L'origine de la parthénogénèse

Autor(en): **Narbel-Hofstetter, Marguerite**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **67 (1958-1961)**

Heft 303

PDF erstellt am: **24.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-275107

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles
N° 303 1961 Vol. 67, Fasc. 7

L'origine de la parthénogénèse[1]

PAR

MARGUERITE NARBEL-HOFSTETTER
Privat-Docent.

Certains phénomènes vitaux sont si répandus dans la nature qu'ils ont pris force de loi. La reproduction bisexuée en est un des exemples les plus connus. Elle existe sous des apparences extrêmement diverses, mais cache une constance immuable. De l'éponge au mammifère, nous retrouvons dans toutes les espèces les deux mêmes éléments essentiels, l'œuf et le spermatozoïde, et le même phénomène fondamental, la fécondation.

La fécondation, phénomène complexe, se déroule généralement comme suit :

Le spermatozoïde pénètre dans l'œuf, et ce faisant, le tire de l'inertie dans laquelle il est plongé. Il lui permet d'effectuer ou de terminer sa maturation, c'est-à-dire d'éliminer, au cours de deux divisions, une partie de ses chromosomes. L'œuf ne retient ainsi que la moitié de son héritage maternel. On dit que le spermatozoïde active l'œuf. Puis les chromosomes contenus dans le noyau du spermatozoïde et ceux de l'œuf se réunissent pour ne former qu'un seul noyau, qu'on appelle amphimictique. Les héritages paternels et maternels sont réunis, le nombre chromosomique de l'espèce rétabli et c'est à partir de ce noyau que va se développer l'embryon. La fécondation de l'œuf se décompose donc en deux phénomènes principaux : l'activation et l'amphimixie.

Qu'une femelle puisse produire une descendance viable sans l'aide d'un mâle, c'est-à-dire qu'un œuf arrive à se développer en embryon, en larve puis en adulte normal sans avoir été fécondé, voilà un événement qui étonne, qui effraie, qui scandalise ou qui enthousiasme, voilà une dérogation flagrante à l'une des lois les plus générales de la nature. Et c'est pourtant un fait bien établi. La parthénogénèse — ou développement d'un œuf non fécondé — est une forme de reproduction que l'on a pu mettre en évidence chez de nombreuses espèces animales et surtout végétales. Elle peut être accidentelle et fugace, elle peut apparaître comme une solution de

[1] Leçon inaugurale prononcée à l'Université de Lausanne, le 23 juin 1960.

fortune en l'absence d'un mâle, elle peut alterner ou coexister avec la reproduction bisexuée, elle peut enfin s'installer définitivement chez certaines espèces dont elle devient l'unique mode de reproduction.

Les éleveurs et les naturalistes ont signalé les premiers la parthénogénèse, les zoologistes ont observé ses manifestations, les cytologistes ont scruté ses mécanismes, les biochimistes ont tenté d'analyser les conditions qui la favorisent, les biologistes ont réussi à la produire expérimentalement, les généticiens se sont inquiétés de ses conséquences et les théoriciens ont médité sur son évolution. Malgré tous ces efforts, nos connaissances sont encore insuffisantes et nos possibilités de généralisation réduites. Nous ne connaissons probablement qu'une faible proportion des cas de parthénogénèse. Ceux-ci se présentent sous des aspects multiformes et dans les groupes animaux les plus divers. Il est difficile de comparer les œufs des étoiles de mer à ceux des abeilles, ceux des cochenilles à ceux des lapines. De plus, comme dans tous les domaines de la science, les chercheurs s'attardent souvent sur le détail d'un cas précis, passant à côté de la découverte d'un phénomène plus important. Leur formation et leur tempérament les entraînent à des profondeurs diverses. Pendant les soixante-dix ans au cours desquels les principaux travaux ont été effectués, les moyens matériels et les techniques ont évolué, aussi bien que les idées, les centres d'intérêts et le sens des recherches. Nous ne disposons donc que de connaissances fragmentaires et de valeur inégale sur un ensemble de faits particulièrement hétérogène.

Parmi les nombreuses questions que pose l'existence de la parthénogénèse, celle de son origine est une des plus intéressantes et des plus complexes. Il n'y a guère de travail sur un cas de parthénogénèse qui ne se termine par une hypothèse sur son origine. En revanche, il n'existe pas de travail d'ensemble sur le sujet, vraisemblablement à cause de sa diversité et de l'insuffisance des documents dont nous disposons. Je ne prétends pas combler ici cette lacune, ce qui serait prétentieux et prématuré, mais bien essayer de situer le problème et indiquer par quelles voies on peut l'aborder.

Un premier fait est absolument certain : une espèce parthénogénétique dérive toujours d'une autre espèce, bisexuée. Dès l'instant où elles divergent, les deux formes poursuivent indépendamment leur évolution et se différencient progressivement. Leur parenté, proche ou lointaine, se manifeste dans tous les domaines. Par exemple sur le plan anatomique, les femelles des deux espèces sont encore identiques ou bien elles présentent quelques différences qui permettent de les distinguer l'une de l'autre. Sur le plan physiologique, les femelles parthénogénétiques attirent les mâles de l'espèce bisexuée

ou ne les attirent pas, l'accouplement est possible ou ne l'est pas, il est spontané ou non. S'il a lieu enfin, il donne naissance à une descendance normale ou à une descendance monstrueuse. Sur les plans géographique et écologique, les deux espèces coexistent dans la même région ou bien elles occupent des territoires plus ou moins éloignés, dont les ressources différentes correspondent aux exigences différentes qu'ont acquises les deux espèces. Sur le plan cytologique, l'œuf effectue sa maturation comme un œuf normal ou pas. La fusion avec le spermatozoïde est possible ou ne l'est plus, du fait de l'établissement de nouveaux processus chromosomiques.

Il faut examiner ces divers témoignages avec un esprit très critique, le sens des nuances et la connaissance des conditions d'évolution particulières à chaque groupe. Ils permettent alors, non pas de dater l'apparition de l'espèce parthénogénétique, mais d'estimer si l'on a affaire à une forme récente ou pas. Et les formes les plus récentes, ainsi que leurs congénères bisexuées, auront droit à toute notre attention, car elles nous permettront peut-être d'observer, de surprendre l'origine du phénomène. J'en donnerai quelques exemples plus tard.

Nous savons donc où la parthénogénèse prend naissance. Il s'agit maintenant d'établir comment. En d'autres termes, quels sont les changements qui se produisent dans la femelle et dans l'œuf de l'espèce bisexuée ? J'examinerai successivement ces deux points, le premier très brièvement, puis nous chercherons quelle peut être l'origine de ces transformations.

Quels sont les changements qui se produisent dans la femelle pour qu'elle passe d'un mode de reproduction à l'autre ?

Dans la plupart des cas, chez les insectes par exemple, la femelle parthénogénétique ne se distingue de la femelle bisexuée que par un point de son comportement : la ponte immédiate. Chez la femelle bisexuée nous avons une chaîne d'actes instinctifs qui se déclenchent les uns les autres : l'éclosion de la femelle, l'attente du mâle, l'accouplement et la ponte. Chez la femelle parthénogénétique, il y a court-circuit : l'éclosion doit déclencher immédiatement la ponte. Donc au point de vue physiologique et psychologique, l'apparition de la parthénogénèse est généralement liée à une modification de l'instinct. Celle-ci est toutefois moins essentielle qu'il n'y paraît, elle n'est indispensable que chez les animaux à fécondation interne.

La deuxième question est la suivante : *Quels sont les changements qui se produisent dans l'œuf pour qu'il se développe sans fécondation, c'est-à-dire sans activation et sans apport chromosomique paternel ?*

L'activation de l'œuf parthénogénétique est un domaine encore mystérieux. On l'approche, faute de mieux, par deux voies détour-

nées, soit par l'étude biochimique de l'activation naturelle et par celle de la parthénogénèse expérimentale.

La nature de l'activation naturelle est — elle aussi — très discutée. Rappelons les faits. A la fin de l'ovogénèse, l'œuf subit un arrêt dans son développement. Le blocage est impératif et ne sera supprimé qu'à l'entrée du spermatozoïde. En quelques instants cette dernière provoque un bouleversement dans le cytoplasme, bouleversement dû à des modifications importantes du métabolisme, de la perméabilité, du pH, de la viscosité et de la solubilité des protéines en particulier. Cette propriété stimulatrice du spermatozoïde est indépendante de son contenu chromosomique (des spermatozoïdes irradiés sont aussi efficaces) et le renouveau d'activité de l'œuf ne dépend pas plus de son noyau (des ovules anucléés le manifestent également). Il s'agit donc clairement d'une réaction du cytoplasme ovulaire. Quelle est exactement son origine ? On admet généralement aujourd'hui que le spermatozoïde apporte au cytoplasme une enzyme dont il était privé, ou qu'il provoque la formation de cette enzyme dans le cytoplasme.

L'étude de la parthénogénèse expérimentale permet de préciser ce dernier point. Elle a montré que le spermatozoïde peut être remplacé, en ce qui concerne l'activation, par une multitude d'agents physiques, chimiques et biologiques. Peacock en 1952 s'amuse à en dénombrer 371, pour lesquels on chercherait vainement un dénominateur commun : piqûre, brassage, secouage, acides forts, jus d'oignon et salive humaine ! Tous sont capables de susciter les mêmes réactions du cytoplasme ovulaire, vraisemblablement la formation de la même substance enzymatique.

Dans l'œuf naturellement parthénogénétique enfin, on ne trouve pas d'agent stimulateur. L'activation est vraisemblablement supprimée. En d'autres termes, l'œuf parthénogénétique doit contenir la substance qui fait défaut à l'œuf normal, ou être privé de celle qui l'inhibe. Quelles sont ces substances, sont-elles spécifiques ou non ? La biochimie nous le dira sans doute un jour. Admettons pour l'instant que l'établissement de la parthénogénèse se ramène, en ce qui concerne l'activation, à l'acquisition ou la perte d'un constituant chimique, encore inconnu, du cytoplasme ovulaire.

Les processus permettant à l'œuf parthénogénétique de se passer de l'apport chromosomique paternel nous sont beaucoup mieux connus. On peut les grouper en deux catégories. Dans la première, la parthénogénèse facultative arrhénotoque, l'œuf non fécondé se développe avec le nombre réduit de chromosomes, le nombre haploïde, et donne un adulte qui est toujours un mâle. C'est le cas fameux de l'abeille, et de bien d'autres chez qui, on le sait, les œufs fécondés donnent des femelles et les œufs non fécondés des mâles.

L'œuf se développe donc avec un seul lot de chromosomes maternels sans que rien paraisse remplacer l'amphimixie, l'apport paternel. Le phénomène est troublant, il est très difficile à expliquer et son analyse nous entraînerait trop loin.

Je passe donc à la deuxième catégorie qui est de loin la plus vaste. Elle comprend tous les cas de parthénogénèse thélytoque, c'est-à-dire de parthénogénèse à descendance uniquement femelle. Ici le développement de l'œuf en individu normal est assuré dans la mesure où le nombre chromosomique diploïde ou polyploïde de l'espèce est rétabli ou maintenu. L'héritage paternel est donc remplacé par un second héritage maternel. Pour arriver à ce résultat, pour rétablir ou maintenir le nombre normal des chromosomes, la nature déploie un magnifique éventail de possibilités cytologiques : fusions de noyaux ou de fuseaux, mitoses avortées, endomitoses, fissurations précoces des chromosomes, conjugaisons et déconjugaisons, attractions insolites et répulsions tenaces. Une série de bizarreries qu'on essaie d'expliquer par la dissociation des activités des centromères et des chromosomes, des chromosomes et des fuseaux, des centrosomes et des noyaux, ou des noyaux et du cytoplasme. Une série d'anomalies qui en viennent à se produire régulièrement, qui s'intègrent dans la formation d'un individu harmonieux et qui assurent l'existence d'une espèce nouvelle. C'est donc grâce à l'un ou l'autre de ces mécanismes que l'œuf parthénogénétique maintient son nombre chromosomique et par là son équilibre génétique.

Chaque espèce parthénogénétique s'en tient-elle à un mécanisme donné tout au long de son évolution ou passe-t-elle de l'un à l'autre ? C'est une question qui paraît accessoire mais qu'il vaut la peine de discuter, car la réponse qu'on lui donne touche à l'origine de la parthénogénèse.

La plupart des auteurs et parmi eux des savants aussi connus que Vandel (1931) et Whiting (1945) estiment que la parthénogénèse a dû s'établir en passant par une série d'étapes : parthénogénèse rudimentaire, occasionnelle, facultative et enfin constante. En langage cytologique, ces étapes sont les suivantes :

1) L'œuf ayant achevé ses divisions de maturation, commence à se diviser avec le nombre haploïde, mais meurt au bout de peu de temps (*Tenebrio* Frederickse 1924).

2) L'œuf, après quelques divisions haploïdes, devient le théâtre de fusions nucléaires ou d'endomitoses qui rétablissent le nombre diploïde. L'embryon se développe à partir des noyaux diploïdes. Ces phénomènes automictiques deviennent de plus en plus précoces (*Haploembia* Stefani 1956, *Clitumnus* Bergerard 1958, *Solenobia* Seiler et Gessner 1950). Chez certaines espèces, ils ont lieu juste après les divisions de maturation (*Lecanium* Thomsen 1927, *Artemia*

ARTOM 1906), puis au cours des divisions de maturation, empêchant la réduction du nombre chromosomique (*Nemeritis* SPEICHER 1936, *Apterona* NARBEL 1946, *Luffia* NARBEL-HOFSTETTER 1954, 1955).

3) Enfin la préméiose ou prophase méiotique est perturbée de telle façon qu'elle devient inopérante : c'est la déconjugaison diacinétique des bivalents, ou la suppression progressive des phénomènes d'appariement, (*Pycnoscelus* MATTHEY 1945 et *Saga* MATTHEY 1941). Non seulement la réduction chromatique ne se produit plus, mais le crossing-over disparaît.

4) Accessoirement, la polyploïdie peut apparaître dans une espèce et ajouter ses particularités génétiques à celles des divers processus de régulation.

Parcourant cette série d'étapes, nous voyons donc l'enchaînement des phénomènes normaux se défaire progressivement, pour conduire de proche en proche à une solution à la fois plus simple et plus éloignée de la fécondation. L'ovogénèse perd peu à peu les processus raffinés qui assuraient la ségrégation des caractères héréditaires et partant certaines possibilités d'adaptation. Le développement tend à prendre le caractère d'un bourgeonnement et la fille devient une réplique de la mère.

Cette hypothèse évolutive, qui nous éloigne pas à pas de la reproduction bisexuée, est très séduisante. Elle se vérifie chez certaines espèces, *Lecanium* par exemple, dont la race bisexuée présente une parthénogénèse facultative méiotique, donc primitive, tandis que la race parthénogénétique stabilisée a une ovogénèse améiotique, donc évoluée. L'étude d'autres groupes d'espèces parthénogénétiques, *Artemia* par exemple est moins convaincante.

D'une façon plus générale on peut faire à cette hypothèse l'objection suivante : les étapes de ce long chemin évolutif exigent de l'organisme qui les parcourt des performances très variées, trop variées peut-être. L'œuf d'une espèce donnée doit manifester successivement des tendances à l'automixie, à la déconjugaison et à l'asynapsis, pour ne citer que ces trois moments. N'est-ce pas trop d'anomalies différentes pour un même organisme ? Peut-on sérieusement imaginer qu'une espèce comme la blatte *Pycnoscelus* ait passé par toutes ces étapes avant d'arriver au mécanisme améiotique que lui assure l'anticipation centromérique ?

Il me paraît raisonnable de supposer que chaque espèce bisexuée possède, dans la succession des mécanismes assurant sa reproduction, des points faibles, des processus moins rigidement déterminés que d'autres, et que la rupture de l'un de ces points faibles entraîne celle de l'enchaînement des processus normaux, et éventuellement l'établissement d'un nouveau mode de régulation chromosomique. Un édifice ne s'écroule pas toujours pierre par pierre, du haut en

bas, mais un projectile bien dirigé l'atteignant à mi-hauteur peut provoquer la chute des étages supérieurs.

Ce point faible, c'est-à-dire la particularité cytologique dont dépend le rétablissement du nombre chrosomique, existe donc avant l'apparition de la parthénogénèse dans beaucoup d'espèces bisexuées. On sait par exemple que chez tous les papillons, des fusions de noyaux, probablement sans importance aucune pour l'embryon, sont assez fréquentes. Or chez les papillons parthénogénétiques la régulation dépend de fusions nucléaires bien placées. Les Turbellariés manifestent au cours des divisions somatiques une certaine faiblesse du mécanisme anaphasique. La régulation parthénogénétique dans ce groupe est due à l'échec d'une anaphase ovogoniale. Le mécanisme assurant la parthénogénèse est donc souvent l'exagération, l'accomplissement d'une tendance cytologique préexistante et ce mécanisme n'est pas toujours celui que l'on voit réalisé dans les cas de parthénogénèse rudimentaire.

Quoi qu'il en soit, il y a apparition une fois ou l'autre d'un mécanisme régulateur, soit du type dit primitif, soit d'un type plus évolué.

Nous venons de voir que l'acquisition de la parthénogénèse résulte de transformations qui doivent se produire dans la composition chimique du cytoplasme ovulaire d'une part, sur les mécanismes chromosomiques, fusoriels ou nucléaires de l'œuf d'autre part, et accessoirement sur le comportement de la femelle. *Quelle est l'origine de ces transformations,* en d'autres termes *que se passe-t-il dans une espèce bisexuée pour qu'elle devienne parthénogénétique ?* C'est la troisième question posée au début de cet exposé.

Comme dans tout problème d'évolution, nous nous trouvons en présence de deux ordres de facteurs : le milieu et l'hérédité, plus précisément nous avons à compter avec des modifications du milieu ou des modifications du patrimoine héréditaire.

On sait que l'action du milieu peut déclancher un développement parthénogénétique. L'exemple de la lapine (Pincus 1939) est particulièrement frappant : Un choc thermique sur la trompe dans laquelle se trouve l'ovule active celui-ci, de plus il provoque l'échec de la deuxième division de maturation, donc la régulation du nombre chromosomique. On a obtenu de jeunes lapines d'origine parthénogénétique, mais jamais de souche parthénogénétique. Le mécanisme n'est pas acquis. Il n'est pas impossible qu'il existe des espèces parthénogénétiques dont l'origine soit à chercher dans un quelconque changement de milieu, mais on n'en a aucune preuve. Ce qui est beaucoup plus certain, c'est que le milieu joue un rôle déterminant comme facteur de sélection : Après l'apparition d'une race parthénogénétique, un changement de climat, de température, d'in-

solation, peut favoriser la nouvelle race par rapport à l'ancienne et lui permettre de se multiplier plus rapidement ou de coloniser de nouveaux territoires. Le milieu apparaît donc comme agent de sélection mais non pas de création d'une espèce parthénogénétique.

Il faut alors ramener l'apparition d'un nouveau mode de reproduction, l'établissement de la parthénogénèse, à un changement dans le patrimoine héréditaire de l'espèce, une mutation, qui provoque par ricochet les modifications de chimie cytoplasmique et de mécanique chromosomique que nous avons vus. Ces modifications sont complexes, il est donc probable qu'un grand nombre de mutations sera nécessaire pour aboutir à la parthénogénèse. Les mutations, on le sait, se produisent au hasard, sans ordre ni raison. Elles portent sur tous les systèmes et toutes les fonctions de l'animal. Seules nous intéressent ici celles qui atteignent le mécanisme de l'ovogénèse et de la reproduction. Parmi celles-ci, beaucoup ne provoquent que des perturbations insignifiantes de la méiose ou de la segmentation. elles n'apparaissent même pas. D'autres lèsent si gravement l'œuf ou l'embryon qu'elles en entraînent la mort, elles n'ont pas de rôle créateur. Mais sur un nombre fabuleux de modifications minimes et d'échecs, il y a parfois un succès : une heureuse combinaison chimique, une intéressante modification de la méiose. La conjonction de quelques succès crée un nouveau mécanisme viable et par là une parthénogénèse héréditaire. Si l'on s'étonne de la somme des hasards nécessaires à l'élaboration d'un mode de régulation satisfaisant, que l'on fasse le recensement des cas de parthénogénèse : leur nombre est insignifiant à côté de celui des espèces normales. Et l'on ne s'étonnera pas de les voir apparaître précisément dans les groupes animaux qui d'une façon générale présentent une haute fréquence de mutations, c'est-à-dire qui manifestent une importante variabilité et portent les traces d'une longue histoire évolutive. C'est le cas par exemple des Cécidomyides, des Coccides, des Phasmides et des Psychides.

Les mutations ne sont peut-être pas les seules modifications du patrimoine héréditaire responsables de l'apparition de la parthénogénèse. Les travaux de Gustafsson et d'Ernst ont montré que chez les plantes, l'hybridation de deux espèces peut fournir la conjonction de gènes nécessaire au développement parthénogénétique. Ces gènes ont été identifiés et les espèces végétales hybrides et apogamiques, c'est-à-dire parthénogénétiques, sont nombreuses et bien connues. Chez les animaux, la parthénogénèse par hybridation est rare sinon inexistante. On en a signalé un cas chez les papillons, mais il s'agissait de l'hybride de deux espèces présentant déjà l'une et l'autre une forte tendance à la parthénogénèse. La gonomérie des Curculionides (Suomalainen 1940) en est peut-être une trace plus sérieuse.

Enfin WHITING (1945) fait intervenir l'hybridation d'espèces pour expliquer l'origine de la parthénogénèse arrhénotoque haploïde des Hyménoptères. Il suppose l'enchaînement de faits suivant : Une espèce bisexuée donne naissance à une espèce parthénogénétique thélytoque. Les deux espèces divergent, elles se différencient peu à peu, acquérant par mutation des allèles nouveaux. Le croisement d'un mâle de l'espèce bisexuée avec une femelle parthénogénétique donne des hybrides. Une série de croisements successifs de ces hybrides avec les mâles de la première espèce multiplie les possibilités de recombinaison génétique et permet éventuellement la formation de nouveaux types de parthénogénèse. Si intéressante qu'elle soit, cette hypothèse ne s'applique qu'à un nombre très restreint d'espèces.

En général donc la parthénogénèse animale n'est pas due à l'hybridation. Les mutations restent, dans ce cas particulier, comme dans le cas plus général de l'origine des espèces, le matériau principal de l'évolution.

Il est facile de montrer qu'un grand nombre de mutations sont nécessaires pour établir la parthénogénèse et qu'on trouve des espèces bisexuées qui présentent quelques éléments de parthénogénèse. Qu'elles finissent ou non par devenir parthénogénétiques, elles permettent en quelque sorte l'analyse fractionnée du phénomène. Par exemple l'une des deux particularités essentielles de la parthénogénèse, activation ou régulation, peut être acquise sans que l'autre le soit : les œufs du ver de la farine et de la plupart des papillons qui commencent à se développer avec le nombre haploïde de chromosomes, et qui meurent après quelques heures, nous montrent que chez eux l'activation n'est plus nécessaire, mais que la régulation manque encore. C'est le cas très répandu de la parthénogénèse rudimentaire. D'autres œufs, à qui l'activation du spermatozoïde est indispensable se développent ensuite selon un procédé rigoureusement parthénogénétique. La régulation est acquise, le spermatozoïde, dont l'apport chromosomique n'est plus nécessaire, ne participe pas à la formation de l'embryon. C'est le cas plus rare de la pseudogamie. On la connaît des Nématodes (HERTWIG 1920), des Annélides (OMODEO 1951-1956), des Turbellariés (BENAZZI, 1950), d'un Coléoptère (SANDERSON 1960) et d'un Lépidoptère (NARBEL-HOFSTETTER 1955). Ces dernières années ont vu paraître une série de travaux sur ces états naissants de la parthénogénèse. En voici quelques exemples :

Chez le Psychide *Solenobia,* SEILER (1959, 1960) s'est attaché à l'étude des stades intermédiaires entre les deux modes de reproduction. Dans les stations où les races bisexuée et parthénogénétique se trouvent à proximité l'une de l'autre, les femelles parthénogénétiques ont un comportement encore indécis. Elles attendent visiblement le passage du mâle et ne se résignent à pondre leurs œufs

qu'après quelques heures. Là où la race parthénogénétique est seule, donc vraisemblablement plus ancienne, la femelle à peine éclose se met à pondre. La proportion des œufs qui ne se développent pas, chez ces deux types de femelles est aussi différente. Donc le comportement et la régulation sont des éléments de parthénogénèse qui s'acquièrent très progressivement et indépendamment les uns des autres. Les différentes souches parthénogénétiques les possèdent à différents degrés. Sur le plan cytologique, l'ambivalence des œufs et l'établissement progressif d'une régulation stable sont particulièrement typiques. Dans les œufs bisexués vierges ou fécondés, aussi bien que dans les œufs parthénogénétiques normaux ou fécondés, SEILER observe plusieurs modes de régulation, parfois simultanés. L'œuf de *Solenobia*, dans certaines populations du moins, est un véritable champ de bataille dont les noyaux amphimictiques et automictiques paraissent se disputer la possession. A un moment donné toutes les solutions sont possibles, puis une nouvelle mutation, agissant vraisemblablement sur le cytoplasme, entraîne la victoire de l'automixie et l'établissement de la parthénogénèse constante. Dans un cas comme celui-ci, nous voyons littéralement s'élever dans l'œuf les barrières génétiques qui sépareront les deux espèces.

Chez *Luffia*, autre Psychide dont je m'occupe depuis une dizaine d'années, nous sommes aussi en présence d'un genre en pleine évolution. Nous en connaissons trois formes, une bisexuée, une parthénogénétique et une pseudogamique (NARBEL-HOFSTETTER, 1954, 1955). Les œufs pseudogamiques ont un mécanisme de régulation parthénogénétique, mais ils doivent être activés par le spermatozoïde. Cette forme a donc une hérédité strictement maternelle et une descendance uniquement femelle. Semblable, aux points de vue cytologique et génétique, à la forme parthénogénétique, elle dépend encore de la forme bisexuée puisqu'elle lui emprunte ses mâles.

On admet généralement que la pseudogamie est une étape sur le chemin de la parthénogénèse, un pont jeté par la nature entre les deux modes de reproduction (BRACHET). On peut y voir aussi un échec dans la création de l'espèce parthénogénétique, une mutation malheureuse sans grand avenir évolutif. Dans le cas de *Luffia*, je serais tentée de conclure dans ce dernier sens. Plusieurs faits semblent indiquer que le cytoplasme de l'œuf pseudogamique n'est pas un milieu très favorable à la vie et la multiplication des noyaux. Par exemple le spermatozoïde y dégénère en deux ou trois heures, alors qu'il survit quinze à vingt heures dans l'œuf bisexué et même dans l'œuf parthénogénétique. D'autre part si l'on empêche la femelle de pondre, imposant aux œufs l'épreuve de la surmaturation, ceux-ci présentent bientôt une prolifération anormale du cytoplasme, incompatible avec la segmentation. Quoi qu'il en soit, l'existence de

la pseudogamie est intéressante comme indice de la variabilité de l'espèce et, si j'ose dire, comme variation sur le thème de la parthénogénèse.

Le polyphylétisme, c'est-à-dire l'origine multiple de la reproduction parthénogénétique est encore plus marqué chez *Luffia* que chez *Solenobia*. En France, les populations bisexuées sont localisées à des stations très précises, dont elles ne s'écartent pas. Entre ces stations, des espaces de plusieurs kilomètres. Or on trouve parfois à quelques mètres de la population bisexuée une population pseudogamique et bien souvent, un peu plus loin, une population parthénogénétique. Ce n'est pas une coïncidence, chaque population bisexuée donne vraisemblablement naissance aux deux formes, elle l'a fait autrefois et le fait aujourd'hui. Une population peut être bisexuée normale en 1947 et largement pseudogamique en 1951. De plus, dans l'espace d'une centaine de mètres carrés, on voit la forme bisexuée se cantonner aux rochers ensoleillés et les deux autres formes se fixer aux arbres humides. Changeons d'échelle : en Italie, les *Luffia* sont seulement bisexuées, en Angleterre exclusivement parthénogénétiques. Nous voyons donc apparaître chez *Luffia* les racines de la parthénogénèse géographique.

Chez les Embioptères, Stefani (1959) met en évidence d'autres étapes entre la reproduction bisexuée et la parthénogénèse et décrit les modalités de la parthénogénèse rudimentaire. Dans certains œufs non fécondés d'une espèce normalement bisexuée, il observe un début de segmentation anarchique caractérisé par la présence de noyaux haploïdes et polyploïdes. Il y a donc une tendance à la régulation, mais l'œuf, chargé d'un matériel nucléaire très hétérogène meurt rapidement. Dans les œufs d'une autre espèce, succédant à une phase anarchique, un ordre normal finit par s'établir. Seuls les noyaux diploïdes gagnent la périphérie pour y former l'embryon et les autres dégénèrent. La viabilité de l'embryon parthénogénétique paraît dépendre de l'acquisition par le cytoplasme d'une propriété qui lui permet de sélectionner les noyaux normaux.

Chez le Phasmide *Clitumnus*, Bergerard fait des observations très comparables à celles de Stefani. Comparant la chronologie du développement des œufs parthénogénétiques et bisexués, il relève la lenteur du développement parthénogénétique. Et il décrit également une période de segmentation anarchique précédant la gastrulation, puis la victoire des souches diploïdes, qui seule permet la suite de l'embryogénèse.

Ces quelques exemples mettent bien en évidence les difficultés du passage d'un mode de reproduction à l'autre et les chemins variés que suivent les différentes formes animales pour y arriver. L'établissement durable de la reproduction parthénogénétique dans

une espèce, et par là la création d'une nouvelle espèce, est un phénomène extrêmement complexe et aléatoire. Il est soumis à des exigences très précises : une modification particulière du cytoplasme ovulaire et une perturbation du mécanisme chromosomique susceptible d'assurer la régulation de l'œuf en même temps qu'un équilibre génétique satisfaisant. Sa réalisation ne peut être qu'exceptionnelle. Une espèce parthénogénétique créée par le hasard des mutations, modelée par les rigueurs des climats et éprouvée par un système génétique souvent déficient, est une performance de la nature qui mérite tout notre intérêt.

Bibliographie.

Pour la plupart des travaux cités antérieurs à 1954, le lecteur est prié de consulter la bibliographie des deux ouvrages suivants :

Vandel A. — La parthénogénèse. Paris. Doin. 1931.

White M. J. D. — Animal cytology and evolution. Cambridge. University press, 1954.

* * *

Bergerard J. — Etude de la parthénogénèse facultative de *Clitumnus extradentatus* Br. (Phasmidae). *Bull. biol. de France et de Belgique 92,* 87-182, 1958.

Narbel-Hofstetter M. — La cytologie de la parthénogénèse chez *Luffia ferchaultella* Steph. (Lépid. Psychide). *Rev. suisse Zool. 61,* 416-419, 1954. — La pseudogamie chez *Luffia lapidella* Goeze (Lépid. Psychide). *Rev. suisse Zool. 62,* 224-229, 1955. — Thélytoquie et pseudogamie chez *Luffia* (Lépid. Psychide). *Arch. Julius Klaus-Stiftung für Vererb., Sozialanthropologie u. Rassenhygiene 33,* 469-474, 1957.

Pincus G. — The comparative behaviour of mammalian eggs *in vivo* and *in vitro* I. The development of fertilized and artificially activated rabbit eggs. *J. exp. Zool. 82,* 85-130, 1939.

Sanderson A. R. — The cytology of a diploid bisexual spider beetle, « *Ptinus clavipes* » Panzer and its triploid gynogenetic form «*mobilis*» Moore. *Proc. R. Soc. Edinburgh* B *97,* 333-350, 1960.

Seiler J. — Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidoptera, Psychidae). — I. Die Zytologie der bisexuellen *S. triquetrella,* ihr Verhalten und ihr Sexualverhältnis. *Chromosoma* (Berl.) *10,* 73-114, 1959. II. Analyse der diploid parthenogenetischen *S. triquetrella.* Verhalten, Aufzuchtresultate und Zytologie. *Chromosoma* (Berl.) *11,* 29-102, 1960.

Seiler J. u. Gessner B. — Die automiktischen Vorgänge im Ei der tetraploid parthenogenetischen *Solenobia triquetrella* F. R. (Psychidae, Lepid.) *Chromosoma* (Berl.) *4,* 91-107, 1950.

Stefani R. — Il problema della partenogenesi in « *Haploembia solieri* » Ramb. (Embioptera-Oligotomidae). *Atti Acad. Naz. Lincei 5,* 127-201, 1956. — I fenomeni cariologici nella segmentazione dell'uovo ed i loro rapporti con la partenogenesi rudimentale ed accidentale negli Embiotteri. *Caryologia 12,* 1-70, 1959.

Manuscrit reçu le 2 décembre 1960.

ERATĂ

Pag.	Rîndul	În loc de:	Se va citi:	Din vina:
Soumaire pag. 3	18	dimenthylique	dimèthylique	Autorului
„	23	chamote	chamotte	„
„	33	sistèm	système	„
65	9 de jos	potenţional	potenţial	„
89	11 de jos	au ajutorul	cu ajutorul	„
94	22 de jos	exprmiare	exprimare	„
97	9 de sus	amic	mic	„
110	5 de sus	σ_{10-30} kgf/mm	σ_{10-30} kgf/mm²	„
110	4 de jos	σ_{5-10}	σ_{5-30}	„
111	1 de sus (Tab. 4)	kgf/mm²	σ_{5-30} kgf/mm²	„
112	2 de sus (Tab. 5)	kgf/mm²	σ kgf/mm²	„
137	9	caractéristique	caractéristiques	„
169	9 de jos	continuu	continu	„
197	2 de jos	$s_\delta =$	$S_\delta =$	„
199	12 de jos	синтезирования	симметризации	„
233	2 de jos	сомоставления	сопоставления	„
248	13	fleèche	flèche	„
341	14 de sus	acetaldehică	acetaldehidă	„
368	9	ajontant	ajoutant	„
392	19 de sus	A. Scleicher	A. Schleicher	„
394	9	à èlectrodes	aux électrodes	„
394	8	de électrogravimétrie	d'électrogravimétrie	„
394	7 de jos	Gelosco	Geloso	Tipografiei
399	2	sistème	système	Autorului
„	6	sistème	système	„
„	7	des bons	de bons	„
„	7	rezultats	résultats	„
„	9	compozition	composition	„

În Tom 4 (18) 1959, articolul tov. prof. O. E. Gheorghiu: Asupra unor sisteme de ecuaţii funcţionale matriciale, p. 13 rîndul 11 de sus în loc de „un singur argument" se va citi „un singur argument real şi pozitiv".