SIMBERLOFF (comm. pers.), de savoir si « l'hybridation est un mécanisme insidieux de disparition ou un processus créateur d'évolution? » Il est vrai, cependant, que les preuves manquent encore pour associer les porteurs du type mitochondrial *ma*II à l'exploitation d'une ressource bien particulière -si elle existe encore- à Maurice, tant cette île a été

modifiée par l'homme. Cependant, cette modification du milieu est sans doute très récente eu égard au temps nécessaire supposé pour que le porteur d'un type mitochondrial donné perde ses aptitudes initiales. Il n'est pas, non plus, totalement exclu que *D. mauritiana* ait pu se différencier, non pas à Maurice, mais à Rodrigues -où elle est présente aujourd'hui en faible abondance- et que l'introgression se soit produite, au moment même de la colonisation de Maurice par *D. mauritiana* de type *ma* II, avec un génome *D. simulans si*III déjà présent sur Maurice. *Drosophila mauritiana* aurait trouvé sur Maurice des opportunités écologiques -une plus grande disponibilité de ressources prévisibles- qui auraient contrasté avec la pauvreté supposée de Rodrigues. Cependant, cette hypothèse ne serait recevable que si le type mitochondrial de la petite population de *D. mauritiana* présente sur Rodrigues était bien *ma*II, ce que nous ignorons actuellement. Aussi, l'hypothèse qui prévaut est que l'introgression de gènes de *D. simulans* de Madagascar ou de La Réunion a conféré à la population autochtone de *D. mauritiana* une aptitude écologique nouvelle dans un passé récent. De là, il n'est pas déraisonnable de prédire que la biogéographie de cette espèce insulaire pourrait bien se modifier dans un futur proche.

CONCLUSION

Pour conclure, si les faunes de Drosophilidae éclairent peu les épisodes de la fragmentation du Gondwana, elles apportent une nouvelle confirmation des liens paléobiogéographiques étroits qui lient Madagascar et le continent africain tout en illustrant le rôle des apports venus de la région Orientale. Les décennies de retard prises dans la connaissance des drosophiles de Madagascar par rapport à celles du continent africain ont certainement faussé les scénarios évolutifs. Il apparaît que le transfert récurrent de faune de Madagascar au continent africain a sans doute été sous-estimé. La capacité de certaines formes génétiques, dérivées de populations initialement insulaires, à générer des « envahisseurs fulgurants » (*e.g. Drosophila simulans, Zaprionus tuberculatus*) conduit à interpréter avec prudence l'omniprésence d'une espèce dans une région biogéographique donnée. A la limite, trop d'omniprésence est biogéographiquement suspecte, en ce sens qu'elle ne signifie pas une origine autochtone de l'envahisseur (forme génétique), mais plutôt le contraire. Si l'existence d'un type génétique envahisseur s'accompagne de surcroît de la différenciation d'espèces affines confinées à des aires de distribution restreintes (*e.g. Drosophila sechellia* et *D. mauritiana* pour *D. simulans,* ou *Z. mascariensis* pour *Z. tuberculatus*), il est fort probable que le centre de dispersion initial de l'envahisseur soit proche de ces aires restreintes. Nous avançons ici l'hypothèse que Madagascar a pu jouer le rôle de tremplin pour certaines d'entre elles et notamment *D. simulans* et *Z. tuberculatus*. Les Drosophilidae montrent à quel point la biogéographie des espèces affines actuelles, dont la différenciation ne relève pas d'événements vicariants mais d'effets fondateurs, a tout intérêt à ne pas négliger la biogéographie des entités génétiques à des niveaux inférieurs à l'espèce (types mitochondriaux ou types chromosomiques allopatriques). C'est, en effet, à ces niveaux que l'on est, sans doute, le plus à même de comprendre à quel point la biogéographie traduit avant tout l'hétérogénéité écologique et l'histoire de la transformation des milieux.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUBERT, J. & M. SOLIGNAC, 1990. Experimental evidence for mitochondrial DNA introgression between *Drosophila* species. Evolution, 44: 1272-1282.

BABA-AÏSSA, F. & M. SOLIGNAC, 1984. La plupart des populations de *Drosophila simulans* ont probablement pour ancêtre une femelle unique dans un passé récent. C.R. Acad. Sci. Paris, 8: 289-292.

BABA-AÏSSA, F., M. SOLIGNAC, N. DENNEBOUY & J.R. DAVID, 1988. Mitochondrial DNA variability in *Drosophila simulans*: quasi absence of polymorphism within each of the three cytoplasmic races. Heredity, 61: 419-426.

BENZECRI, J.P. & COLLABORATEURS, 1973. L'analyse des données. T.1: la taxonomie, T.2: l'analyse des correspondances. Paris, Dunod.

BODMER, M. & M. ASHBURNER, 1984. Conservation and change in the DNA sequences coding for alcohol dehydrogenase in sibling species of *Drosophila*. Nature, 309: 425-430.

CAPY, P., K. MARUYAMA, J.R. DAVID & D.L. HARTL, 1991. Insertion sites of the transposable element *mariner* are fixed in the genome of *Drosophila sechellia*. J Mol Evol, 33: 450-456.

CARIOU, M.L., 1987. Biochemical phylogeny of the eight species in the *Drosophila melanogaster* species subgroup, including *D. sechellia* and *D. orena*. Genet Res Camb, 50: 181-185.

CHASSAGNARD, M.T. & S.F. McEVEY, 1992. The *Zaprionus* of Madagascar, with description of five new species (*Dipt. Drosophilidae*). Annls Soc. ent. Fr. (N.S.), 28: 317-335.

CHASSAGNARD, M.T. & L. TSACAS, 1993. Le sous-genre *Zaprionus* s.str., définition de groupes d'espèces et révision du sous-groupe *vittiger* (Diptera: Drosophilidae). Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.), 29: 173-194.

COYNE, J.A. & M. KREITMAN, 1986. Evolutionary genetics of two sibling species, *Drosophila simulans* and *Drosophila sechellia*. Evolution, 40: 673-691.

DAVID, J.R., S.F. McEVEY, M. SOLIGNAC & L. TSACAS, 1989. *Drosophila* communities on Mauritius and the ecological niche of *D. mauritiana* (Diptera, Drosophilidae). Revue Zool. afr.-J. Afr. Zool., 103: 107-116.

DAVID, J.R. & L. TSACAS, 1975. Les Drosophilidae (Diptera) de l'île La Réunion et de l'île Maurice. III. Biologie et origine des espèces. Beit. Ent. Berlin, 25: 245-254.

HARRY, M., M. SOLIGNAC, M. & D. LACHAISE, 1995. Adaptive radiation limited to the Afrotropical region of the Paleotropical genus *Lissocephala* (Drosophilidae) on the pantropical genus *Ficus* (Moraceae). Journal of Biogeography (in press).

LACHAISE, D., M.L. CARIOU, J.R. DAVID, F. LEMEUNIER, L. TSACAS & M. ASHBURNER, 1988. Historical biogeography of the *Drosophila melanogaster* species subgroup. Evolutionary Biology, 22: 159-225.

LACHAISE, D., J.R. DAVID, F. LEMEUNIER, F., L. TSACAS, L. & M. ASHBURNER,, 1986. The reproductive relationships of *Drosophila sechellia* with *D. mauritiana*, *D. simulans*, and *D. melanogaster* from the Afrotropical region. Evolution, 40: 262-271.

LACHAISE, D. & S.F. McEVEY, 1990. Independent evolution of the same set of characters in fig flies (*Lissocephala*, Drosophilidae). Evolutionary Ecology, 4: 358-364.

LAMB, C.G., 1914. Percy Sladen Trust Expedition: Heteroneuridae, Ortalidae, Trypetidae, Sepsidae, Micropezidae, Drosophilidae, Geomyzidae, Milichiidae. Trans. Linn. Soc. Lond., 14: 307-372.

LEMEUNIER, F. & M. ASBURNER, 1984. Relationships within the *melanogaster* species subgroup of the genus *Drosophila* (*Sophophora*). Chromosoma, 89: 343-351.

LEMEUNIER, F., J.R. DAVID, L. TSACAS & M. ASHBURNER, 1986. The *melanogaster* species group. *In*: M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson, Jr. (eds.), The Genetics and Biology of *Drosophila*. Vol.3e, pp. 147-256. Academic Press, London.

McEVEY, S.F., 1990. New species of *Scaptomyza* from Madagascar and Mauritius with a note on terminology *(Dipt: Drosophilidae)*. Annls Soc. ent. Fr. (N.S.), 26: 51-64.

MORETEAU, B., S. R'KHA & J.R. DAVID, 1994. Genetic of a nonoptimal behavior: oviposition preference of *Drosophila mauritiana* for a toxic resource. Behavior Genetics, 24: 433-441.

R'KHA, S., P. CAPY & J.R. DAVID, 1991. Host-plant specialization in the *Drosophila melanogaster* species complex: a physiological, behavioral and genetic analysis. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 88: 1835-1839.

SOLIGNAC, M. & M. MONNEROT, 1986. Race formation, speciation, and introgression within *Drosophila simulans, D. mauritiana,* and *D. sechellia* inferred from mitochondrial DNA analysis. Evolution, 40: 531-539.

SOLIGNAC, M., M. MONNEROT & J.C. MOUNOLOU, 1986. Mitochondrial DNA evolution in the *melanogaster* species subgroup of *Drosophila*. J Mol Evol, 23: 31-40.

TSACAS, L., 1984. Nouvelles données sur la biogéographie et l'évolution du groupe *Drosophila melanogaster* en Afrique. Description de six nouvelles espèces *(Diptera, Drosophilidae)*. Annls Soc. ent. Fr. (N.S.), 20: 419-438.

TSACAS, L. & M.T. CHASSAGNARD, 1990. Les espèces du genre *Zaprionus* à fémurs antérieurs spinuleux (*Diptera: Drosophilidae*). Annls Soc. ent. Fr. (N.S.), 26: 461-487.

TSACAS, L., D. & J.R. DAVID, 1975. Les Drosophilidae (Diptera) de l'ile de la Reunion et de l'île Maurice. I.-Deux nouvelles espèces du genre *Drosophila*. Bull. Soc. Linn. Lyon, 5: 373-380.

TSACAS, L., J.R. DAVID, R. ALLEMAND, G. PASTEUR, CHASSAGNARD, M.T., & S. DERRIDJ, 1977. Biologie évolutive du genre *Zaprionus*-Recherches sur le complexe spécifique de *Z. tuberculatus* (Drosophilidae). Annls Soc. ent. Fr., (N.S.) 13: 391-415.

TSACAS, L., D. LACHAISE & J.R. DAVID, 1981. Composition and biogeography of the Afrotropical fauna. *In*: M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson, Jr. (eds.), The Genetics and Biology of *Drosophila*. Vol. 3a, pp. 197-259. Academic Press, London.