



HAL
open science

Isolement reproducteur par homogamie entre deux “ races d’habitat ” sympatriques chez *Drosophila melanogaster*

M. Paillette, P. Capy, E. Pla, J. R. David

► **To cite this version:**

M. Paillette, P. Capy, E. Pla, J. R. David. Isolement reproducteur par homogamie entre deux “ races d’habitat ” sympatriques chez *Drosophila melanogaster*. *Revue d’Écologie (La Terre et La Vie)*, 1993, 48 (2), pp.229-238. <hal-03529067>

HAL Id: hal-03529067

<https://hal.science/hal-03529067v1>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L’archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d’enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

ISOLEMENT REPRODUCTEUR PAR HOMOGAMIE
ENTRE DEUX « RACES D'HABITAT » SYMPATRIQUES
CHEZ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

M. PAILLETTE, P. CAPY, E. PLA, et J.R. DAVID

*Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutives,
C.N.R.S., 91198 Gif-sur-Yvette Cedex*

Un problème majeur de la biologie évolutive est l'analyse des processus de formation de nouvelles espèces. Selon la théorie classique, développée en particulier par Dobzhansky (1951), Mayr (1966) et discutée par Lachaise (1985), la spéciation est un processus qui se développe principalement en allopatrie et qui aboutit à des barrières génétiques comme la stérilité des hybrides. Lorsque à la suite de migrations, les deux populations reviennent en sympatrie, des croisements peuvent éventuellement se produire. Cependant, le désavantage sélectif des hybrides imposerait une sélection très forte en faveur de l'homogamie qui renforcerait l'isolement éthologique déjà amorcé en allopatrie. Cette conception générale, intellectuellement satisfaisante, a été toutefois vivement critiquée (Pater-son, 1980, 1985). Selon lui, les séquences comportementales complexes observées dans les parades sexuelles auraient pour principal objet de permettre une reconnaissance intraspécifique des partenaires (Specific Mate Recognition System = SMRS) et non un isolement interspécifique. Bien que dans une revue bibliographique récente, Coyne (1992) ait montré, en comparant de nombreuses paires d'espèces de drosophiles encore capables de produire des hybrides, que la capacité de croisement est plus difficile lorsqu'elles sont sympatriques, le problème de l'isolement éthologique des espèces est encore loin d'être résolu de façon générale.

Chez quelques espèces de Drosophiles, on a déjà signalé une tendance à l'homogamie en comparant des populations géographiquement distinctes : *D. paulistorum* (Dobzhansky *et al.*, 1964) ; *D. birchii* (Baimai, 1970), et en 1980 chez *D. mercatorum* (Ikeda), *D. sylvestris* (Ahearn) et *D. immigrans* (Ehrman et Parsons).

Chez *D. melanogaster*, malgré l'existence de races géographiques très marquées (David et Capy, 1988), aucune tendance à l'homogamie n'a été observée. Pourtant, chez cette espèce originaire d'Afrique tropicale (Lachaise *et al.*, 1988), des populations se sont différenciées sur divers paramètres physiologiques comme la taille ou l'équipement enzymatique alors que cette drosophile se répandait sur l'ensemble du globe, à l'exception des zones subarctiques et des déserts. On connaît aussi deux « morphes phéromonaux », l'un des régions tempérées, l'autre des régions tropicales (Jallon et Péchiné, 1989). Il existe

aussi de petites variations géographiques des caractéristiques des signaux acoustiques de vibrations alaires (Kawanishi et Watanabe, 1980). Tous les croisements sont parfaitement inter-féconds, ce qui montre qu'il n'y a pas de barrière post-zygotique et les essais de croisements avec choix du partenaire sexuel ont souvent montré des différences d'activité sexuelle mais jusqu'à présent aucune tendance à l'homogamie (Petit *et al.*, 1976 ; Cohet et David, 1980 ; Henderson et Lambert, 1982 ; van den Berg, 1988). Ceci laisse supposer une absence d'isolement pré-reproducteur.

Au Congo, co-existent sur quelques km² dans la région de Brazzaville des populations vivant sur des ressources différentes (Vouidibio *et al.*, 1989). Certaines, campagnardes, vivent et se reproduisent sur les déchets de rouissage du manioc. A l'occasion de marchés, elles sont transportées en ville où vivent d'autres populations inféodées aux brasseries. Ces deux populations sont morphologiquement indiscernables, mais elles se différencient par un ensemble de caractères liés à leur habitat. Par exemple, les drosophiles de brasseries sont aptes à pondre et à se développer dans les bouteilles contenant des résidus de bière, dont elles peuvent aussi se nourrir car elles possèdent les enzymes nécessaires. On trouve en effet chez une grande proportion (85 %) de l'allèle (alcool déshydrogénase) Adh F, contre seulement 5 % chez les populations campagnardes. La proportion de l'allèle F à ce locus est vraisemblablement liée à la tolérance à l'éthanol. De telles différences qui se maintiennent au cours du temps nous font dire qu'il s'agit de « races écologiques ». Cependant ces deux races écologiques sont parfaitement interfécondes au laboratoire (on obtient des F1 et F2 normaux) et dans les jardins de Brazzaville on trouve, repérées par les proportions d'Adh F, des populations hybrides (Vouidibio *et al.*, 1989). Malgré cela, les deux races génétiques d'habitat (campagne et brasseries) se maintiennent, ce qui implique des pressions sélectives extrêmement fortes. Il peut s'agir de sélection portant sur une caractéristique physiologique, mais aussi sur le choix des habitats et/ou le choix du partenaire sexuel. Nous présenterons ici les expériences faites pour rechercher s'il y a effectivement choix du partenaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons effectué une série d'expériences sur des individus appartenant à deux populations locales, l'une campagnarde (Loua = L) et l'autre de brasserie (Kronembourg = K). Elles ont été élevées au laboratoire dans des conditions standard identiques. Par sélection, les deux souches ont été rendues homozygotes pour l'Adh F (Kronembourg) ou Adh S (Loua). Dans une cellule de reproduction (tube à essais vide et propre), nous avons confronté pendant une heure 4 adultes vierges, 2 mâles et 2 femelles appartenant à chacune des populations. Les expériences conduites au laboratoire à la température ambiante (20-22 °C), entre dix heures et midi ont été réparties sur toute l'année. Au total 126 groupes de 4 individus ont été examinés. Les animaux impliqués dans la première copulation sont prélevés aussitôt, et l'analyse de l'alcool-déshydrogénase par électrophorèse permet d'identifier leur population d'origine.

RÉSULTATS

Les résultats sont regroupés dans les tableaux I, II, III et IV, et concernent les 111 essais pour lesquels au moins une copulation a eu lieu sur les 126 cas étudiés.

Parmi les 111 cas où un premier couple a été observé, 32 seconds couples se sont formés pendant la durée de l'expérience. Il apparaît une grande différence d'activité sexuelle entre les deux races, qui doit être examinée avant d'analyser les choix de partenaires.

I. — ACTIVITÉ SEXUELLE

Pour la première copulation, la probabilité de copulation est beaucoup plus élevée pour la souche K que pour la souche L. Non seulement pour les femelles, puisque 81,8 % des copulations les impliquent ($\chi^2 = 42,9$, $p < 0,001$), mais aussi pour les mâles avec 69 % des copulations observées ($\chi^2 = 16,65$, $p < 0,001$) (Tab. I).

TABLEAU I

Structure des premiers couples formés dans les confrontations entre mâles et femelles de Loua (L) et Kronenbourg (K).

First pair	♂ ♀	K	L	total female		χ^2
				n	%	
observed	K	73	17	90	81.1	42.9 ***
theoretical		62.5	27.6			
observed	L	4	17	21	18.9	
theoretical		14.5	6.4			
total male				total pair		
number observed		77	34	111		
% observed		69.4	30.6	100		
χ^2		16.65 ***		$\chi^2 = 32.01$ ***		

Pour la deuxième copulation, il en est de même du moins pour les femelles. Notons que l'analyse est rendue plus complexe en raison de l'enlèvement du premier couple, lequel était le plus souvent homogame K. Une façon d'analyser ces résultats est de comparer le nombre des couples formés à celui des couples possibles et ainsi de calculer les pourcentages de succès. De la sorte, il ressort que 42,9 % des femelles K se sont accouplées contre 25,6 % des femelles L ($\chi^2 = 7,25$, $p < 0,001$).

TABLEAU II

Structure des deuxièmes couples formés dans les confrontations entre mâles et femelles de Loua (L) et Kronenbourg (K).

Second pair	♀ / ♂	K	L	total female	
				obs. av. %	χ^2
Observed Possible % observed	K	8 17 47.0	1 4 25.0	9 21 42.9	7.25 ***
Observed Possible % observed	L	2 17 11.8	21 73 28.8	23 90 25.6	
total male				total pair	
observed in 2nd cop. available after 1st cop % engaged		10 34 29.4	22 77 28.6	32 111 28.8	
χ^2		0.8 N.S.		$\chi^2 = 21.5$ ***	

Pour l'ensemble des résultats (Tab. III) environ les deux-tiers des reproducteurs furent des animaux de race K. Les résultats suggèrent que les femelles K sont plus disposées à copuler que les femelles L, et/ou que les mâles K sont plus actifs que les mâles L.

Les moyennes de temps de latence (durée comprise entre la mise en contact des animaux et la première copulation) sont à peine supérieures pour les couples LL que les couples KK, et ces différences ne sont pas statistiquement significatives. Rappelons toutefois que dans le temps limite imparti (60 min) beaucoup moins de couples LL se sont formés (Tab. IV).

II. — HOMOGAMIE

Pour évaluer l'homogamie, il faut tenir compte des différences de probabilité de copulation entre les deux races. Si on considère qu'il n'y a pas choix du partenaire, et que les associations dépendent uniquement de l'activité sexuelle, la fréquence de chaque catégorie de couples est obtenue en multipliant les probabilités de copulation de chaque partenaire. Par exemple pour la première copulation (Tab. I), la probabilité de copulation d'un mâle L est 34/111 soit 30,6 % et celle

TABLEAU III

Nombre total des individus Kronenbourg (K) et Loua (L) impliqués dans l'ensemble de l'expérience de choix sexuel et formant des paires homogames (homo) ou hétérogames (hetero). Nombre total de couples = 143.

Individuals	paire		Total	%
	Homo.	Hetero.		
K ♀ ♂	81	18	99	69.2
	81	6	87	60.8
L ♀ ♂	38	6	44	30.8
	38	18	56	39.2
Isolation Index : Hetero. / Homo. = 0.20				

d'une femelle L est 21/111 soit 18,9 % — donc le nombre attendu de couples LL est $0,306 \times 0,189 \times 111$, soit 6,41. Le nombre observé est de 17.

Le χ^2 d'écart à la panmixie (32,01) calculé pour les 4 cases du tableau I donne une probabilité $< 0,0001$ avec 1 ddl. Les couples homogames sont donc beaucoup plus fréquents que sous l'hypothèse de copulations au hasard.

Pour la deuxième copulation (Tab. II) on constate aussi que sur 90 couples homogames possibles, 29, soit 32,2 % ont été observés et que pour 21 couples hétérogames possibles seulement 3 se sont formés (14,3 %).

Le nombre de seconds couples LL (21) est en fait un peu supérieur à celui des premiers couples (17). Cela peut tenir, au moins en partie, à une tendance vers un plus grand temps de latence dans cette population, temps de latence qui semble commandé par les femelles. En effet le mâle L, qui pour la première copulation, s'accouple autant avec les femelles K qu'avec les femelles L a un temps de latence qui tend à être plus long avec la femelle L que dans la situation hétérogame. Quant au mâle K, bien qu'il y ait eu peu d'accouplements avec la femelle L, le temps de latence est alors relativement plus long qu'avec la femelle K (Tab. IV).

Une autre façon de présenter les résultats est de calculer un indice d'isolement. Parmi diverses possibilités, le plus simple est celui de Merrel (1950) qui est le rapport des couples hétérogames sur celui des homogames. Cet indice varie de 0 (isolement total) à 1 (absence de choix). Pour nos expériences les valeurs sont :

Premiers couples	I = 0,23
Seconds couples	I = 0,10
Total	I = 0,20

TABLEAU IV

Temps de latence (en minutes) entre la mise en contact et la première et deuxième copulation dans les confrontations entre mâles et femelles de Loua (L) et Kronenbourg (K).

♀ ♂	KK		LL		KL		LK	
n° cop	1	2	1	2	1	2	1	2
minimum	1	3	3	12	3	-	17	9
maximum	56	59	50	57	32	-	42	34
median	6	20	12	33	12	14	27	-
mean	11	25	17	32	13	14	28	21.5
s.e.	2	7	3	3	2	-	5	-
n	73	8	17	21	17	1	4	2

En considérant l'ensemble des résultats, on a obtenu un total de 143 couples formés. Les données sont présentées dans le tableau III qui montre à nouveau la plus forte propension à copuler des K et la plus grande proportion des couples homogames.

Il y a donc un véritable choix, ce qui implique des phénomènes de reconnaissance des partenaires de chaque race.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La tendance à l'homogamie chez ces deux « races d'habitat » contribue à les maintenir isolées malgré leur quasi-sympatrie. La recherche de conditions expérimentales pouvant atténuer les différences de temps de latence ou d'acceptabilité de copulation des femelles L permettrait d'affiner encore l'analyse. Notons que si la situation expérimentale est la même pour les deux races, elle risque de favoriser les couples K puisque ceux-ci, aptes à se reproduire dans des bouteilles de verre, pourraient être moins perturbés que les L. Quoiqu'il en soit, même si les femelles L sont dans tous les cas moins actives que les femelles K, et/ou exigent un

environnement plus riche pour se reproduire, ces caractéristiques contribuent vraisemblablement aussi à l'isolement des deux races. Des expériences adaptées préciseront les conditions de choix de lieux de ponte et de reconnaissance des partenaires sexuels.

A priori, il n'est cependant pas nécessaire que chacun des partenaires reconnaisse l'autre. Un seul pourrait suffire. Par exemple, les résultats peuvent suggérer que le mâle L ne distingue pas vraiment la femelle L de la femelle K puisqu'il copule également avec l'une ou l'autre. Cependant il faut se souvenir qu'il s'agit d'un comportement où des phénomènes de motivation, de persistance d'excitation (Médioni et Manning, 1987, 1988) sont possibles et que l'animal n'est pas forcément leurré par le « mauvais partenaire ».

Le mâle K pourrait paraître plus discriminant puisque dans presque 70 % des cas il s'accouple avec une femelle K. Cependant ce résultat n'est pas forcément une conséquence de son propre choix, mais peut résulter du refus de la femelle L, soit parce qu'elle ne veut pas de ce mâle, soit parce qu'elle n'est pas prête à copuler.

La situation expérimentale, bien que simple en apparence, est en fait complexe à analyser en termes de comportement. En effet, au début de l'expérience, 4 individus sont en présence avec des répertoires comportementaux et des niveaux d'excitation différents, puis surviennent des stimulations et inhibitions mutuelles. Par exemple, on sait que l'activité sexuelle est relativement contagieuse, la grande activité du mâle K peut stimuler le mâle L. Mais on sait aussi qu'il peut y avoir des inhibitions par exemple le refus de la femelle L pourrait inhiber l'activité sexuelle des deux mâles.

On peut s'interroger sur ce cas exceptionnel d'homogamie intrapopulationnelle. Rappelons que les essais de choix sexuel entre animaux appartenant à des populations géographiquement éloignées ne montraient pas de préférences homogames. Les expériences de Cohet et David (1980) ont bien montré des différences d'activité sexuelle : mâles africains très actifs, femelles européennes très réceptives, mais ces différences ne faisaient pas ressortir d'homogamie.

Dans le cas présent, les femelles K sont très actives, promptes à accepter la copulation, peut-être même peu discriminantes, ce qui pourrait être un avantage quand il s'agit de se reproduire sur des bouteilles en attente de lavage ; les mâles peuvent faire avec succès une cour assez brève, au contraire des mâles L qui doivent longtemps courtiser leur femelle. Quelles corrélations pourraient exister entre la signalisation des cours longues et celle des cours brèves ? Plusieurs hypothèses se font jour.

Par exemple on sait que chez *D. melanogaster* il existe deux types principaux de signaux sonores de cour. L'un dit le *Sine Song* (sorte de bourdonnement émis pendant plusieurs millisecondes) préparerait la femelle à la copulation (von Schilcher, 1976a et b). L'autre le *Love Song* (bouffées d'impulsions associées à la « vibration alaire ») jouerait dans la reconnaissance spécifique. En effet, les intervalles entre impulsions ont des caractéristiques spécifiques, aussi bien pour leur valeur moyenne (35 ms chez *D. melanogaster*) que pour la période de sa lente modulation temporelle (environ une minute, Kyriacou et Hall, 1982, 1990). Pour les deux types de signaux, la brièveté de la cour aura pu annuler l'importance de la valeur signalante de ces paramètres pour K, et au contraire la renforcer pour L.

Une autre question se pose dans le cas étudié. Quelle est l'origine de K ? Jusqu'à présent nous avons considéré qu'elle pouvait être autochtone et s'être

spécialisée sur la « nouvelle » ressource que représente la bière. L'alcool existe dans la nature et l'on peut imaginer que certaines drosophiles ancestrales pouvaient la consommer (5 % d'entre elles ont les enzymes nécessaires). Par contre, l'adaptation aux conditions de vie des bars et brasseries est peut-être « nouvelle » en offrant des lieux de ponte très particuliers.

Une autre hypothèse a été avancée (Vouidibio *et al.*, 1989). Les populations de type K seraient une importation d'Europe mais elles auraient été transformées à cause d'une adaptation à l'Afrique qui leur aurait fait perdre certaines caractéristiques européennes. Par exemple, les individus de type K sont aussi petits que les individus africains, diminution de taille qui pourrait être une adaptation au climat. Par contre d'autres caractéristiques n'auraient pas changé. Ce serait le cas de la signalisation chimique qui est de type tempéré (Jallon, communication personnelle), c'est d'ailleurs en partie à cause de ce « morphe chimique » que l'hypothèse de l'importation de la souche a été avancée, une autre raison étant les proportions des allèles de l'alcool déshydrogénase. Si conformément à cette hypothèse, nous examinons à nouveau les résultats de Cohet et David (1980), nous savons que bien qu'il n'y ait pas d'homogamie, les croisements ne sont cependant pas aléatoires. Au contraire, le couple mâle africain × femelle française est favorisé par rapport au couple franco-français, le plus difficile à obtenir étant le couple hétérogame mâle français × femelle africaine. Donc, là encore, si K est d'origine européenne (au sens large actuellement connu), elle est bien différente des souches françaises précédemment testées.

Quelle que soit l'hypothèse sur l'origine de K (race étho-écologique différenciée sur place ou immigrant européen adapté aux contraintes bioclimatiques africaines), ce cas exceptionnel d'homogamie chez *D. melanogaster* est peut-être aussi exceptionnel par l'histoire évolutive de l'une des races en cause.

RÉSUMÉ

Il est mis en évidence une situation d'homogamie dans deux races-d'habitat quasi-sympatriques dans la région de Brazzaville au Congo chez *Drosophila melanogaster*. Cette homogamie (indice d'isolement 0,2) contribue à maintenir distinctes ces deux races. L'une (Loua = L) d'origine campagnarde, vit sur des résidus de manioc, l'autre citadine se trouve dans les bars et utilise les résidus de bière dans les bouteilles vides. Elles sont morphologiquement indiscernables, mais se distinguent par leurs génotypes enzymatiques pour l'allèle de l'alcool-déshydrogénase. Cette enzyme est liée à la tolérance à l'alcool et se retrouve dans 85 % des individus K, et seulement 5 % des L dans la nature (100 % et 0 % respectivement par sélection au laboratoire. Ces deux races produisent aisément au laboratoire des F1 et F2 féconds. Cependant dans des situations de choix (un mâle et une femelle de chaque race) il se révèle des différences d'activité sexuelle et un choix du partenaire sexuel. C'est la première fois qu'une homogamie isolant des populations quasi-sympatriques est mise en évidence, et ce résultat nous paraît très important du point de vue de la théorie de la spéciation.

SUMMARY

Two races of *D. melanogaster*, morphologically identical, have been detected in the Brazzaville district (Congo). One (Loua = L), from the countryside, feeds

and reproduces on manihot. The other (Kronenbourg = K) is found in the city bars and breweries, breeding on beer residues in empty bottles. These two populations can be distinguished by their genotypes at the Adh locus. The Kronenbourg population harbors 85 % of the F allele, while the frequency of this allele is less than 5 % in Loua. It is therefore easy to recognize them by mere electrophoresis. Under laboratory conditions, fertile F1 and F2 hybrids are easily obtained. In natural conditions L and K remain separated. Behaviour plays probably a major role in reducing the gene flow through habitat choice and sexual behaviour. Sexual behaviour of these two races was analysed in laboratory. Sexual activity and mating choices were investigated by performing tests with four individuals (one male and one female of each race). In all tests, virgin adults were used. The L flies of both sexes exhibited a lower sexual activity than the K's. Moreover, a significant homogamy independent of sexual activity was evidenced. It is the first time that such a phenomenon is found in *D. melanogaster*. This observation is of particular interest, since it concerns two sympatric races.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. Daniel Lachaise pour sa discussion critique et constructive du manuscrit et Mme Kehrlé et M. Coletti pour la réalisation des tableaux.

RÉFÉRENCES

- AHEARN, J.N. (1980). — Evolution of behavioral reproductive isolation in a laboratory stock of *Drosophila sylvestris*. *Experientia*, 36 : 63-64.
- BAIMAL, V. (1970). — Additional evidence on sexual isolation within *Drosophila birchii*. *Evolution*, 24 : 149-155.
- COHET, Y. & DAVID, J. (1980). — Geographic divergence and sexual behaviour : comparison of mating systems in french and afrotropical populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetica*, 54 : 161-165.
- COYNE, J.A. (1992). — Genetics and speciation. *Nature*, 355 : 511-515.
- DAVID, J.R. & CAPY, P. (1988). — Genetic variation of *Drosophila melanogaster* natural populations. *TIG*, 4 (4) : 106-111.
- DOBZHANSKI, Th. (1951). — *Genetics and the Origin of Species*. 3rd edition, Columbia University Press, New York.
- DOBZHANSKI, Th. EHRMAN, L. PAVLOVSKI, O. & SPASSKI, B. (1964). — The superspecies *Drosophila paulistorum*. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, 54 : 3-9.
- EHRMAN, L. & PARSONS, P.A. (1980). — Sexual isolation among widely distributed populations of *Drosophila immigrans*. *Behav. Genet.*, 10 : 401-408.
- HENDERSON, N.R. & LAMBERT, D.M. (1982). — No significant deviation from random mating of worldwide populations of *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 300 : 438-440.
- IKEDA, H., TAKABATAKE, I. & SAWADA, N. (1980). — Variation in courtship sounds of three geographical strains of *Drosophila mercatorum*. *Behav. Genet.*, 10 : 361-375.
- JALLON, J.M. & PECHINE, J.M. (1989). — Une autre race chimique de *Drosophila melanogaster* en Afrique. *C.R. Acad. Sci. Paris*, II, 309 : 1551-1556.
- KAWANISHI, M. & WATANABE, T.K. (1980). — Genetic variations of courtship song of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Japan J. Genetics*, 55 : 235-240.
- KYRIACOU, C.P. & HALL J.C. (1982). — The function of courtship song rythms in *Drosophila*. *Anim. Behav.*, 30 : 794-801.

- KYRIACOU, C.P. & HALL, J.C. (1990). — Song rhythms in *Drosophila*. *TREE*, 5 : 125-126.
- LACHAISE, D. (1985). — Le cheminement évolutif des populations ou comment naît une espèce. In : Dorst J. (ed.), « *Histoire des êtres vivants* », Hachette, Paris.
- LACHAISE, D., CARIOU, M.L., DAVID, J.R., LEMEUNIER, F., TSACAS, L. & ASHBURNER, M. (1988). — Historical Biogeography of the *Drosophila melanogaster* species subgroup. *Evolutionary Biology*, 22 : 159-225.
- MAYR, E. (1966). — *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- MEDIONI, J. & MANNING, A. (1988). — Short-term persistence of sexual arousal in *Drosophila melanogaster* males : contrasting behavioural expression in two wild-type strains. *NATO ASI Series*, vol. H 19, in G. Hertting and H.C. Spatz (eds.), *Modulation of Synaptic Transmission and Plasticity in Nervous Systems*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- MEDIONI, J. & MANNING, A. (1987). — Age-related perseveration of the precopulatory behaviour in male *Drosophila melanogaster*. *Experientia*, 44 : 76-79.
- MERREL, D.J. (1950). — Measurement of sexual isolation and selective mating. *Evolution*, 4 : 326-331.
- PATERSON, H.E. (1980). — A comment on « mate recognition systems ». *Evolution*, 34 : 330-331.
- PATERSON, H.E. (1985). — The recognition concept of species. *Transvaal Mus. Monograph.*, 4 : 21-29.
- PETIT, C., KITAGAWA, O. & TAKAMURA, T. (1976). — Mating systems between Japanese and French geographic strains of *Drosophila melanogaster*. *Jap. J. Gent.*, 51 : 99-108.
- VAN DEN BERG, M.J. (1988). — *Assortative mating in Drosophila melanogaster and among three species of the melanogaster subgroup*. Thèse, Rijksuniversiteit Groningen, Netherlands.
- VON SCHILCHER, F. (1976a). — The role of auditory stimuli in the courtship of *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.*, 24 : 18-26.
- VON SCHILCHER, F. (1976b). — The function of pulse song in the courtship of *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.*, 24 : 622-625.
- VOUIDIBIO, J., CAPY, P., DEFAYE, D., PLA, E., SANDRIN, J., CSINK, A. & DAVID, J.R. (1989). — Short-range genetic structure of *Drosophila melanogaster* populations in an Afrotropical urban area and its significance. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 86 : 8442-8446.