

Muséum National d'Histoire Naturelle
Entomologie Générale et Appliquée
Paris (France/Frankreich)

JEAN DAVID¹ et LÉONIDAS TSACAS

Les Drosophilidae (Diptera) de l'Île de La Réunion et de l'Île Maurice

III. Biologie et origine des espèces²

Avec 1 text-figure

Les îles Mascareignes (Réunion, Maurice et Rodriguez) appartiennent à la région biogéographique éthiopienne. Leur situation est très excentrique puisqu'elles se situent dans l'Océan Indien, à plus de 700 km au large de Madagascar. Ces îles ont par ailleurs un âge géologique assez grand (plus de 2 millions d'années) et l'ancienneté de leur peuplement zoologique a permis la différenciation de nombreuses espèces endémiques (PAULIAN 1964). Cependant, la faune entomologique est encore mal connue. Ainsi, une liste des diptères de l'île Maurice (ORIAN 1962) ne mentionne que trois espèces de Drosophilidae. L'intérêt que présente cette famille pour des études de génétique écologique et de génétique évolutive nous a incité, dans le cadre de la R.C.P. n° 318 du CNRS, à étudier le peuplement des îles Mascareignes. Les principales recherches, qualitatives et quantitatives, ont été réalisées à la Réunion³. Quelques études plus qualitatives ont aussi été effectuées à l'île Maurice. Par ailleurs nous avons pu étudier du matériel réunionnais récolté par des entomologistes de l'IRAT, Messieurs J. G. PONTEL et J. ETIENNE et le Professeur R. PAULIAN et MM. L. MATILE et R. POURRIOT, ainsi que du matériel mauricien récolté par M. A. M. HUTSON du British Museum (N.H.) de Londres; nous les remercions tous de nous avoir confié cette étude.

Dans la liste des espèces, donnée plus loin, quelques espèces n'ont pas pu être nommées avec précision. Ceci est dû au fait qu'elles sont représentées par des spécimens femelles seulement ou par des mâles uniques. Dans presque tous les cas il s'agit d'espèces nouvelles qui ne seront pas décrites faute de matériel suffisant.

Matériel et Méthodes

Les études de terrain ont été réalisées par l'un de nous (DAVID) en juillet et août 1973, c'est-à-dire pendant la saison hivernale. Dans l'île de la Réunion, le matériel a pu être étudié et mis en élevage au laboratoire de l'IRAT-REUNION à Saint-Denis.

La récolte des Drosophilidés a été effectuée essentiellement en utilisant l'attraction olfactive que la plupart des espèces manifestent pour les fruits en fermentation. Des bananes écrasées ont été placées dans des pièges constitués par des bouteilles en matière plastique percées d'un orifice latéral. L'obturation ultérieure de cet orifice permet ensuite de récupérer toutes les mouches qui ont pénétré à l'intérieur. Ce type de piège présente, outre son bas prix, l'avantage d'être protégé de la pluie.

Au total, 35 stations ont été prospectées de cette façon. La durée de chaque piégeage a varié de quelques heures à plus de 12 heures. Dans de rares cas des captures ont aussi été effectuées au filet pour des espèces vivant exclusivement sur des champignons.

Résultats

1) Liste des espèces

Sous-Famille Steganinae

I. Genre *Amiota*

1. — *Amiota* sp., 2 ♀♀ de la Réunion dont l'identité est impossible à établir. Il est cependant certain qu'elles n'appartiennent à aucune des espèces africaines connues. La comparaison avec les espèces orientales, beaucoup plus nombreuses, n'est pas possible

¹ L'adresse de J. DAVID: Université Claude Bernard, Laboratoire d'Entomologie expérimentale et de Génétique, F-69621 Villeurbanne (France).

² Les première et deuxième parties de cette série ont été publiées dans Bull. Soc. Linn. Lyon, 1975, 44: 134—143 et 1975, 44. [Sous presse].

³ La mission a bénéficié dans l'île de la Réunion d'une aide locale de l'IRAT et de l'ORSTOM et nous remercions vivement ces deux organismes.

en l'absence du ♂. Ce genre est très insuffisamment étudié en Afrique, un très grand nombre d'espèces attendent d'être décrites. L'espèce a pu être élevée pendant une génération.

II. Genre *Gitonides* KNAB

2. — *G. perspicax* KNAB

Réunion, Maurice ; régions éthiopiennes, orientale et australienne. Prédateur de Pseudococcidae, surtout de *Saccharicoccus sacchari*.

III. Genre *Leucophenga* MIK

3. — *L. paracuthbersoni* BÄCHLI

Maurice ; largement répandue en Afrique.

Sous-Famille Drosophilinae

IV. Genre *Drosophila* FALLÉN

Sous-genre *Sophophora* STURTEVANT

Groupe *melanogaster*

Sous-groupe *melanogaster*

4. — *D. melanogaster* MEIGEN

Réunion ; espèce cosmopolite et domestique.

5. — *D. simulans* STURTEVANT

Réunion ; espèce cosmopolite et domestique.

6. — *D. mauritiana* TSACAS et DAVID

Maurice ; endémique.

Sous-groupe *ananassae*

7. — *D. ananassae* DOLESCHALL

Réunion, Maurice ; cosmopolite tropicale.

8. — *D. ercepeae* TSACAS et DAVID

Réunion ; endémique.

9. — *D. parabipectinata* BOCK

Réunion, Maurice ; région orientale.

Sous-groupe *montium*

10. — *D. kikkawai* BURLA

Réunion ; région orientale et néotropicale. Dans une publication antérieure l'un de nous (TSACAS 1971) citait une espèce de l'Afrique occidentale comme étant probablement *D. kikkawai*. De nouvelles récoltes et l'établissement de souches vivantes nous ont montré non seulement qu'il s'agit d'une autre espèce mais qu'il en existe une deuxième très proche de celle-ci. Ces deux espèces seront décrites ultérieurement. Ce qui intéresse ici, c'est que *D. kikkawai* n'a jamais été rencontré en Afrique malgré des récoltes extensives effectuées depuis quelques années. La souche de la Réunion a été croisée avec des souches provenant du Brésil et de Singapour avec un succès complet.

Sous-genre *Scaptodrosophila* DUDA

11. — *D. bangi* BURLA

Réunion, Maurice ; largement répandue en Afrique occidentale et centrale. Les spécimens du Cirque de Salazie et Gilaos sont nettement plus sombres, surtout sur le mésonotum, de telle manière que le contraste entre les pleures sombres et le mésonotum plus clair, si caractéristique de l'espèce, disparaît. Aucune différence n'a été décelée sur les genitalia.

12. — *D. triangulifer* LAMB

Réunion, Seychelles ; Afrique occidentale et centrale. Les spécimens de la Réunion ont pu être comparés avec des paratypes.

13. — *D. latifasciaeformis* DUDA

Réunion, Maurice ; régions éthiopienne et néotropicale.

14. — *D. sp. aff. finitima* LAMB

Maurice. Cette espèce probablement nouvelle est proche de *D. finitima* connue uniquement des Seychelles.

Sous-genre *Drosophila* s. str.

Groupe *immigrans*

Sous-groupe *immigrans*

15. — *D. immigrans* STURTEVANT

Réunion ; cosmopolite, il semble toutefois être absent de l'Afrique occidentale et centrale.

16. — *D. nasuta* LAMB

Réunion, Maurice, Seychelles ; Congo, Kenya, Madagascar ; région orientale. L'espèce a été décrite des Seychelles et retrouvée depuis dans pratiquement toute la région orientale. Depuis la publication de WILSON et al. (1969) dans laquelle sont décrites des espèces d'après leurs caryotypes et après les avoir soumises aux tests d'hybridation, il est difficile, sinon impossible de se prononcer sur l'identité d'une population sans avoir procédé à de tels tests. Il faut aussi signaler que WILSON et al. n'avaient pas à leur disposition une souche de *D. nasuta* des Seychelles et déclaraient ne pas connaître la vraie identité de cette espèce. WAKAHAMA et KITAGAWA (1972) sont les premiers à posséder une telle souche. Les hybridations qu'ils ont entreprises entre souches des Seychelles, Ceylan, Kenya et Madagascar ont presque toutes donné une F_1 fertile.

Nous pensons que les populations de la Réunion et de Maurice appartiennent à l'espèce *D. nasuta* LAMB pour plusieurs raisons : très grande répartition de cette espèce, proximité géographique entre Seychelles et ces deux îles, identité des genitalia entre les ♂ de ces populations et des paratypes de *D. nasuta* LAMB conservés au British Museum (N. H.).*

Groupe *repleta*

Sous-groupe *hydei*

17. — *D. hydei* STURTEVANT

Réunion, Maurice ; cosmopolite.

18. — *D. sp.*

Réunion, probablement endémique. Il s'agit peut-être d'une nouvelle espèce mais une étude plus poussée est nécessaire avant de la décrire.

Espèces du sous-genre *Drosophila* s. str. non classées

19. — *D. punctatipennis* TSACAS et DAVID

Réunion ; endémique.

20. — *D. ponera* TSACAS et DAVID

Réunion ; endémique.

Sous-Genre *Hirtodrosophila* DUDA

21. — *D. borbonica* TSACAS et DAVID

Réunion ; endémique.

Sous-Genre *Dorsilopha* STURTEVANT

* Nous remercions à cette occasion le Dr. COGAN de nous avoir facilité l'examen de ces paratypes. Les figures des paratypes examinés seront données dans une autre publication.

22. — *D. busckii* COQUILLET

Réunion ; cosmopolite, il semble toutefois être absent de l'Afrique occidentale et centrale.

Espèces du Genre *Drosophila* non classées

23. — *D. sp. aff. spinipes* LAMB

D. spinipes a été décrite des Seychelles. Un unique spécimen ♂ de l'île Maurice, tout en lui étant très proche n'appartient néanmoins pas à cette espèce. Par contre, il est probablement conspécifique avec une espèce non décrite de l'Uganda.

V. Genre *Lissocephala* MALLOCH24. — *L. sanu* BURLA

Réunion, Afrique occidentale et centrale. Capturé par J. Etienne en Novembre 1973, sur fruits de *Ficus*. Cette espèce paraît inféodée aux fruits de *Ficus*.

VI. Genre *Mycodrosophila* OLDENBERG25. — *M. fracticosta* LAMB

Réunion, Seychelles ; Afrique occidentale et centrale. L'espèce est décrite des Seychelles, elle n'a pas été trouvée dans la région orientale.

26. — *M. sp.*

Réunion ; probablement endémique. Une seule ♀ avec l'abdomen entièrement jaune, il s'agit probablement d'une nouvelle espèce.

VII. Genre *Scaptomyza* HARDY27. — *S. (Parascaptomyza) pallida* (ZETTERSTEDT)

Maurice ; cosmopolite.

VIII. Genre *Zaprionus* COQUILLET28. — *Z. vittiger* COQUILLET

Réunion, Maurice ; région éthiopienne.

29. — *Z. tuberculatus* MALLOCH

Réunion ; région éthiopienne.

30. — *Z. mascariensis* TSACAS et DAVID

Réunion, Maurice ; endémique.

Au total, la liste actuelle comprend 30 espèces différentes rangées dans 8 genres. 25 d'entre elles ont été trouvées à la Réunion et 14 seulement à Maurice qui a été beaucoup moins prospectée, 9 espèces sont communes aux deux îles. L'espèce de *Drosophila* n° 18 (groupe *repleta*) n'a pu encore être identifiée avec certitude, elle est peut-être endémique. L'espèce de *Mycodrosophila* n° 26 est très probablement une espèce nouvelle mais qu'il n'était pas possible de décrire à partir d'une seule femelle capturée. *D. sp. aff. spinipes* LAMB (n° 23) est sans aucun doute nouvelle, un matériel plus abondant est nécessaire pour la description.

2) Origine géographique des espèces

Si l'on considère les 30 espèces capturées à la Réunion, et à Maurice, on peut les répartir en quatre groupes, ne tenant pas compte de *Amiota sp.*

a) Huit à neuf espèces endémiques : *D. mauritiana*, *D. ercepeae*, *D. punctatipennis*, *D. ponera*, *D. borbonica*, *D. sp. n° 18*, *M. sp. n° 26*, *Z. mascariensis* ; *D. sp. aff. spinipes*.

b) Neuf espèces cosmopolites, dont les unes sont seulement dans les régions chaudes (*D. ananassae*, *D. kikkawai* et *D. latifasciaeformis*) alors que les autres se trouvent aussi en pays tempérés (*D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. immigrans*, *D. hydei*, *D. busckii*, *S. pallida*).

c) Sept espèces à affinités éthiopiennes : *D. bangi*, *D. triangulifer*, *L. sanu*, *M. fracticosta*, *Z. tuberculatus*, et *Z. vittiger*, *D. sp. aff. spinipes*.

d) Trois espèces à affinités orientales : *D. nasuta*, *D. kikkawai*, *D. parabiepectinata*. Il faut d'ailleurs rappeler que *nasuta*, bien que d'origine orientale, existe aussi en Afrique.

L'origine du peuplement des îles Mascareignes apparaît donc finalement très diversifiée. Mais si on exclut les espèces endémiques et cosmopolites, on s'aperçoit que les éléments africains sont plus de deux fois plus nombreux (7) que ceux d'origine orientale (3). La même conclusion se dégage si on considère les espèces endémiques récemment décrites (TSACAS & DAVID 1975a, 1975b). Parmi elles, les espèces à affinités africaines (*D. punctatipennis*, *D. borbonica* et *Z. mascariensis*) sont également plus nombreuses que celles à affinités orientales (*D. ercepeae*) ; *D. ponera* étant d'affinités incertaines. La faune drosophilidienne des îles Mascareignes a donc une origine mixte mais l'influence africaine y est beaucoup plus forte que l'influence orientale.

3) Abondance et fréquence des différentes espèces de la Réunion

Les 3859 individus capturés en juillet-août 73 à la Réunion se répartissent en 23 espèces qui sont classées, par ordre d'abondance, dans le tableau 1. On constate que c'est *D. simulans* qui est de très loin la plus abondante (31 % du total) et aussi la plus fréquente (33 sur 35 stations). Viennent ensuite *D. nasuta* et *Z. mascariensis*, qui sont endémiques. Ces trois espèces constituent à elles seules plus de 50 % du total. L'espèce *D. melanogaster*, cosmopolite et considérée habituellement comme très envahissante, n'arrive qu'au 6e rang et ne représente que 6 % du total : elle est donc fort peu abondante à la Réunion et elle semble absente à l'île Maurice. Les 10 espèces les moins abondantes constituent moins de 5 % du total.

La diversité des espèces recueillies s'explique sans doute par la variété des biotopes prospectés, aussi bien en ce qui concerne l'altitude que la végétation et la pluviométrie. En revanche, les résultats sont sans doute biaisés par l'utilisation d'une méthode de capture très uniforme. Seules trois espèces (*D. borbonica*, *M. fracticosta* et *M. sp. n° 26*) n'ont pas été attirées par des fruits en fermentation et récoltées exclusivement sur des champignons.

4) Influence de l'altitude

La Réunion se caractérise par un relief extrêmement accidenté puisque, en quelques dizaines de km, on passe du niveau de la mer à plus de 3000 m. Des drosophilides ont été trouvés en assez grande abondance jusqu'à des altitudes de 1500 m (route du Maïdo) et 1600 m (Plaine des Cafres). A l'époque prospectée, qui correspondait à la saison froide, il semble que seuls des individus isolés et égarés aient pu dépasser nettement de telles altitudes où la température descend la nuit au voisinage de zéro degré. Il est cependant probable que les hauteurs sont davantage peuplées lors de la saison chaude.

Si l'on analyse les limites altitudinales des captures (tableau 1), on remarque que la plupart des espèces ont pu être trouvées depuis le niveau de la mer jusqu'à plus de 1000 m. Cette observation pourrait faire croire que l'altitude joue un rôle peu important dans la répartition. En réalité, cette grande dispersion est sans doute liée aux faibles dimensions de l'île de sorte que des individus égarés peuvent être facilement transportés dans des habitats qui ne leur conviennent pas. Il est bien préférable de tenir compte à la fois de l'abondance et de l'altitude en calculant une altitude moyenne des captures (tableau 1).

On remarque alors que, de façon très nette, les espèces, se répartissent en 4 groupes d'après leur altitude moyenne de capture (figure 1). Si l'on ne considère que les espèces représentées par plus de 10 individus et présentes dans au moins 3 stations, on remarque que dix d'entre elles se situent en moyenne entre 0 et 200 mètres, quatre espèces se trouvent entre 400 et 600 m, trois autres entre 800 et 900 mètres, enfin une seule à plus de 1200 mètres.

Parmi les espèces de basse altitude, plusieurs sont cosmopolites comme *D. melanogaster*, *D. ananassae*, *D. hydei*, *D. latifasciaeformis*. Mais d'autres cosmopolites se trouvent en altitude, comme *D. simulans*, *D. immigrans*, et *D. busckii*.

Tableau 1
Liste (par ordre d'abondance) et caractéristiques des espèces capturées en juillet-août 1973 dans l'île de la Réunion (élevage: ++ : souche permanente; + : première génération seulement; - aucun élevage)

espèces	individus capturés	abondance %	proportion de mâles %	nombre de stations	altitude moyenne (mètres)	limites altitude	élevage	présence à l'île Maurice
<i>. simulans</i>	1197	31,02	48,5	33	481,5	0-1600	++	
<i>. nasuta</i>	520	13,47	48,1	22	143,9	0-1300	++	oui
<i>. mascariensis</i>	381	9,87	45,7	18	529,0	0-1300	++	oui
<i>. immigrans</i>	267	6,92	44,2	20	837,1	0-1600	++	
<i>. vittiger</i>	265	6,87	49,8	15	54,3	0-400	++	oui
<i>. melanogaster</i>	236	6,12	43,2	14	75,0	0-1300	++	
<i>. bangi</i>	187	4,84	55,1	14	443,0	0-1200	+	oui
<i>. ercepeae</i>	144	3,73	24,3	10	488,2	100-1300	++	
<i>. parabipectinata</i>	121	3,14	62,0	12	16,1	0-400	++	oui
<i>. punctatipennis</i>	113	2,93	53,1	11	1211,6	300-1300	+	
<i>. ananassae</i>	112	2,90	36,6	12	43,8	0-1500	++	oui
<i>. kikkawai</i>	94	2,43	58,5	10	895,7	0-1500	++	
<i>. latifasciaeformis</i>	48	1,24	37,5	14	108,3	0-400	++	oui
<i>. hydei</i>	46	1,19	28,3	5	69,6	0-1300	++	oui
<i>. sp. n° 15</i>	42	1,09	64,3	3	40,5	0-200	++	
<i>. tuberculatus</i>	31	0,80	32,3	6	90,3	0-200	++	
<i>. fracticosta</i>	20	0,52	45,0	3	60,0	0-400	+	
<i>. buskii</i>	19	0,49	42,1	6	800,0	0-1300	++	
<i>. perspicax</i>	9	0,23	33,3	2	400,0	400	+	oui
<i>. borbonica</i>	8	0,20	50,0	2	375,0	300-400	-	
<i>. triangulifer</i>	5	0,13	60,0	3	260,0	0-1300	-	
<i>. ponera</i>	2	0,05	0,0	2	400,0	400	++	
<i>. sp. n° 22</i>	1	0,03	0,0	1	300,0	300	-	
<i>. mauritiana</i>	0						++	

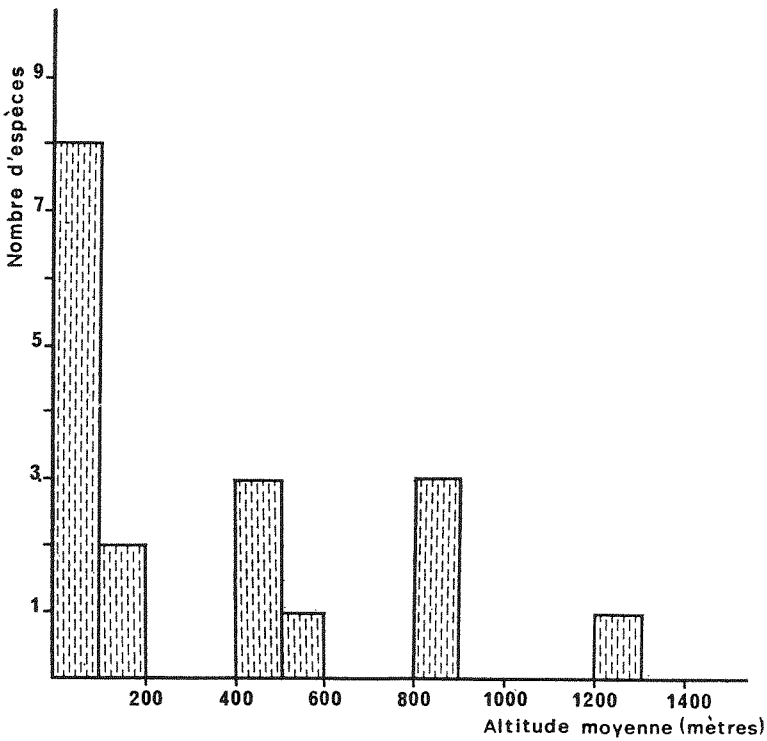


Figure 1.- Altitude moyenne des captures
des Drosophiles

Si l'on considère les endémiques, on constate que ce groupe comprend *D. punctatipennis* qui vit à très haute altitude. Les autres endémiques se retrouvent surtout à des altitudes moyennes, entre 400 et 600 mètres. Il faut cependant remarquer que *D. mauritiana*, endémique de l'île Maurice non retrouvée à la Réunion, vit essentiellement à basse altitude, entre 0 et 100 mètres.

Assez souvent, lorsque l'on considère des espèces voisines du point de vue taxinomique, on a l'impression que l'une d'elles remplace l'autre lorsque l'on s'élève. Ainsi *D. nasuta* se trouve remplacée en altitude par *D. immigrans*. Les *Zaprionus tuberculatus* et *Z. vittiger* sont remplacés par l'endémique *Z. mascariensis*.

5) Influence de la pluviométrie

Comme beaucoup d'îles océaniques tropicales, la Réunion se caractérise par une côte "au vent", très humide (la côte est) et une côte "sous le vent", beaucoup plus sèche (côte ouest). Ces différences de pluviosité deviennent encore plus manifestes par le relief accidenté et il s'ensuit des changements considérables de végétation.

Ces variations de pluviométrie paraissent peu influencer sur les espèces de basse altitude qui se trouvent surtout dans des régions cultivées. Deux espèces endémiques (*D. ercepeae* et *D. punctatipennis*) paraissent assez strictement inféodées aux forêts humides. D'une façon générale, les espèces d'altitude, comme *D. immigrans*, *Z. mascariensis* etc., ne descendent au bord de la mer que dans le sud-est de l'île, très humide. *D. kikikawai* constitue, à la Réunion, une exception unique : l'espèce se trouve en altitude (900 m) mais presque exclusivement sur le versant ouest assez sec, dans des collines et les forêts d'*Acacia*.

L'espèce dominante de la Réunion (*D. simulans*) paraît enfin très peu sensible à la pluviométrie car elle se retrouve dans des biotopes très variés.

6) Influence de la pluie sur les déplacements

Les études de caractère extensif n'ont pas permis d'effectuer des observations précises en ce qui concerne l'activité nyctémérale. En revanche, des renseignements intéressants ont été obtenus sur l'activité des deux sexes par temps de pluie. Pour l'ensemble des captures, la proportion des mâles est de 45,5% donc inférieure à celle des femelles. Mais, si l'on sépare les récoltes selon les jours de pluie on obtient les proportions suivantes :

jours de pluie : 32,5% de mâles
jours sans pluie : 49,6% de mâles.

Il s'avère donc que, si la pluie n'empêche pas les mouches d'être attirées par les appâts, les mâles se déplacent alors beaucoup moins facilement que les femelles.

7) Elevages en laboratoire

Les résultats sont indiqués dans le tableau 1. Sur 24 espèces, 17 ont pu être élevées de façon permanente sur milieu axénique à base de levure tuée (DAVID et CLAVEL 1965). Quatre autres espèces ont pu être élevées mais pendant une seule génération. Seules 3 espèces, très peu abondantes, ont été réfractrices à tout élevage. Ces excellents résultats montrent l'intérêt du milieu nutritif employé et son utilisation possible, en laboratoire, pour des espèces très diverses. Il est curieux de remarquer que les larves de *Amiota* sp. dont l'élevage n'a été réussi que pour 2 espèces jusqu'à ce jour ont pu être élevées pendant une génération sur ce milieu.

Discussion et Conclusion

Malgré la diversité des habitats possibles et l'ancienneté géologique des îles, la faune des Drosophilidae des Mascareignes ne comprend qu'un petit nombre d'espèces. Les 30 qui sont actuellement connues ne constituent certainement pas la totalité de la faune existante. Des prospections plus poussées, en des saisons différentes et en utilisant des méthodes de capture plus diversifiées, devraient permettre d'allonger la liste actuelle. Cependant, il paraît possible d'affirmer dès maintenant que l'archipel est pauvre en espèces, ce qui est un caractère habituel des peuplements insulaires. A titre de comparaison, l'Afrique tro-

picale, en une région relativement limitée, permet de recueillir plus d'une centaine d'espèces (LACHAISE 1974). Cette caractéristique des îles n'a cependant pas une valeur absolue puisque les îles Hawaii, dont l'ancienneté géologique est comparable à celle des Mascareignes, abritent environ 475 espèces dont plus de 400 sont endémiques (CARSON et al. 1970).

Le peuplement entomologique des îles volcaniques éloignées des continents demeure un problème biogéographique encore très mal compris. On s'explique mal comment les insectes ont franchi des distances de plusieurs centaines de km pour s'établir sur les terres nouvelles. Le fait que les faunes comprennent souvent de nombreuses espèces endémiques prouve que les peuplements ont eu lieu à des époques très anciennes et en dehors de toute influence humaine.

Dans le cas des drosophilides de la Réunion, il paraît évident qu'une partie au moins des espèces peuple l'île depuis très longtemps, bien avant la récente colonisation par l'homme et la génération des transports de produits agricoles par bateau ou avion. Deux sortes d'hypothèses peuvent expliquer l'introduction des mouches. Ou bien quelques individus ont été transportés par les courants marins à l'état de larves ou pupes, sur des arbres ou des fruits flottant sur l'eau. Ou bien les adultes se sont déplacés par voie aérienne et ont, en particulier, été transportés rapidement par les cyclones. On sait en effet (DOBZHANSKY 1974) que l'on rencontre des drosophiles dans le plancton aérien. Les affinités actuelles de la faune, à la fois éthiopienne et orientale, montrent que les déplacements ont dû se faire à la fois à partir de l'Afrique et à partir de terres très éloignées situées à l'est des Mascareignes. Le cas de *D. kikkawai* est typique à cet égard puisque l'espèce, décrite du Brésil et très répandue en Asie, paraît absente de l'Afrique.

Le rôle de l'Homme dans le transport des espèces, en particulier des cosmopolites plus ou moins domestiques, est certainement réel et généralement admis (DOBZHANSKY 1965). Cependant ce problème mérite d'être discuté de façon approfondie. Parmi les espèces domestiques on doit ranger en particulier *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. immigrans*, *D. hydei* et *D. busckii*. Si ces espèces étaient fréquemment transportées par l'homme on devrait les retrouver, à proximité des habitations et des cultures, dans la plupart des régions du globe, en particulier les îles. Or, si nous considérons seulement les peuplements insulaires, on peut remarquer que l'île de Sainte-Hélène ne contient que *D. simulans* et *D. immigrans* (TSACAS et COGAN, sous-pressé). Dans l'île de la Guadeloupe (DAVID 1973) seule *melanogaster* a été trouvée parmi les 5 espèces précédentes.

À la Réunion, les relevés faunistiques montrent que, sur les 5 espèces cosmopolites, trois d'entre elles (*D. simulans*, *D. busckii*, *D. immigrans*) se trouvent de préférence en altitude et sont donc assez peu liées aux activités humaines. Peut-être le résultat s'explique-t-il, en particulier pour *D. busckii* et *D. immigrans*, par le fait que ces espèces qui sont surtout abondantes en pays tempérés, supportent mal la chaleur tropicale.

Les espèces jumelles *D. melanogaster* et *D. simulans* posent encore de plus grandes difficultés. Il est souvent admis (PARSONS 1973) que *D. simulans* supporte moins bien les écarts thermiques que *D. melanogaster*. Ainsi *D. simulans* serait mieux adaptée et dominante dans les contrées à climat stable tout au long de l'année, en particulier les pays tropicaux. Les résultats de La Réunion sont conformes à cette conception. Malheureusement, il existe dans le monde de très nombreux résultats contradictoires : par exemple, *D. simulans* est rare ou absente en Afrique tropicale occidentale et centrale (DAVID 1971, LACHAISE 1974, TSACAS non publié); elle est également absente de la Guadeloupe (DAVID 1973) dont le climat est très semblable à celui de la Réunion, et alors que l'espèce est abondante aux mêmes latitudes sur le continent américain.

Deux hypothèses peuvent expliquer ces observations contradictoires. On peut penser tout d'abord qu'il n'existe pas deux espèces cosmopolites, uniformes dans tous les points de leur répartition, mais que, au contraire, *D. melanogaster* et *D. simulans* sont différenciées en races physiologiques et écologiques adaptées à des conditions climatiques variées. Des études biométriques sur ces deux espèces apportent un début de vérification de cette hypothèse (DAVID & BOUQUET 1972, 1973). Mais on peut aussi supposer que le rôle de l'Homme dans le transport des drosophiles cosmopolites est moins important qu'on ne l'imagine habituellement. Une relative absence de brassage génétique devrait d'ailleurs favoriser la constitution de races écologiques locales. Dans cette hypothèse, par exemple,

l'absence de *D. simulans* de la Guadeloupe serait due au fait que l'espèce n'y a pas encore été introduite. Les résultats obtenus dans les Mascareignes apportent de sérieux arguments à cette interprétation. *D. mauritiana* endémique de l'île Maurice, est très proche génétiquement de *D. simulans* et dérive certainement de celle-ci (TSACAS & DAVID 1974; DAVID et al, 1975; ASHBURNER et LEMEUNIER, en préparation). Elle s'est probablement formée à partir d'une petite colonie de *D. simulans* qui a évolué sur place. Par ailleurs, les différences morphologiques et physiologiques entre ces deux espèces sont importantes de sorte qu'il est invraisemblable que *mauritiana* ait pu se différencier en quelques centaines d'années, ancienneté du peuplement humain de l'île Maurice.

L'introduction de *D. simulans* à Maurice (et probablement aussi à la Réunion) apparaît comme un événement ancien indépendant de l'activité humaine. L'absence probable de *D. simulans* et de *D. melanogaster* à l'île Maurice montre aussi que les transports humains n'ont pas encore réussi à y introduire ou réintroduire ces deux espèces.

Le cas de *D. punctatipennis* constitue un autre exemple analogue. *D. punctatonevrosa* FREY est une espèce très répandue et relativement commune en Afrique du Sud d'où elle a été décrite sous le nom de *D. poeciloptera* DUDA (pour le problème de nomenclature v. WHEELER, 1959) et où elle cohabite avec 2 ou 3 autres espèces (non encore décrites) qui lui sont proches. Elle a été également trouvée dans les îles Sainte-Hélène et da Cunha. Sa présence dans ces îles est sans aucun doute le fait d'une introduction récente due à l'homme. TSACAS et COGAN (sous-presse) pour justifier la présence de *D. punctatonevrosa* dans l'île de Sainte Hélène écrivent "Until recently St Helena was often the first port-of-call and a coaling station for ships sailing from S. Africa, St Helena still has considerable commercial contact with Southern Africa". *D. punctatipennis* s'est probablement formée, comme *D. mauritiana*, à partir d'une petite colonie de *D. punctatonevrosa* qui a évolué sur place. Des conditions climatiques ou de concurrence ont poussé cette colonie nouvellement installée dans l'île à se réfugier en altitude ce qui probablement a facilité son évolution. Il s'agit donc dans ce cas très probablement d'une introduction ancienne et par conséquent indépendante du facteur humain.

Finalement, les observations faunistiques et écologiques tendent à montrer que, même maintenant, les espèces cosmopolites domestiques ne voyagent pas très facilement d'un pays à l'autre. De plus ces espèces, qui sont capables de vivre dans des conditions climatiques variées n'ont probablement pas un génotype uniforme et "passe partout". Leur originalité résiderait plutôt dans une plus grande capacité d'adaptation génétique.

Résumé

30 espèces de Drosophilidae sont actuellement connues de l'archipel des Mascareignes. Dans l'île de la Réunion, l'espèce dominante est *D. simulans* qui constitue plus de 30% des captures. Cette espèce semble absente à Maurice où elle est remplacée par une variante endémique, *D. mauritiana*. L'altitude et à un moindre degré, la pluviométrie, sont les principaux facteurs qui règlent la répartition des espèces.

Le peuplement des Mascareignes comporte environ 30% d'espèces endémiques et autant d'espèces cosmopolites. Le reste de la faune est constitué par des espèces orientales et surtout éthiopiennes. L'existence de nombreuses endémiques prouve que l'introduction des Drosophilidae est ancienne et certainement antérieure à la colonisation humaine. Une conclusion analogue s'applique probablement à certaines espèces cosmopolites. Le rôle de l'Homme dans la dispersion des Drosophilidae est probablement beaucoup moins important qu'on ne le suppose habituellement.

Summary

30 Drosophilid species are now recorded from Mascarene Islands. In Reunion the dominant species is *D. simulans* (more than 30% of the collected flies), while it seems to be absent from Mauritius, being replaced there by the endemic vicariant *D. mauritiana*. In Reunion altitude and to a lesser degree pluviometry are the two decisive factors determining the repartition of the different species. — Mascarene Islands contain about 30% of endemic and the same proportion of cosmopolitan species. The remainder of the fauna consists of Ethiopian and Oriental elements. The number of endemic species proves that in many cases the introduction of flies was a very old event, much before human colonization. The same conclusion may probably apply to some cosmopolitan species. The role of man in the dispersion of drosophilid flies is probably far less important than usually admitted.

Zusammenfassung

30 Drosophiliden-Arten sind gegenwärtig von den Maskarene-Inseln bekannt. Auf Réunion ist die dominante Art *Drosophila simulans* (mehr als 30% aller gesammelten Arten), während diese auf Mauritius zu fehlen scheint und dort durch die endemische vikariante *Drosophila mauritiana* ersetzt wird. In Réunion sind die Höhe und zu einem geringeren Grade die Niederschlagsmenge die beiden hauptsächlichen Faktoren, durch die die Verbreitung der Arten bestimmt wird. Auf den Maskarene-Inseln gibt es etwa 30% endemische und eben so viele kosmopolitische Arten. Der Rest der Fauna setzt sich aus orientalischen und äthiopischen Arten zusammen. Die Zahl der endemischen Arten beweist, daß die Einwanderung der Fliegen ein sehr altes Ereignis ist, das vor der Besiedlung durch den Menschen stattfand. Eine analoge Schlußfolgerung trifft wahrscheinlich auch auf einige kosmopolitische Arten zu. Die Rolle des Menschen bei der Verbreitung der Drosophiliden ist offenbar von weit geringerer Bedeutung als gewöhnlich angenommen wird.

Резюме

В настоящее время на Маскаренских островах известны 30 видов плодовых мух. Доминирующим видом на Реюньоне является *Drosophila simulans* (более 30 % всех собранных видов). На острове Маврикий этот вид, по всей вероятности, отсутствует и представлен здесь эндемичным викарирующим видом *Drosophila mauritiana*. На Реюньоне распространение видов определяется, главным образом, такими факторами, как высота и, в меньшей степени, количество выпадающих осадков. На Маскаренских островах имеется около 30 % эндемичных и столько же космополитных видов. Остаток фауны составляют восточные и эфиопские виды. Количество эндемичных видов свидетельствует о том, что иммиграция мух является очень давним событием, имевшим место ещё до заселения этих мест человеком. Аналогичный вывод действителен, по всей вероятности, также и для отдельных космополитных видов. Роль человека в распространении плодовых мух очевидно гораздо незначительнее, чем это принято обыкновенно считать.

Bibliographie

- ASHBURNER, M. & LEMEUNIER, F. Relationship within the *melanogaster* species subgroup of the genus *Drosophila* (*Sophophora*) II. [En préparation].
- CARSON, H. L.; HARDY, D. E., SPIETH, H. T. & STONE, W. S. The evolutionary biology of the Hawaiian Drosophilidae. In: Essays in evolution and genetics in honor of THEODOSIUS DOBZHANSKY (ed. M. K. HECHT and W. C. STEERE). Appleton Century, Crafts, N.Y., 437—543; 1970.
- DAVID, J. Recherches sur la composition des populations de Drosophilidae de la région de Makokou (Gabon). Activité nycthémerale, abondance et répartition des espèces. Biol. Gabon 7, 67—79; 1971.
- Activité nycthémerale de quelques espèces de *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) de la Guadeloupe. Ann. Zool. Ecol. anim. 5, 499—506; 1973.
- DAVID, J. & BOCCQUET, C. Parallélisme évolutif chez deux espèces jumelles: les races géographiques de France et d'Afrique équatoriale de *Drosophila melanogaster* et *D. simulans*. Arch. Zool. exp. Gén. 113, 451—463; 1972.
- Sur certains caractères quantitatifs des souches de *Drosophila melanogaster* provenant du Sud du Maroc. C.R. Acad. Sci. Paris 277, 877—880; 1973.
- DAVID, J. & CLAVEL, M. F. 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; 1965.
- DAVID, J.; LEMEUNIER, F., TSACAS, L. & BOCCQUET, C. Hybridation d'une nouvelle espèce, *Drosophila mauritiana*, avec *D. melanogaster* et *D. simulans*. Ann. Génét. 17, 235—241; 1974.
- DOBZHANSKY, TH. Wild and domestic species of *Drosophila* in "Genetics of Colonizing species" (ed. by H. G. BAKER et G. L. STEBBINS). Acad. Press N.Y., 533—546; 1965.
- Active dispersal and passive transport in *Drosophila*. Evolution 27, 565—575; 1974.
- LACHAISE, D. Les Drosophilidae des savanes préforestières de la région tropicale de Lamto (Côte-d'Ivoire). I. Phénomènes d'isolement écologique entre espèces affines et sympatriques. Rythmes d'activité circadienne, fluctuations saisonnières et rôle des feux de brousse. Ann. Univ. Abidjan, série E. Ecologie, 7, 7—152; 1974.
- ORIAN, A. J. E. A list of Diptera recorded from Mauritius. Dpt. of Agriculture Mauritius, Bull. n° 94, 31 pp.; 1962.
- PARSONS, P. A. Behavioral and ecological genetics. A study in *Drosophila*. Clarendon Press, Oxford, 223 pp.; 1973.
- PAULLAN, R. Introduction in "VINSON: Liste chorologique des Coléoptères des Mascareignes". Bull. Mauritius Inst. 4, 299—374; 1964.
- TSACAS, L. *Drosophila teissieri*, nouvelle espèce africaine du groupe *melanogaster* et note sur deux espèces nouvelles pour l'Afrique (Dipt. Drosophilidae). Bull. Soc. Ent. Fr. 76, 35—45; 1971.
- TSACAS, L. & COGAN, B. H. Drosophilidae of Santa Helena Island. In: La faune terrestre de Sainte Hélène, vol. 3; 1975. (sous presse).
- TSACAS, L. & DAVID, J. *Drosophila mauritiana* n. sp. du groupe *melanogaster* de l'île Maurice (Diptera: Drosophilidae). Bull. Soc. ent. Fr. 79, 42—46; 1974.
- Les Drosophilidae (Diptera) de l'île de la Réunion et de l'île Maurice. I. Deux nouvelles espèces du genre *Drosophila*. Bull. Soc. Linn. Lyon 44, 134—143; 1975.
- Les Drosophilidae (Diptera) de l'île de la Réunion et de l'île Maurice. II. Trois nouvelles espèces des genres *Drosophila* et *Zaprionus*. Bull. Soc. Linn. Lyon 44; 1975. (sous presse).
- VINSON, J. Liste chorologique des Coléoptères des Mascareignes. Bull. Mauritius Inst. 4, 299—374; 1964.
- WAKAHAMA, K. I. & KITAGAWA, O. Evolutionary and Genetical Studies of the *Drosophila nasuta* subgroup. II. Karyotypes of *D. nasuta* collected from Seychelles Islands. Japan J. Genetics 47, 129—131; 1972.
- WHEELER, M. R. A nomenclatural study of the genus *Drosophila*. Univ. Texas, Publ. 5914, 181—205; 1959.