

**RELATIONS INTERSPECIFIQUES
DANS LE NOUVEAU COMPLEXE AFRICAIN DE *DROSOPHILA BAKOUE*
DU GROUPE *MELANOGASTER*, SOUS-GROUPE *MONTIUM*
(DIPTERA, DROSOPHILIDAE)**

PAR

Violeta RAFAEL.

Le nouveau complexe de *Drosophila bakoue* regroupe 6 espèces : *bakoue*, *greeni*, *malagassya*, *seguyi*, *tsacasi* et *vulgana*. Les espèces appartenant à ce complexe sont très homogènes tant par l'aspect général que par la structure des génitalia externes à l'exception, cependant, de *greeni* qui se différencie des autres espèces par la forme du phallus et celle des digitations du bord postérieur de l'épandrium.

Les tests d'hybridation dans ce complexe révèlent trois niveaux d'isolement sexuel, 1) *bakoue* × *tsacasi* ; *bakoue* × *vulgana* et *vulgana* × *malagassya* : l'isolement sexuel est total dans les deux sens de croisements. 2) *tsacasi* × *malagassya* : on constate des pourcentages d'insémination très faibles dans les deux sens de croisement. 3) *bakoue* × *malagassya* : le pourcentage d'insémination dans les deux sens est élevé mais sans atteindre celui des croisements conspécifiques. Les hybrides obtenus par les croisements entre espèces du complexe *bakoue* peuvent être regroupés en deux catégories : 1) production de très rares hybrides viables mais stériles dans les deux sens de croisements (*tsacasi* × *malagassya*) : 2) production régulière d'hybrides stériles dans les deux sexes (*malagassya* × *bakoue*).

Interspecific relationships within the new african species complex of *Drosophila bakoue* in the *melanogaster* group, *montium* subgroup (diptera drosophilidae).

The new *Drosophila bakoue* species complex gathers 6 closely related species : *bakoue*, *greeni*, *malagassya*, *seguyi*, *tsacasi* and *vulgana*. These are very similar in both general feature and external male genitalia, but *greeni* which differs from the other species by the shape of the phallus and of the digitations of the posterior rim of the genital arch.

Three levels of reproductive isolation are shown to occur through hybridization tests. 1) Sexual isolation between species is complete in both directions of intercrossing (e.g. *bakoue* × *tsacasi* ; *bakoue* × *vulgana* and *vulgana* × *malagassya*). 2) Between *tsacasi* and *malagassya*, the percentages of fertilized females is very low in both directions of intercrossing. 3) In the intercross *bakoue* × *malagassya*, the percentage of fertilized females involving both directions of intercrossing is high although lower than in conspecific ones. Hence, hybrids formed within the *bakoue* species complex appear to result in two categories : 1) production of rare viable but sterile hybrids in both directions of

intercrossing (e.g. *tsacasi* × *malagassya*). 2) Regular production of hybrids, sterile in both sexes, in the intercross *malagassya* × *bakoue*.

Les espèces du sous-groupe *Drosophila montium* (groupe *melanogaster*) sont représentées en Afrique par 16 espèces. Celles-ci sont regroupées en trois complexes : *bocqueti*, *nikananu* et *kikkawai* (TSACAS, 1979 ; TSACAS et DAVID, 1977) auxquels doit s'en ajouter un nouveau constitué des 6 espèces suivantes : *D. bakoue* Tsacas & Lachaise ; *D. greeni* Bock & Wheeler ; *D. malagassya* Tsacas & Rafael ; *D. seguyi* Smart ; *D. tsacasi* Bock & Wheeler et *D. vulcana* Graber ; *D. eupyga*, *D. davidi*, *D. megapyga* restant non groupées.

L'objet du présent travail est l'étude détaillée de ce quatrième complexe : elle consiste d'abord en une analyse comparée de la morphologie des quatre espèces les plus semblables (*bakoue*, *tsacasi*, *vulcana* et *malagassya*) suivie de l'étude expérimentale de leur isolement reproductif. Le choix de ces quatre espèces se justifie par la remarquable similitude de la coloration du corps et des structures génitales externes des mâles. La faible différence phénotypique séparant ces espèces « jumelles » suggérait que leur différenciation devait être un événement évolutif relativement récent et que leur isolement reproductif pouvait n'être encore qu'incomplet. Aussi, avons-nous cherché à connaître la nature des mécanismes de cet isolement dans le complexe *bakoue*.

Matériel et méthodes.

Espèces et souches étudiées.

D. bakoue Tsacas & Lachaise ; souche n° 186.4 de Kounden, alt. 1 400 m (Cameroun), (Mission R.C.P. 318, 1975). Espèce à large répartition (fig. 1) en Afrique occidentale et centrale (de la Côte-d'Ivoire au Congo).

D. greeni Bock & Wheeler ; espèce très largement répartie en Afrique de la Côte-d'Ivoire au Zimbabwe (fig. 1).

D. malagassya Tsacas & Rafael ; souche A n° 222.20 et souche B n° 223.13 de Tsimbazaza (Parc botanique de Antananarivo), alt. 1 100 à 1 400 m (Madagascar, réc. D. Lachaise, 1980). Jusqu'à présent, uniquement connue de cette localité.

D. seguyi Smart ; espèce provenant du Mont Elgon, alt. 2 470 m (Kenya). Elle a été considérée comme largement répandue en Afrique ; cependant, cette espèce pouvant être facilement confondue avec *D. tsacasi*, sa « large » répartition peut ne pas être réelle. Pour cette raison, nous ne notons sur la carte que la localité type de l'espèce (fig. 1).

D. tsacasi Bock & Wheeler ; souche n° 195.1 (Austin n° 2 371.1) de Côte-d'Ivoire (réc. H. Burla, 1951). Espèce à large répartition (fig. 1) en Afrique occidentale et centrale (de la Côte-d'Ivoire au Congo).

D. vulcana Graber ; souche n° 195.2 (Austin n° 3 254.2) du Mont Selinda,

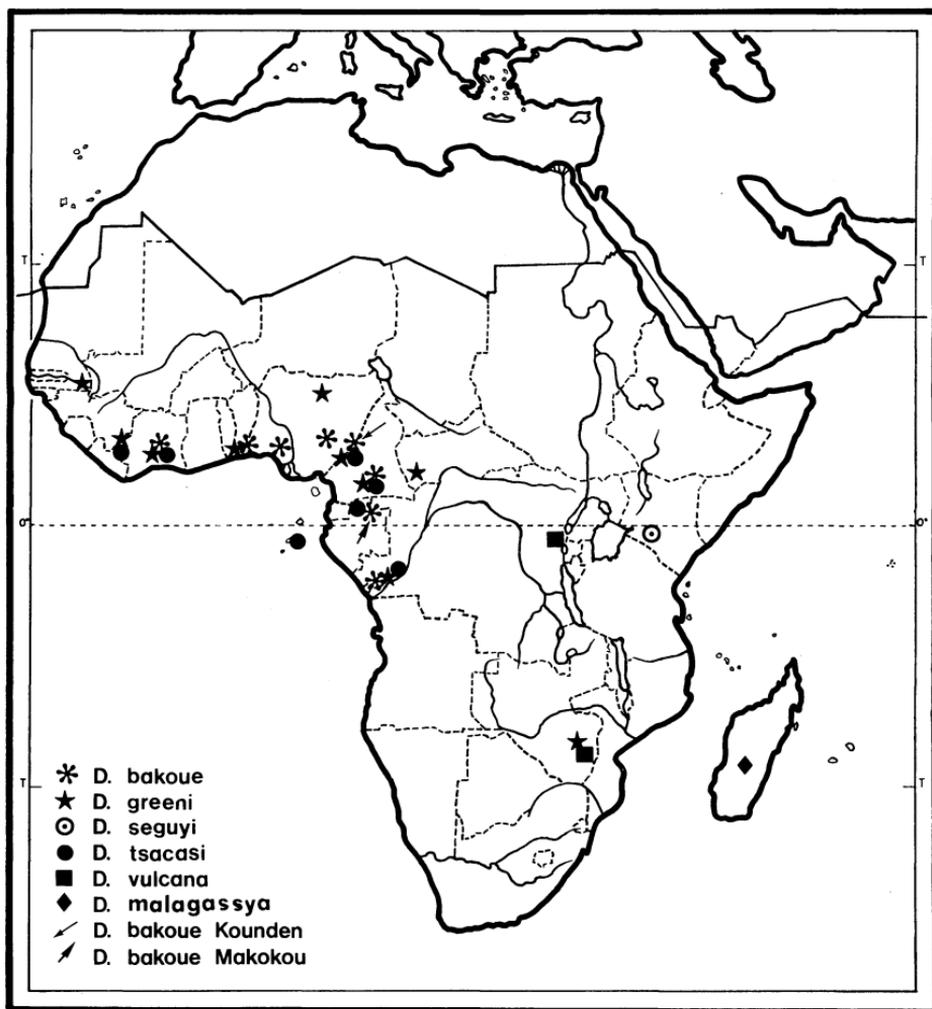


FIG. 1. — Répartition géographique des espèces du complexe *bakoue* du sous-groupe *montium*.

alt. env. 1 000 m (Zimbabwe) (réc. H. Paterson, 1971). Espèce décrite du Zaïre, province de Kivu, alt. 1 600 à 1 900 m. Reconnue comme *vulgana* par Bock & Wheeler en dépit de quelques différences avec la description originale de Graber, nous considérons cette souche comme la souche type de *vulgana*, aucun holotype ni paratype n'ayant accompagné la description originale.

Les drosophiles ont été élevées sur milieu standard à base de farine de maïs, de levure ou sur un milieu axénique sans alcool (DAVID et CLAVEL, 1965) ; les souches sont conservées à la température ambiante (18°C - 23°C).

Méthodes employées pour les hybridations.

Les hybridations ont été étudiées dans des conditions « d'absence de choix ». Le but de cette méthode était de vérifier l'existence éventuelle de barrières postzygotiques. Aussi les résultats obtenus dans les expériences rapportées ici n'excluent-ils pas la possibilité d'un isolement prézygotique partiel d'ordre comportemental. Dix femelles vierges (recueillies dès leur émergence) de la première espèce sont mises en présence de dix mâles de la seconde espèce. Les croisements réciproques ont été effectués en parallèle ainsi que des croisements témoins. Le temps d'immaturité sexuelle adulte étant inconnu pour les espèces étudiées, les mâles et les femelles d'espèces différentes ont été mis en contact dès leur émergence. Les tubes sont examinés quotidiennement afin de détecter la présence éventuelle d'œufs ou de larves. Les mouches sont transvasées dans de nouveaux tubes tous les cinq jours. Après un délai de onze jours dans le cas de croisements conspécifiques et de trois semaines dans le cas de croisements hétérospécifiques, les femelles sont disséquées afin de vérifier si le réceptacle ventral ou les spermathèques contiennent des spermatozoïdes. Certains des hybrides de 1^{re} génération (F₁) obtenus sont croisés entre eux (dix répétitions pour chaque cas, chaque répétition concernant 10 couples) et d'autres rétrocroisés avec l'un ou l'autre des parents. Quinze jours après leur mise en présence, les mâles et les femelles ayant servi aux rétrocroisements sont disséqués afin de constater la présence ou l'absence de spermatozoïdes mobiles dans les vésicules séminales des mâles et dans le réceptacle ventral ainsi que dans les spermathèques des femelles. Le dénombrement des descendants issus des croisements interspécifiques et des rétrocroisements a été effectué pendant les quinze jours qui ont suivi l'émergence du premier adulte.

Résultats.

1. MORPHOLOGIE COMPARÉE DE L'APPAREIL GÉNITAL DU MÂLE.

Les quatre espèces ne présentent que des différences relativement mineures dans la structure des pièces génitales externes des mâles (fig. 2). En revanche, des différences plus marquées sont observées au niveau des structures composant les organes génitaux internes. Le tableau 1 résume les différen-

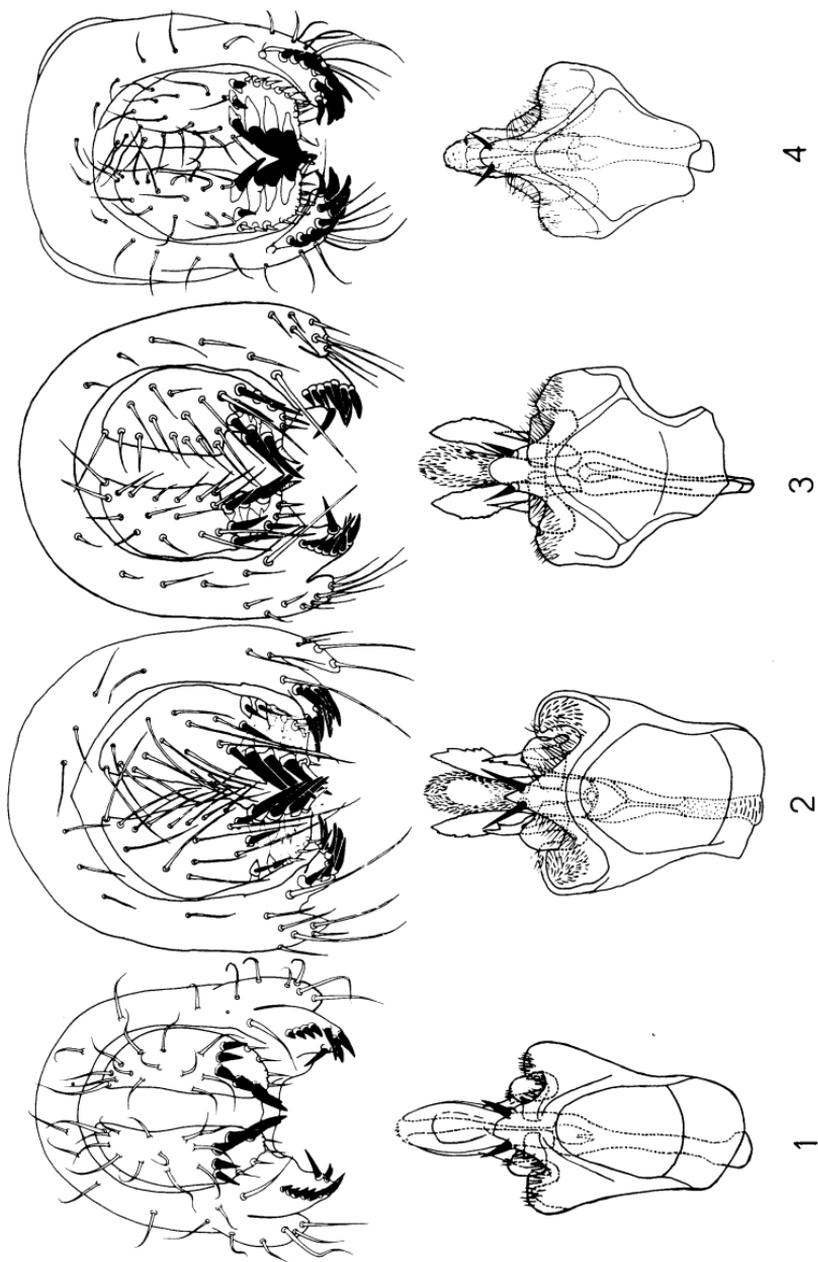


FIG. 2. — Comparaison des génitalia externes entre les espèces du complexe *bakoue*. 1. *bakoue* (Côte-d'Ivoire) ; 2. *malagassya* ; 3. *vulgana* ; 4. *tsacasi*.

ces observées structure par structure pour l'ensemble de l'appareil génital. En ce qui concerne les pièces génitales externes, les faibles différences observées portent sur les caractères suivants (fig. 2) :

Les forceps secondaires peuvent être soit plus ou moins séparés des plaques anales (*malagassya*, *vulcana*, *tsacasi*), soit fusionnés en une pièce unique (*bakoue*).

La partie antérieure de l'hypandrium peut être rétrécie (*tsacasi*) ou non (*bakoue*, *malagassya* et *vulcana*), avec une constriction sur un tiers antérieur plus marquée chez certaines espèces (*malagassya*, *vulcana*, *tsacasi*) que chez d'autres (*bakoue*).

La proéminence médiane du bord postérieur du novasternum est en forme de cloche (*bakoue*, *tsacasi* et *vulcana*) ou pointue (*malagassya*).

Les paramètres antérieurs peuvent être de forme et de disposition différentes.

Les paramètres postérieurs de longueurs différentes, sont finement (*bakoue* et *tsacasi*) ou fortement crénelés sur leurs bords.

En ce qui concerne les génitalia internes, la différence majeure porte sur la longueur des testicules qui varie chez les quatre espèces : ils sont longs chez *bakoue* (8 spires), *malagassya* (7 spires) et courts chez les autres espèces.

II. HYBRIDATION ENTRE LES QUATRE ESPÈCES DU COMPLEXE *BAKOUÉ*

Dans les expériences d'hybridation, les espèces *D. greeni* et *D. seguyi*, qui appartiennent morphologiquement à ce complexe, n'ont pas été utilisées, pour des raisons diverses. *D. greeni*, par la forme du phallus et les digitations du bord postérieur de l'épandrium se différencie sans difficulté des autres espèces, ce qui rend sa position dans le complexe marginale. En revanche, il aurait été intéressant de pouvoir étudier les affinités de *D. seguyi*. Cependant, ne possédant pas la souche de cette espèce, nous n'avons pas pu réaliser cette étude.

Quels que soient les couples d'espèces employés dans les croisements, on observe dans tous les cas des tentatives d'accouplement, à l'exception des cas où interviennent les mâles *vulcana*. Ces derniers restent en général peu actifs en présence des femelles des trois autres espèces. Les résultats des 25 croisements possibles sont donnés dans les tableaux 2 et 3. On distinguera successivement les croisements entre les deux souches A et B de *malagassya*, puis les croisements entre espèces différentes, ce qui amènera à discuter le problème de l'identité de *bakoue*.

1°) Croisements entre les deux souches de *malagassya*.

Si l'une et l'autre appartiennent de toute évidence au complexe *bakoue*, nous n'étions pas certains qu'elles relevaient toutes les deux de la même espèce à cause de quelques différences de coloration du corps. Aussi, a-t-il été nécessaire de vérifier leur conspécificité en testant leur degré d'interfertilité. Le pourcentage de femelles inséminées dans les croisements intra- et intersou-

ches ne montre pas de différence notable (tableau 2). Les croisements entre les deux souches malgaches ont produit, sans aucune restriction, des hybrides fertiles, mâles et femelles. Le taux de masculinité des descendants hybrides (F_1) issus de ces croisements est d'environ 50 % (tableau 3). Le tableau 4 résume les résultats des 12 croisements réalisés entre les hybrides issus de deux souches de *malagassya*, les 8 premiers correspondant aux rétrocroisements et les 4 suivants aux croisements des hybrides entre eux.

Dans les 12 types de croisement, les femelles hybrides montrent des pourcentages d'insémination très semblables (91,5 à 96,3 %) et un taux de masculinité compris entre 48 et 52 %. Ces résultats nous permettent de dire que les deux souches A et B ne présentent aucun isolement reproductif. Le fait que les hybridations ont été effectuées en « absence de choix » n'autorise donc pas la mise en doute de la conspécificité de ces deux souches.

2°) Croisements interspécifiques.

a) Isolement sexuel dans le complexe *bakoue*

Trois niveaux d'isolement sexuel décroissants ont été mis en évidence entre les quatre espèces du complexe *bakoue* selon le couple d'espèces concerné. 1) Entre les espèces *bakoue* × *tsacasi* ; *bakoue* × *vulgana* et *vulgana* × *malagassya*, l'isolement sexuel est total dans les deux sens de croisements (tableau 2). 2) Entre les espèces *tsacasi* × *malagassya*, on constate des pourcentages d'insémination très faibles dans les deux sens de croisements. Ces résultats suggèrent que le croisement dans la nature est impossible. 3) Entre les espèces *bakoue* × *malagassya*, le pourcentage d'insémination dans les deux sens est élevé sans pourtant atteindre celui des croisements conspécifiques ; cela suggère qu'il doit exister un certain isolement précopulatoire entre *bakoue* et *malagassya* (tableau 2).

b) Viabilité et fertilité des hybrides.

Les résultats obtenus par les croisements entre les espèces du complexe *bakoue* peuvent être regroupés en deux catégories :

1 — Production de très rares hybrides viables mais stériles dans les deux sens de croisements. Dans *tsacasi* ♀ × *malagassya* ♂, une seule femelle sur les dix séries isolées (100 ♀) produit des pupes hybrides mâles et femelles non viables qui n'ont pas donné d'adultes. De la même façon, dans le croisement réciproque *malagassya* ♀ × *tsacasi* ♂, une femelle sur les dix lignées suivies a donné 20 pupes hybrides mâles et femelles dont quatre seulement ont éclos, donnant des adultes, 2 ♀ et 2 ♂ parfaitement viables. Les rétrocroisements de ces adultes ont révélé que les deux sexes étaient stériles.

2 — Production régulière d'hybrides, femelles fertiles et mâles stériles, dans les deux sens du croisement.

Une telle situation a été obtenue dans le croisement de *malagassya* × *bakoue* où la totalité de deux séries de dix tubes a abouti à la production d'hybrides viables. Les mâles hybrides se sont avérés stériles dans les deux sens de croisement alors que les femelles étaient fertiles. La dissec-

tion des mâles hybrides nous a permis de constater que les spermatozoïdes ne se développent pas normalement (tableaux 3 et 5).

Discussion sur l'identité de *bakoue*.

Le cas de *bakoue* mérite d'être analysé de plus près : la description de cette espèce a été faite à partir de matériel sec provenant de Lamto, Côte-d'Ivoire (TSACAS et LACHAISE, 1974) et non d'une souche vivante. Ajoutons qu'à ce jour, aucune souche de *bakoue* n'a encore été rapportée de la Côte-d'Ivoire. Dans les tests d'hybridations avec *tsacasi*, *greeni* et *vulcana*, LACHAISE (1979) avait utilisé une souche provenant de Makokou (Gabon) qui avait été considérée comme *bakoue* d'après ses caractéristiques morphologiques. La souche que nous avons utilisée pour le présent travail provient du Plateau du Kounden (Cameroun). Elle a été considérée comme *bakoue* à titre d'hypothèse de travail mais, on s'est aperçu rapidement qu'elle différait de « *bakoue* » de Makokou par son comportement vis-à-vis de *vulcana*.

En effet, la « *bakoue* » de Makokou s'hybridait avec *vulcana* dans le sens « *bakoue* » ♀ × *vulcana* ♂ alors que la souche « *bakoue* » de Kounden ne s'hybride pas avec cette même espèce. Il faut signaler que dans les deux cas, la même souche de *vulcana* a été utilisée.

Par ailleurs, l'une et l'autre souches de « *bakoue* » mentionnées ci-dessus présentent des différences de taille et de coloration du corps par rapport à l'holotype décrit de Côte-d'Ivoire (Lamto), de sorte que l'attribution spécifique des souches du Cameroun et du Gabon reste encore quelque peu sujette à caution. Le problème ne pourra être résolu que lorsque l'on disposera d'une souche de *bakoue* provenant de Lamto.

On pourrait penser que la souche de *vulcana* a pu dériver génétiquement au laboratoire de telle sorte que les résultats obtenus dans l'hybridation avec les différentes « *bakoue* », à quelques années d'intervalle, varient. Un tel phénomène a été observé chez une population de *D. paulistorum* du Llano de Colombie (DOBZHANSKY et coll., 1976). Cependant, le fait que les croisements *vulcana* et *tsacasi* aient conduit aux mêmes résultats dans les deux séries d'expériences écarte l'hypothèse de la dérive. Ainsi, nous sommes enclins à considérer que « *bakoue* » Makokou et « *bakoue* » Kounden sont vraiment deux entités naturelles distinctes, dont les relations avec la vraie *D. bakoue* de la Côte-d'Ivoire restent à préciser. Cette situation nous montre une fois encore que l'Afrique a été le berceau de nombreuses espèces « jumelles ».

Discussion.

Le groupe *melanogaster*, par le nombre d'espèces qu'il comprend, est devenu le plus important du sous-genre Sophophora : 128 espèces réparties en 11 sous-groupes (BOCK, 1980 ; TSACAS, 1980, non publié). Le sous-groupe *montium* est le plus riche en espèces (66) ; sa répartition est princi-

palement orientale ; il possède cependant quelques espèces dans les régions australienne et est-paléarctique et une espèce, *D. kikkawai* est subcosmopolite. Dans la région afrotropicale, le sous-groupe *montium* est représenté par 16 espèces, mais le nombre n'est que provisoire ; on découvre en effet tous les ans des espèces nouvelles.

Les relations interspécifiques entre les composants de ce sous-groupe n'ont jamais fait l'objet d'une analyse d'ensemble. Depuis quelques années, certains auteurs ont travaillé sur les affinités de quelques espèces choisies souvent non en fonction des critères scientifiques mais uniquement selon la disponibilité des souches. Les méthodes utilisées ont été surtout l'étude des chromosomes (BAIMAI, 1978 ; BAIMAI et coll., 1980) et l'étude des isoenzymes (TRANTAPHYLLIDIS et RICHARDSON, 1978). Cependant, quelques auteurs ont étudié les relations interspécifiques par les tests d'hybridation, seul ou conjointement avec la cytogénétique (DAVID et coll., 1977). Très peu d'espèces africaines ont été analysées, à l'exception de celles du complexe *kikkawai* (TSACAS et DAVID, 1977 ; DAVID et coll., 1977) qui est constitué d'éléments afrotropicaux et orientaux.

L'étude des relations interspécifiques à l'intérieur du complexe *bakoue* est ainsi la première effectuée sur un ensemble d'espèces africaines. Ce complexe est remarquablement homogène tant par sa morphologie externe que par la structure des génitalia. Cependant, après avoir examiné un très grand nombre d'individus, on peut distinguer quelques différences de taille et de coloration de l'abdomen. Les génitalia offrent des caractères de discrimination d'une meilleure qualité mais dans certains cas comme chez *bakoue* et *malagassya*, ils n'ont pas un pouvoir discriminatoire absolu. De telles situations sont déjà connues dans le sous-groupe *montium* même (TSACAS et DAVID, 1977 ; BAIMAI et coll., 1980).

Les espèces du complexe montrent différents niveaux d'isolement reproductif postcopulatoire. Le premier niveau représenté par les couples *bakouetsacasi*, *bakoue-vulcana* et *malagassya-vulcana* consiste en une absence totale d'hybrides. Il suggère que la spéciation chez ces espèces est accomplie. Dans le second niveau, on trouve le cas du couple *malagassya-tsacasi* qui dans les deux sens de croisements produit exceptionnellement des pupes hybrides dont une petite fraction donne des adultes mâles et femelles toujours stériles (tableau 5). Chez ces espèces, la spéciation, même si elle n'est pas aussi complète que dans le cas précédent, est irréversible. Il faut signaler aussi que ces deux espèces ne sont pas sympatriques, l'une habitant Madagascar, l'autre le continent africain. Le troisième niveau est représenté par le couple *bakoue-malagassya* produisant des hybrides F₁ femelles fertiles et mâles stériles, dans les deux sens de croisements. La stérilité absolue des mâles de la F₁ permet de ne pas mettre en cause le statut spécifique de ces deux espèces (STURTEVANT, 1921, 1929 ; DOBZHANSKY et BOCHE, 1933). Cependant, les deux espèces sont génétiquement très affines. La fertilité des femelles de la F₁ montre que *bakoue* et *malagassya*, sont potentiellement capable d'échanger des gènes ce qui est, cependant sans conséquences puisque l'une vit à Madagascar et l'autre sur le continent africain. De telles situations sont en effet assez fréquentes chez des espèces allopatriques mais rares chez les

espèces sympatriques, les couples d'espèces *D. kikkawai*-*D. leontia* (DAVID et coll., 1977) et *D. ananassae*-*D. pallidosa* (FUTCH, 1966) en sont un exemple.

A l'intérieur du sous-groupe *montium*, il est possible de distinguer un ensemble d'espèces proches de *bakoue*, telles que *tsacasi*, *vulcana*, *mala-gassyia*, *greeni* et *seguyi*, qu'on peut appeler complexe *bakoue*. Ces espèces constituent une branche phylogénétique à l'intérieur du sous-groupe *montium*. Le complexe est strictement afrotropical et ses affinités avec les espèces orientales sont mal connues. En effet, sur la cinquantaine d'espèces de la région orientale, un grand nombre n'est connu que par la description originale. Le sous-groupe *montium* est manifestement polyphylétique. Une étude de son ensemble s'avère nécessaire pour comprendre les relations entre les espèces des divers complexes qui le composent.

REMERCIEMENTS.

Je remercie Monsieur C. RABENORO, Président de l'Académie Malgache, qui nous a facilité la récolte des souches de la nouvelle espèce *Drosophila malagassyia*, L. TSACAS, D. LACHAISE, F. LEMEUNIER et M. SOLIGNAC du Laboratoire de Biologie et Génétique Évolutives, C.N.R.S. 91190 Gif-sur-Yvette, pour leurs critiques qui ont permis d'améliorer l'interprétation des résultats. Je remercie aussi Madame M.-T. CHASSAGNARD pour ses conseils.

Laboratoire de Biologie et Génétique Évolutives C.N.R.S. 91190 Gif-sur-Yvette, France.

BIBLIOGRAPHIE.

- BAIMAI, V. (1978). — Karyotypical variation in the *Drosophila kikkawai* species complex. XIV International Congress of Genetics. Moscow, Part I, 241.
- BAIMAI, V., KITTHAWEE, S. et CHUMCHONG, C. (1980). — Cytogenetic relationships of three sibling species of the *Drosophila kikkawai* complex. Japan. J. Genetics, Vol. 55, N° 3 : 177-187.
- BOCK, I.R. (1980). — Current status of the *Drosophila melanogaster* species-group (Diptera). Systematic Entomology, 5 : 341-356.
- DAVID, J. et CLAVEL, M. (1965). — A new method for measuring egg production without disturbing the flies. *Drosophila Information Service*, 43, 182-183.
- DAVID, J., LEMEUNIER, F. et TSACAS, L. (1977). — Hybridization and genetic comparison of the subcosmopolitan species *Drosophila kikkawai* with its new sibling species *D. leontia* (Diptera, Drosophilidae). Egypt. J. Genet. Cytol. 7, 28-29.
- DOBZHANSKY, Th, et BOCHE, R. (1933). — Intersterile races of *Drosophila pseudoobscura*. Biol. Zol., 53, 313-330.
- DOBZHANSKY, Th, PAVLOVSKY, O. et POWELL, J.R. (1976). — Partially successful attempt to enhance reproductive isolation between semi-species of *Drosophila paulistorum*. Evol., 30, 201-212.
- FUTCH, D.G. (1966). — A study of speciation in South Pacific populations of *Drosophila ananassae*. Univ. Texas. Pub. 6615, 79-120.
- LACHAISE, D. (1979). — Spéciation, coévolution et adaptation des populations de Drosophilidae en Afrique tropicale. Thèse d'État, Paris VI.

- STURTEVANT, A.H. (1921). — Genetic studies of *Drosophila simulans*. I. Introduction ; hybrids with *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 5, 488-500.
- STURTEVANT, A.H. (1929). — Contribution to the genetics of *Drosophila simulans* and *Drosophila melanogaster*. I. The genetics of *Drosophila simulans*. *Publ. Carneg. Inst. Wash.*, 399, 1-62.
- TRIANAPHILLIDIS, C.D. et RICHARDSON, H.R. (1978). — Acid phosphatases isozyme patterns of twenty five species from *Drosophila montium* subgroup. *Drosophila Information Service*. 53-201.
- TSACAS, L. (1979). — Contribution des données africaines à la compréhension de la biogéographie et de l'évolution du sous-genre *Drosophila* (Sophophora) Sturtevant (Diptera, Drosophilidae). *Compte rendu de la Société de Biogéographie* 480, 29-51.
- TSACAS, L. et DAVID, J. (1977). — Systematics and biogeography of the *Drosophila kikkawai*-complex, with descriptions of new species (Diptera, Drosophilidae). *Annls Soc. ent. Fr.*, 13 (4), 675-693.
- TSACAS, L. et LACHAISE, D. (1974). — Quatre nouvelles espèces de la Côte-d'Ivoire du genre *Drosophila*, groupe *melanogaster* et discussion de l'origine du sous-groupe *melanogaster* (Diptera : Drosophilidae). *Ann. Univ. Abidjan, Série E (Écologie)* 7, 193-211.

Manuscrit reçu le 15.07.1982
Accepté pour publication le 15.02.1983