RECHERCHES SUR LA PARTHÉNOGENÈSE THÉLYTOQUE DE DEUX ESPÈCES D'ACARIENS ORIBATES : *TRHYPOCHTHONIUS TECTORUM* (BERLESE) ET *PLATYNOTHRUS PELTIFER* (KOCH). III. ÉTUDE ANATOMIQUE, HISTOLOGIQUE ET CYTOLOGIQUE DES FEMELLES PARTHÉNOGÉNÉTIQUES.

2eme PARTIE [1]

PAR Georges TABERLY *

OOGENÈSE
MITOSE
RÉGULATION
CHROMOSOMIQUE
MIXOCINÈSE
VERTITIONS

RÉSUMÉ : La deuxième partie de cette étude des femelles parthénogénétiques est essentiellement consacrée au déroulement de l'oogenèse. Les mitoses oogoniales (avec le nombre diploïde de chromosomes) se produisent chez les premières stases immatures (larve, protonymphe et surtout deutonymphe). Les stades préméïotiques apparaissent dès la deutonymphe ; ils se poursuivent et s'achèvent chez la tritonymphe. Les divisions de maturation ont lieu chez l'adulte et sont suivies des divisions de segmentation conduisant à l'édification complète (*T. tectorum*) ou inachevée (*P. peltifer*) d'une prélarve qui est expulsée en même temps que l'œuf. La régulation chromosomique résulte de la fusion des lots anaphasiques haploïdes de la deuxième division de maturation (mixocinèse) qui s'effectue au centre même de l'oocyte. Les conséquences génétiques ont été analysées. Elles impliquent la possibilité d'un remaniement du patrimoine génétique. Elles ont été confirmées par l'apparition, dans les élevages de *T. tectorum*, d'une mutation affectant la couleur des téguments. Elles éclairent en outre, d'un jour nouveau, le phénomène des vertitions mis en évidence par GRANDJEAN.

OOGENESIS
MITOSIS
CHROMOSOMIC
REGULATION
MIXOCINESIS
VERTITIONS

SUMMARY : The second part of this study of parthenogenetic females is essentially devoted to the oogenesis. Oogonial divisions (with a diploid chromosome number) occur in the first immature stases (larva, protonymph and especially deutonymph). Premeiotic stages appear during the deutonymphal stase and are achieved during the tritonymphal stase. Maturation divisions take place in the adult ; they are followed by segmentation divisions which lead to the formation of an entire (*T. tectorum*) or an unfinished (*P. peltifer*) prelarva enclosed in the egg. Diploidy is the result of the fusion of the two haploid anaphasic sets of chromosomes formed at the second maturation division (mixocinèse) which takes place in the middle of the oocyte. Genetical consequences are analysed. The rearrangement of the genetical material can occur. This fact is confirmed by a mutation concerning teguments colour which appeared in one of the cultures of *T. tectorum*. Some of the vertitions studied by GRANDJEAN can be explained by the mechanism described.

*. Laboratoire de Biologie Générale, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France.

1. Pour la première partie de cette étude, voir : Acarologia, **28** (3) : 285-293.

II. — OOGENÈSE — CYTOLOGIE DE LA PARTHÉNOGENÈSE

Au cours de son étude cytologique de l'oogenèse chez *Xenillus tegeocranus*, étude effectuée uniquement sur des adultes, WARREN (1947) rend compte de l'existence de processus assez aberrants. Je ne citerai que les plus frappants d'entre eux. Ainsi, WARREN, n'ayant noté aucune mitose au niveau de l'ovaire, conclut, en ce qui concerne les oogonies : « so far as observed, the multiplication appears to occur by binary fission ». Il rapporte également la présence assez fréquente, chez les gros oocytes, de 2 « karyosomes » et déclare que, dans ce cas : « occasionally the egg then divides by binary fission ». Enfin, sans qu'aucune mention ne soit faite quant à l'existence possible de divisions de maturation, l'auteur relate que les premiers noyaux de segmentation résultent du morcellement, en plusieurs fragments, de la vésicule germinative.

Ce n'est pas la première fois que l'on signale la présence d'amitoses au sein des organes reproducteurs et jusque dans la lignée germinale elle-même. C'est ainsi, pour ne citer que quelques cas que, aux dires de certains auteurs, des divisions amitotiques interviendraient au cours de l'oogenèse de certains Cestodes, Insectes et Copépodes parasites [1].

Les déclarations de WARREN n'avaient donc, au premier abord, aucun caractère par trop insolite si ce n'est l'absence totale de toute division de maturation. Je dois dire cependant qu'au cours des recherches que j'ai effectuées, tant sur les espèces bisexuées que sur les espèces parthénogénétiques, rien ne m'a permis de confirmer une telle manière de concevoir les mécanismes nucléaires de l'oogenèse et de la segmentation.

À la vérité, j'ai assez peu étudié, d'un point de vue cytologique, les femelles des espèces bisexuées d'Oribates. Néanmoins, les quelques observations que j'ai pu faire à leur sujet et chez *Xenillus tegeocranus* en particulier, jointes à la connaissance plus approfondie que j'ai acquise sur les espèces parthénogénétiques, m'inclinent à penser que l'oogenèse s'y déroule d'une manière beaucoup plus normale que ne le laisserait supposer la lecture du travail de WARREN. Tout comme ce dernier, je n'ai jamais rencontré de mitoses parmi les cellules ovariennes de l'adulte. On ne saurait trop s'en étonner si, comme j'ai pu le constater chez *T. tectorum, P. peltifer* et même *Nothrus palustris*, les divisions oogoniales ne s'effectuent qu'au cours des premières stases nymphales de telle sorte que ce ne sont plus des oogonies mais déjà des oocytes de premier ordre qui se présentent chez l'adulte. Je ne nie pas que des divisions amitotiques puissent se produire parmi les oocytes mais je n'en ai jamais décelé. Je pense, toutefois, qu'il conviendrait de ne les considérer que comme des phénomènes de dégénérescence ; par ailleurs, ce que WARREN appelle « karyosome » correspond, en fait, au nucléole qui, pendant la phase de prévitellogenèse, manifeste des affinités tinctoriales basophiles. En revanche, les divisions de maturation existent mais elles s'observent rarement ; j'en ai rencontré au moins une figure incontestable chez *Hermania gibba* et une autre, moins nette, mais qui vraisemblablement s'y rapporte, chez *Xenillus tegeocranus*. Il est souvent nécessaire, pour en obtenir des images, de couper un grand nombre d'individus ; les quelques 30 exemplaires femelles de *X. tegeocranus* examinés par WARREN ne lui en ont probablement livré aucune. Enfin, toutes les figures de divisions que j'ai pu observer dans les œufs en segmentation avaient l'aspect de mitoses typiques.

Quoiqu'il en soit, chez les espèces parthénogénétiques *P. peltifer* et *T. tectorum*, l'oogenèse suit un cours strictement parallèle et, du moins jusqu'aux divisions de maturation, se développe selon le schéma classique. L'étude que j'en ai faite est essentiellement nucléaire et plus particulièrement chromosomique. Les difficultés rencontrées ont été nombreuses : outre celles relatives à la recherche des divisions de maturation et sur lesquelles je reviendrai, elles sont surtout liées à la taille minuscule de certains stades cellulaires (oogonies, jeunes

1. L'amitose dans les cellules animales a fait l'objet d'une importante monographie dûe à BUCHER (1959).

oocytes) et à l'infime petitesse des chromosomes qui atteignent à peine le micron.

J'adopterai, pour la sériation des différentes périodes, la terminologie habituelle en distinguant toutefois, comme le fait RAVEN (1961), 3 phases essentielles dans la croissance de l'oocyte : une première phase caractérisée par l'accomplissement, dans le noyau, des phénomènes préméïotiques, puis une phase dite de prévitellogenèse, marquée par une croissance lente et régulière du cytoplasme tandis que le noyau se gonfle en une vésicule germinative, enfin la phase de vitellogenèse.

La description qui suit a été établie d'après des préparations se rapportant plus précisément à *P. peltifer* mais elle convient aussi pour *T. tectorum*.

1. — Oogonies — Mitoses oogoniales

C'est chez les premières stases immatures (*larves, protonymphes, deutonymphes*) que doivent être recherchées les oogonies.

Chez la larve et la protonymphe, elles constituent, à elles seules, la quasi-totalité de la masse ovarienne : leurs noyaux clairs, arrondis, ont un diamètre d'environ 2 μ 5 ; la chromatine, finement granuleuse et faiblement chromatique, est prise dans la trame d'un léger réseau.

L'ovaire de la deutonymphe, beaucoup plus riche en cellules, est encore formé, le plus souvent et en majeure partie, d'oogonies mais la plupart d'entre elles sont des oogonies de dernière génération : leur noyau, légèrement plus petit que celui des oogonies larvaires ou protonymphales, présente des granulations chromatiniennes plus fortes et plus intensément colorables.

Les divisions oogoniales sont surtout fréquentes chez les deutonymphes et l'on en observe encore chez les deutonymphes pupales. Les figures métaphasiques sont aisément reconnaissables de profil mais l'exiguité de la cellule interdit tout essai de numération chromosomique : on discerne seulement une étroite bande chromatinienne discontinue à l'équateur d'un fuseau acuminé aux deux pôles. Les métaphases vues de face sont elles-mêmes très difficilement déchiffrables : les chromosomes, d'aspect punctiforme, assemblés en une plaque, sont d'une taille si infime et sont si étroitement rapprochés les uns des autres qu'il est à peu près impossible d'en effectuer le dénombrement précis ; dans les cas les plus favorables, je suis parvenu à en compter au moins une quinzaine ; compte-tenu de la valeur du nombre haploïde (n = 9), qui apparaîtra nettement lors des divisions de maturation, leur nombre est visiblement diploïde.

2. — Phénomènes préméïotiques

L'ovaire de la *deutonymphe* n'est pas, comme celui de la larve ou de la protonymphe, exclusivement formé d'oogonies. Ces dernières, qui se reconnaissent à leur noyau aux granulations chromatiniennes éparses, voisinent avec des cellules déjà engagées dans la voie oocytaire et présentant des images nucléaires variées qui traduisent l'existence des premières transformations méïotiques. C'est ainsi que l'on observe des noyaux aux granulations disposées uniquement à la périphérie, d'autres presque entièrement occupés par un réseau chromatinien touffu, à la trame épaisse, d'autres enfin chez qui toute la chromatine se condense et se localise à un pôle, en une sorte de croissant hirsute qui laisse vide le reste de la cavité nucléaire.

Ces figures sont à rapprocher de celles qui ont été données comme représentant les premiers stades de la prophase de la 1ère division de maturation chez de nombreux Invertébrés, Arthropodes notamment.

Leur sériation exacte, de même que leur interprétation, reste toutefois délicate car les noyaux sont de trop petites dimensions pour permettre une analyse précise. Néanmoins, et comparativement à la progression généralement admise (WILSON 1928, RAVEN 1961), on serait tenté de voir, dans la figure aux granulations chromatiniennes périphériques, un stade initial à prochromosomes tel qu'on l'observe par exemple chez de nombreux ordres d'Insectes. À ce stade ferait suite celui où l'on voit les chromosomes se différencier en filaments enchevêtrés et ces derniers enfin se concentreraient à un pôle du noyau pour donner cette figure si fréquemment rencontrée, chez les Insectes en particulier, et que les auteurs ont souvent désignée sous le nom de « synizesis » ou « Knot synizesis ». Elle est inter-

prétée généralement comme représentant le stade zygotène bien que WHITE (1973) l'assimile à un stade « bouquet » condensé, donc un stade leptotène, mais ce dernier auteur admet par ailleurs que ce stade « bouquet » peut se maintenir durant la zygoténie et être encore présent au début de la pachyténie. (Les observations faites sur un matériel favorable, les chromosomes des Orthoptères par exemple, paraissent confirmer cette manière de voir).

En dépit donc du caractère hypothétique de cette filiation, la grande similitude que présentent les images observées avec celles décrites chez de nombreux autres groupes animaux, permet de penser que les phases préparatoires de la méïose se déroulent normalement jusqu'au stade zygotène et probablement même au début du pachytène.

3. — PRÉVITELLOGENÈSE

Les images qui précèdent, révélatrices des premiers processus préméïotiques et encore présentes chez les deutonymphes pupales, ne s'observent plus à partir de la tritonymphe.

Dans l'ovaire de la *tritonymphe*, ovaire qui a déjà acquis cette structure radiée que l'on retrouve chez l'adulte, les cellules du corps central ont un aspect beaucoup plus uniforme. Il s'en détache, vers la périphérie, des cellules de plus en plus volumineuses mais cet accroissement de taille ne s'accompagne encore d'aucun dépôt de vitellus. C'est la phase de prévitellogenèse au cours de laquelle noyau et cytoplasme sont le siège de transformations qui seront séparément envisagées.

a) *Évolution du noyau*

Au cœur même du corps central, dans les cellules aux limites indistinctes qui se pressent, sur plusieurs rangs d'épaisseur, autour de la zone cytoplasmique radiaire, les noyaux, très semblables les uns aux autres, sont de petite taille (1,5 μ environ de diamètre) et parcourus par un réseau d'épais et courts filaments chromatiniens, fortement colorés par le Feulgen et apparemment en petit nombre car la coupe optique, réalisée par l'observation statique de l'un quelconque de ces noyaux, ne fait apparaître que quelques grosses granulations parfaitement distinctes les unes des autres. Sans doute faut-il voir là le stade correspondant à la pachyténie. Il est très difficile, sinon impossible, d'y discerner de nucléole. Ce dernier ne devient visible que lorsqu'il atteint près de 1 μ de diamètre dans les cellules les plus périphériques, à noyau plus grand (3 à 4 μ) mais dont les filaments chromatiniens, à coloration plus pâle, commencent déjà à s'estomper au point qu'on ne distingue bientôt plus, en coupe optique, que de minuscules granulations réparties autour du nucléole et ponctuant le contour nucléaire.

Enfin, dans les cellules situées au pourtour de la masse ovarienne, cellules déjà volumineuses — puisqu'atteignant 20 à 25 μ [1] de longueur maxima — et nettement circonscrites, le noyau s'est transformé en une grosse vésicule germinative mesurant jusqu'à une dizaine de μ [1] environ de diamètre. La chromatine est devenue Feulgen-négative et se résout en travées et mottes irrégulières que colore seul le picro-indigo-carmin qui accompagne la coloration au Feulgen. Le nucléole unique, sphérique ou légèrement ovoïde, atteint alors 3 à 4 μ [1] de diamètre et occupe généralement une position excentrique. Il est franchement basophile ainsi qu'en témoigne la coloration à l'hémalun-éosine et se caractérise en outre par la présence très fréquente, en son sein, de un ou plusieurs organites, optiquement vides, ayant l'apparence de minuscules vacuoles [2]. Ces formations se multiplient surtout dans les plus gros des oocytes, tandis que les oocytes plus jeunes paraissent n'en posséder qu'une seule, relativement de grande taille.

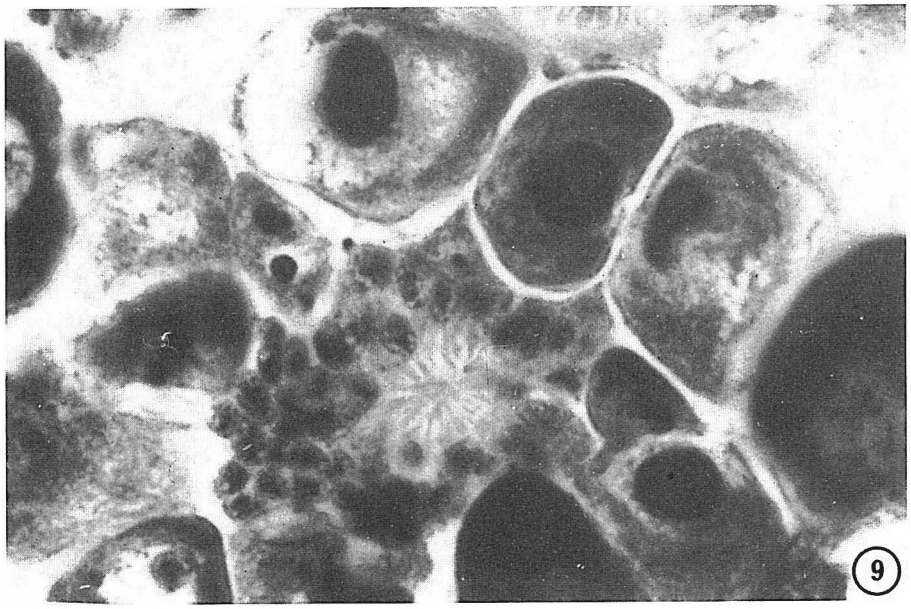
b) *Évolution du cytoplasme*

Alors que le cytoplasme radiaire et celui dans lequel baignent les noyaux du cœur central de l'ovaire manifestent des affinités tinctoriales acidophiles, le cytoplasme des oocytes, aux contours

1. Ces mensurations concernent *P. peltifer*. Chez *T. tectorum*, elles sont nettement plus faibles.

2. L'existence de « vacuoles intranucléolaires » chez des oocytes en phase de prévitellogenèse ou de vitellogenèse a été fréquemment signalée dans des groupes très divers (RAVEN 1961).





FIGS. 8 et 9 : *Platynothrus peltifer* (Koch). — 8. — Coupe transversale, passant au niveau de l'ovaire, d'une femelle adulte. Vue d'ensemble (× 210). 9. — *Id.* La zone centrale ovarienne vue à plus fort grossissement (× 1 450).

distincts, qui ceinturent la masse ovarienne, a une réaction fortement basophile en même temps qu'on y discerne une structure finement granuleuse. En outre, au niveau de chacun de ces oocytes, on observe, inclus dans le cytoplasme et au voisinage immédiat du noyau, un gros corpuscule sphérique ou ovoïde pouvant atteindre jusqu'à 7 μ (voir [1] page précédente) de plus grand diamètre. Ce corpuscule se colore intensément par l'hémalun, entouré parfois d'un halo plus clair. Il se colore également par le picro-indigo-carmin mais en prenant alors une teinte jaune qui contraste avec la coloration vert-jaunâtre que prend le reste du cytoplasme. Sa structure, dans tous les cas, apparait hétérogène car sa coloration n'est jamais uniforme et l'on y distingue fréquemment une sorte de nodule central. De par son comportement lors des phases ultérieures de la prévitellogenèse et au début de la vitellogenèse, ce corpuscule peut être considéré comme représentant un noyau vitellin.

4. — Vitellogenèse

La vitellogenèse ne débute que chez l'*adulte*. L'ovaire proprement dit de l'adulte a le même aspect que celui de la tritonymphe avec, au centre, les rangées de noyaux, à structure vraisemblablement pachyténique, entourant la zone cytoplasmique radiaire et, à la périphérie, les oocytes en phase de prévitellogenèse (figs. 8 et 9). Cette dernière va même au delà du stade atteint chez la tritonymphe car ce n'est plus un seul mais de nombreux noyaux vitellins qui apparaissent au sein de ces oocytes. Puis, dans les cellules qui s'engagent dans les zones latérales de l'ovaire, les noyaux vitellins paraissent se fragmenter en granulations basophiles qui deviennent de plus en plus éparses au fur et à mesure que les oocytes s'accroissent et, parallèlement, la basophilie cytoplasmique diminue. Bientôt apparaissent les globules vitellins, nettement éosinophiles ; d'abord de très petite taille et peu nombreux, ils grossissent rapidement et envahissent progressivement la quasi-totalité du cytoplasme oocytaire. Les oocytes qui pénètrent alors dans les oviductes ont fortement augmenté de volume ; dans ceux qui ont achevé leur vitellogenèse, la vésicule germinative, aux contours légèrement flexueux, occupe une position plus ou moins centrale.

5. — Divisions de maturation

À l'intérieur des oviductes de l'*adulte*, les divisions de maturation font normalement suite aux stades qui précèdent et elles sont elles-mêmes suivies des divisions de segmentation qui conduisent à l'édification complète (*T. tectorum*) ou inachevée (*P. peltifer*) d'une prélarve qui sera expulsée en même temps que l'œuf.

On conçoit dès lors les difficultés — auxquelles j'ai déjà fait allusion — rencontrées pour repérer ces figures de maturation car aucun critère ne permet de déterminer le moment précis où elles sont réalisées. Une indication cependant est donnée par l'état de la femelle. En effet, une femelle qui va pondre a son hystérosoma distendu par les quelques œufs qu'elle renferme. Ces œufs sont à différents états de leur développement ; les uns, prêts à être pondus, contiennent déjà au moins l'ébauche d'une prélarve ; d'autres sont en voie de segmentation, d'autres enfin, en cours de maturation. La ponte fournit donc indirectement un point de repère approximatif et c'est la raison pour laquelle je me suis surtout adressé à des femelles bien pleines — en dépit des inconvénients qu'elles présentent lors de la confection des coupes histologiques — pour avoir quelques chances de saisir les diverses phases de la maturation oocytaire. L'obtention des figures indispensables à la compréhension du processus nécessite néanmoins l'examen d'un très grand nombre d'individus.

Par ailleurs, un individu donné ne fournit qu'une image statique, une étape de ce processus. Dans l'impossibilité de dater avec précision et donc de sérier chronologiquement les différentes figures ainsi observées, il convenait de relier ces dernières de la manière la plus logique et la plus vraisemblable qui soit sans nier le caractère quelque peu hypothétique que comporte cette manière de procéder.

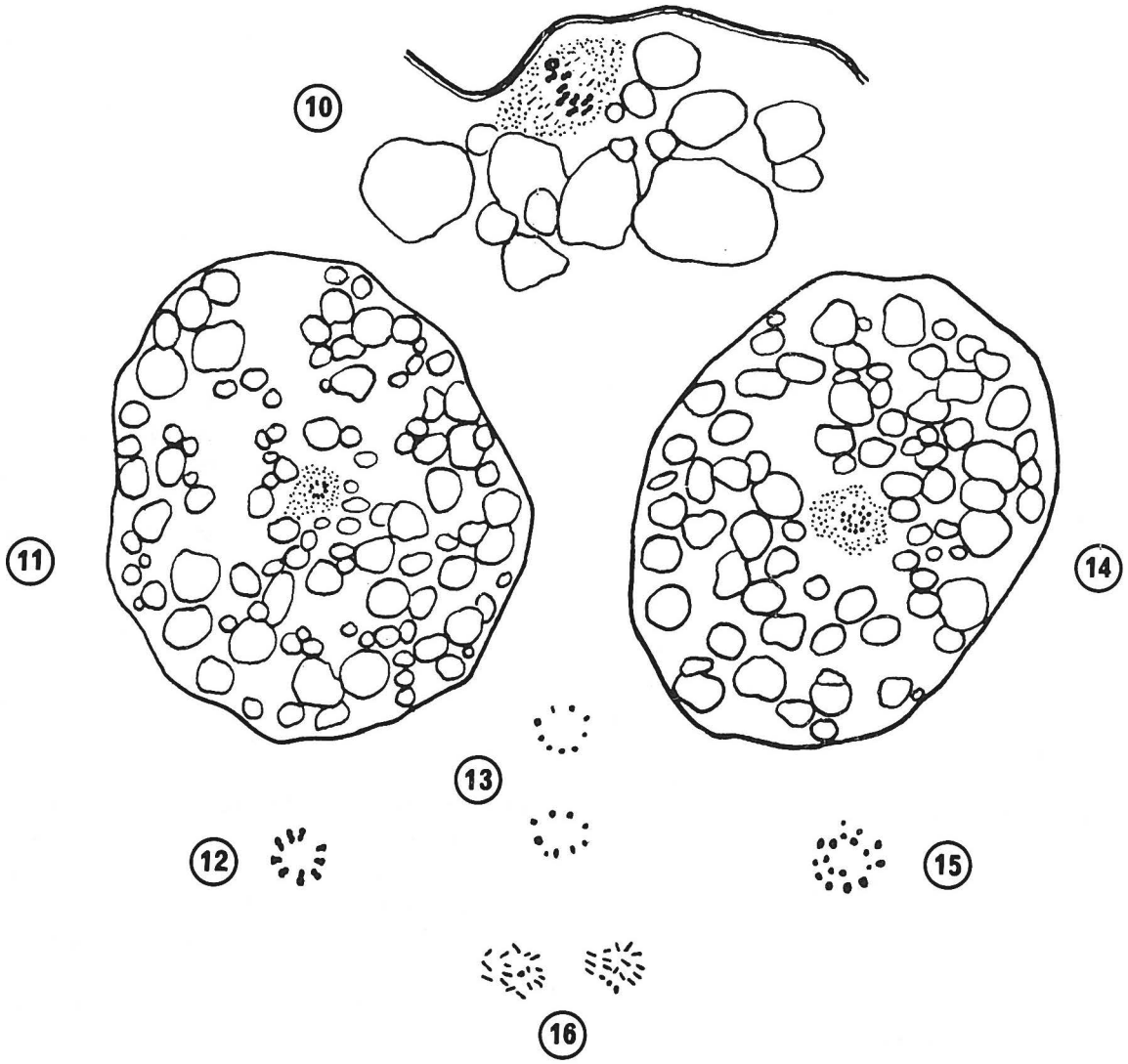
La parfaite identité des images cytologiques observées dans l'une et l'autre espèce permet ainsi de tracer, du déroulement de la maturation et du

mécanisme de régulation chromosomique qui s'ensuit, le film suivant :

a) *Première division de maturation*

Précédée par un stade de fin de vitellogenèse où la vésicule germinative occupe une position non plus centrale mais très excentrique, en bordure même de la paroi cellulaire, la première division de maturation a lieu à la périphérie de l'oocyte. Elle comporte, à la métaphase, le nombre haploïde (n = 9) de chromosomes bivalents.

Cette cinèse est vraisemblablement très fugace car, en dépit des milliers de préparations que j'ai pu faire je ne l'ai obtenu, en fait, que sur un très petit nombre d'entre elles. J'ai pu néanmoins en observer et même photographier non seulement la métaphase (fig. 10 et pl. I : figs. *a* et *h*) mais aussi l'anaphase (pl. I : fig. *b*) qui sépare l'un de l'autre deux groupes de 9 chromosomes.



FIGS. 10 à 16 : *Platynothrus peltifer* (Koch). — 10. — Métaphase de première division de maturation vue de profil (× 2 220). 11. — Oocyte en métaphase de deuxième division de maturation (× 730). 12. — Métaphase de deuxième division de maturation en vue polaire (× 2 220). 13. — Les 2 lots anaphasiques, en vue polaire, de la deuxième division de maturation (× 2 220). 14. — Oocyte en métaphase de première division de segmentation (× 730). 15. — Métaphase de la première division de segmentation en vue polaire (× 2 220). Le nombre diploïde est rétabli. 16. — Les 2 lots anaphasiques, en vue polaire, de la première division de segmentation. (Figs. 10 à 15 d'après TABERLY, 1958).

J'admets, bien que je n'ai pu le constater, que la division s'achève par l'expulsion du premier globule polaire. Peut-être, ce globule polaire émis est-il l'un de ces petits noyaux que l'on voit ensuite à la périphérie de l'oocyte mais on ne saurait évidemment rien affirmer avec certitude.

b) *Deuxième division de maturation*

Cette première division de maturation est suivie vraisemblablement d'une phase d'intercinèse car l'on voit les chromosomes se différencier à nouveau mais au centre même de l'oocyte ; d'abord serrés, compacts puis distincts mais encore sans ordre apparent (pl. I : fig. *c*), ils se disposent bientôt en une plaque métaphasique : les chromosomes, toujours en nombre haploïde, ont alors l'allure de diplocoques et s'ordonnent, en vue polaire, selon un cercle très régulier (figs. 11 et 12 et pl. I : figs. *d* et *i*).

Ce stade doit certainement durer beaucoup plus de temps que le stade correspondant de la division précédente car je l'ai rencontré à de nombreuses reprises, dans les préparations relatives aussi bien à *P. peltifer* qu'à *T. tectorum*. Peu de figures sont cependant photographiables car cela implique que tous les 9 chromosomes de la couronne sont situés sur le même plan ce qui n'est qu'assez rarement le cas.

L'anaphase de cette division, qu'on est ainsi amené à considérer comme représentant la deuxième division de maturation — en dépit de sa position centrale qui l'apparente plutôt à une première division de segmentation — éloigne l'une de l'autre deux couronnes de 9 chromosomes punctiformes (fig. 13 et pl. I : figs. *j* et *k*).

J'ai proposé (Taberly, 1958) de donner à cette cinèse si particulière le nom de *mixocinèse* qui tient compte de son caractère hybride.

c) *Rétablissement du nombre diploïde*

La figure qui suit est une plaque équatoriale de 18 chromosomes occupant le centre de la cellule. Les chromosomes, en vue polaire, ont ici encore un aspect punctiforme et s'ordonnent, approximativement, selon deux cercles concentriques (figs. 14 et 15, et pl. I : fig. *g*). C'est la métaphase de la première division de segmentation et le nombre diploïde se trouve rétabli. Il est logique de penser que ce rétablissement n'a pu être obtenu que par rapprochement des deux lots anaphasiques précédents dont l'un serait l'équivalant du deuxième globule polaire et l'autre du pronucleus.

6. — Segmentation

L'anaphase de la première division de segmentation se déroule donc au centre de la cellule et sépare deux groupes de 18 chromosomes (fig. 16), ces derniers ayant alors la forme de bâtonnets et la disposition anarchique que l'on retrouve dans les divisions ultérieures tout au moins les deux ou trois premières qui suivent. Très vite en effet les chromosomes deviennent indiscernables dans les noyaux qui, se multipliant, émigrent vers la périphérie.

7. Conclusion

Récapitulons le déroulement de l'oogenèse tel que la série des figures observées dans l'une et l'autre espèce permet de le reconstituer :

Les oogonies se rencontrent dans l'ovaire des premières stases immatures : larves, protonymphes, deutonymphes. Les divisions oogoniales, particulièrement fréquentes chez les deutonymphes, comportent visiblement, à la métaphase, le nombre diploïde de chromosomes ($2n = 18$) qui apparaîtra nettement par la suite et ce, bien qu'à ce stade un dénombrement précis soit impossible étant donné la taille infime de ces chromosomes, leur tassement et la petitesse des cellules qui les renferment ; les cas les plus favorables permettent cependant d'en compter au moins une quinzaine.

C'est également dans l'ovaire des deutonymphes que l'on peut voir des figures nucléaires assimilables aux premiers stades de la prophase méïotique tels qu'ils ont été rapportés chez de nombreux Invertébrés, Insectes en particulier.

Ces processus préméïotiques se poursuivent et s'achèvent chez les tritonymphes chez qui les oocytes les plus évolués entreprennent leur phase de prévitellogenèse avec accroissement cytoplasmique impor-

tant — mais sans dépôt encore de vitellus — et gonflement du noyau en une vésicule germinative.

La vitellogenèse ne débute que chez les adultes et c'est chez les adultes que se déroulent les divisions de maturation puis les divisions de segmentation qui aboutissent à la formation complète (*T. tectorum*) ou inachevée (*P. peltifer*) d'une prélarve qui se trouvera enfermée dans l'œuf pondu. En l'absence de toute indication précise permettant de déceler le moment où s'effectue la maturation de l'oocyte, un enchaînement rationnel des différentes figures observées permet de concevoir la succession des différentes étapes de la manière suivante :

Une première division de maturation, très fugace, a lieu à la périphérie de l'oocyte ; elle comporte, à la métaphase, le nombre haploïde (n = 9) de chromosomes bivalents et se termine vraisemblablement — bien que je n'aie pu le constater — par l'expulsion d'un premier globule polaire. Il y a ensuite retour, au centre de l'oocyte, d'un lot haploïde de chromosomes. Ces derniers se disposent rapidement en une couronne très régulière dont les éléments ont, en vue polaire, une forme de diplocoques : c'est la métaphase de la deuxième division de maturation. À l'anaphase, on observe deux couronnes de 9 chromosomes punctiformes. La phase suivante montre 18 chromosomes également punctiformes qui s'ordonnent, au centre de l'ovule, en deux cercles approximativement concentriques : c'est la métaphase de la première division de segmentation et le nombre diploïde est rétabli. J'ai interprété cette figure comme le résultat du rapprochement de deux lots anaphasiques précédents ; la duplication chromosomique se trouve donc, en somme, réalisée par la fusion du deuxième globule polaire avec le pronucleus.

L'originalité de ce mode de régulation réside essentiellement dans le fait que la deuxième division de maturation s'effectue, non à la périphérie mais au cœur même de l'oocyte mimant ainsi une première division de segmentation. J'ai créé, pour cette division si particulière, le terme de *mixocinèse* car, à ma connaissance, aucune figure semblable ne paraît avoir été décrite dans les cas de parthénogenèse cytologiquement étudiée.

III. — DISCUSSION : LE PROCESSUS DE RÉGULATION CHROMOSOMIQUE PAR MIXOCINÈSE

1. — Son originalité

Le rétablissement de la diploïdie est donc assuré par le rapprochement des lots anaphasiques haploïdes d'une deuxième division de maturation (mixocinèse) se déroulant au centre même de l'oocyte avec, à la métaphase, les chromosomes disposés en une couronne très régulière. Cette dernière particularité que j'ai rencontrée dans les deux espèces d'Oribates examinés est peut-être commune aux autres espèces parthénogénétiques du groupe et caractéristique de ce dernier ; c'est ainsi que les quelques figures que j'ai obtenues, relatives à *Nothrus palustris* Koch, m'autorisent à penser qu'il en est probablement de même chez cette troisième espèce.

Si, à considérer dans leur ensemble les aspects cytologiques de la parthénogenèse naturelle animale, la disposition en couronne des chromosomes, lors des cinèses maturatives, est peu courante — on l'observe aussi dans les divisions de maturation de Nématodes les uns parthénogénétiques, les autres pseudogames, appartenant au genre *Rhabditis* (Nigon, 1949) — le mécanisme même de la régulation chromosomique, par fusion des deux plaques anaphasiques issues de l'une des divisions de maturation, est un phénomène qui a été rarement mentionné.

Le rétablissement du nombre diploïde par fusion des plaques anaphasiques de la première cinèse maturative est connu, avec des modalités diverses, en particulier chez l'Hyménoptère Ichneumonide *Nemeritis canescens* Grav. (Speicher, 1937) et chez deux espèces de Lépidoptères Psychides étudiés par Narbel—Hofstetter : *Solenobia lichenella* L. (1950), *Luffia ferchaultella* Steph. (1954), et dont l'étude a été reprise dans l'importante revue d'ensemble que

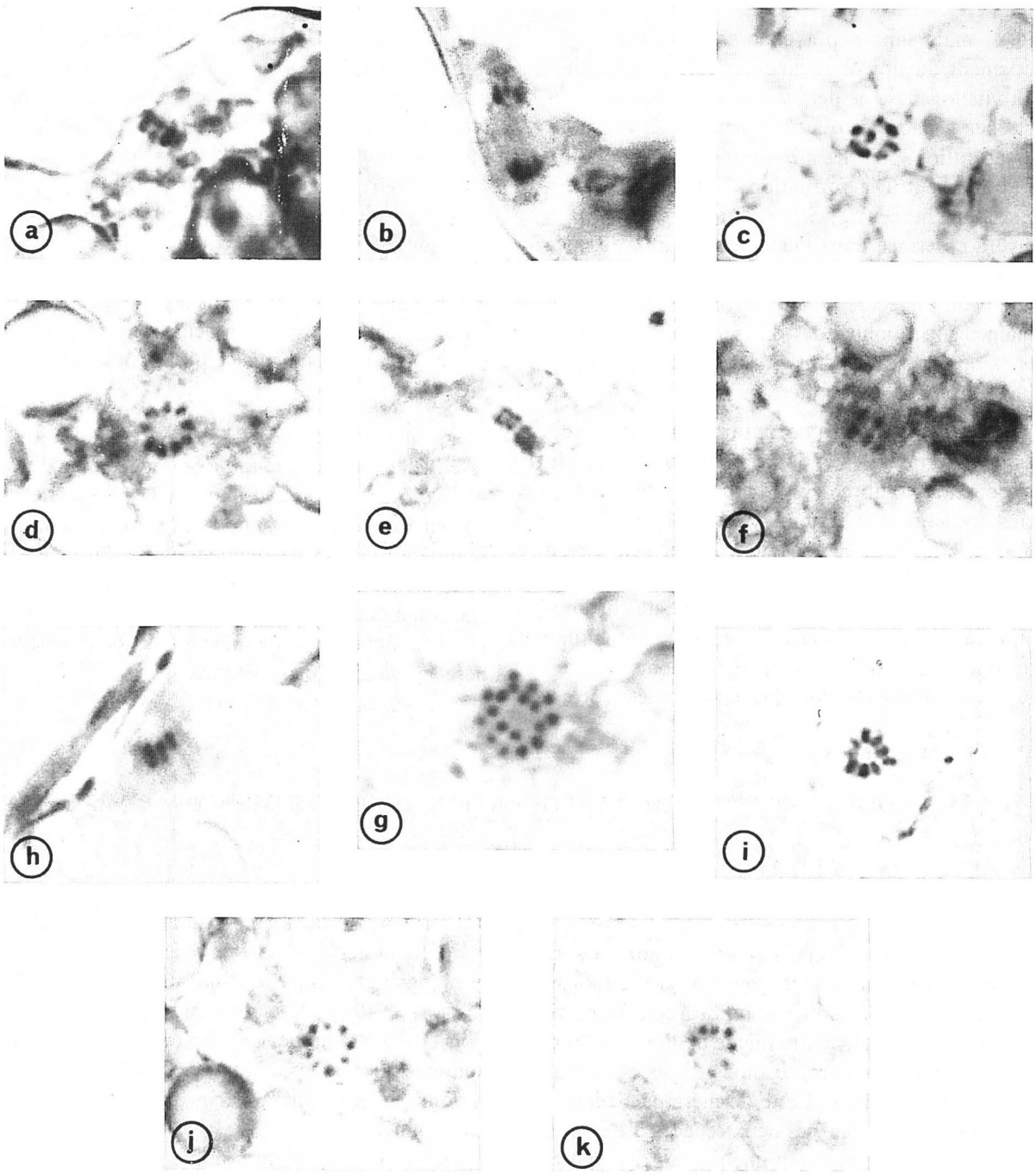


PLANCHE I

FIGS *a* à *g* : *Platynothrus peltifer* (Koch). — *a* : métaphase de la 1ère division de maturation vue de profil (× 2 550) ; *b* : anaphase de la 1ère division de maturation vue de profil (× 2 600) ; *c* : pro-métaphase de la 2ème division de maturation (× 2 550) ; *d* : métaphase de la 2ème division de maturation en vue polaire (× 2 600) ; *e* : métaphase de la 2ème division de maturation vue de profil (× 2 600) ; *f* : pro-anaphase de la 2ème division de maturation vue de profil (× 2 600) ; *g* : métaphase de la 1ère division de segmentation en vue polaire (× 2 700).

FIGS. *h* à *k* : *Trhypochthonius tectorum* (Berlese). — *h* : métaphase de la 1ère division de maturation vue de profil (× 2 600) ; *i* : métaphase de la 2ème division de maturation en vue polaire (× 2 600) ; *j* et *k* : les 2 lots anaphasiques de la 2ème division de maturation en vue polaire (× 2 600).

cet auteur, en 1964, a consacrée aux altérations de la méïose chez les animaux parthénogénétiques.

Par contre, le même processus intervenant à la deuxième division de maturation, paraît n'avoir été signalé jusqu'ici que chez un Isopode terrestre : *Nagara modesta* Dollf. étudié par HILL (1948). Le déroulement de l'oogenèse n'est pas pour autant identique à celui qui s'observe chez *P. peltifer* et *T. tectorum*. D'après HILL, en effet, la première mitose de maturation est, dans ce cas, équationnelle et libère un globule polaire tandis que la seconde est réductionnelle, en apparence tout au moins, car aucun phénomène synaptique la précédant n'a pu être observé ; en outre, cette deuxième division, tout comme la première, se déroule à la périphérie de l'oocyte.

Dans l'état actuel de nos connaissances, la cytologie de la parthénogénèse des Oribates présente donc, à plusieurs titres, des caractères singuliers.

2. — SES CONSÉQUENCES GÉNÉTIQUES

a) Examinons tout d'abord, d'une manière théorique, les conséquences génétiques d'un tel mode de régulation chromosomique intervenant, à la deuxième division de maturation, après une première division de maturation « normale » c'est-à-dire précédée de phénomènes préméïotiques et s'achevant, comme j'ai été amené à l'admettre, par l'émission d'un premier globule polaire.

Il convient, bien sûr, de partir d'un individu hétérozygote et de rechercher si, dans ce cas, il existe des probabilités de passage de l'état hétérozygote à l'état homozygote ou, en d'autres termes, si une mutation récessive a quelque chance d'apparaître dans la descendance.

Schématisons (fig. 17) le comportement, au cours de la méïose, d'un couple d'allèles (portés par une paire de chromosomes homologues) en figurant en noir le gène dominant (●), en blanc le gène récessif (○) et envisageons, dans une première hypothèse, la possibilité d'un crossing-over. La première division de maturation pourra donc être soit réductionnelle, soit équationnelle — selon qu'il y a pré-réduction ou post-réduction — pour ce couple de facteurs allélomorphes.

Dans le cas d'une pré-réduction la ségrégation s'opère à la première division ; l'un des facteurs est éliminé avec le premier globule et ce peut être soit le gène dominant, soit le gène récessif. À terme, l'hétérozygotie initiale est remplacée par l'homozygotie (dominante ou récessive) c'est-à-dire qu'il y a 50 % de chances pour qu'une mutation récessive se manifeste.

Dans le cas d'une post-réduction, la ségrégation ne s'effectuant qu'à la deuxième division, l'élimination du premier globule polaire laisse toujours subsister, dans l'oocyte, une dyade hétérozygote et l'hétérozygotie initiale est finalement maintenue.

L'absence de crossing-over ramène au cas de la pré-réduction ; ici encore l'homozygotie se substitue à l'hétérozygotie de départ.

En définitive, dans ce mode de régulation, il y a une possibilité de renouvellement du patrimoine génétique et, partant d'une fondatrice hétérozygote (pour un ou plusieurs gènes), cela doit se traduire, dès la première génération, par l'hétérogénéité phénotypique de la descendance, des mutants voisinants avec des individus « sauvages ».

b) Pratiquement, toutefois, il n'est pas aisé de déceler, *sur le vivant*, dans une population donnée d'une espèce d'Oribates, la présence de mutations qui peuvent porter sur des organites minuscules — les poils par exemple — à la surface d'animaux eux-mêmes de très petite taille. Pour être facilement repérable, au simple examen à la loupe binoculaire, la mutation doit être spectaculaire. Tel est le cas de la mutation *bl* (blanc) qui apparut dans mes élevages de *T. tectorum* en octobre 1970.

Normalement, les nymphes de cette espèce ont le corps d'un blanc-jaunâtre mais cette coloration s'accentue et vire au jaune-brun dans la région antérieure dorsale (au niveau de l'aspis) et dans la région postérieure dorsale où apparaît une sorte de bouclier (j'ai d'ailleurs montré — TABERLY, 1952 — que le bord antérieur de ce bouclier correspond à la ligne de déhiscence transversale) ; les pattes sont également jaune-brun. Ces différences de coloration, à peine marquées chez les protonymphes, sont surtout nettes à partir de la deutonymphe. Les adultes, eux, ont le corps et les pattes entièrement bruns ou bruns-clairs par suite de la scléritisation de toute leur cuticule. Tous ces caractères de coloration, facilement observables sur le vivant, à la

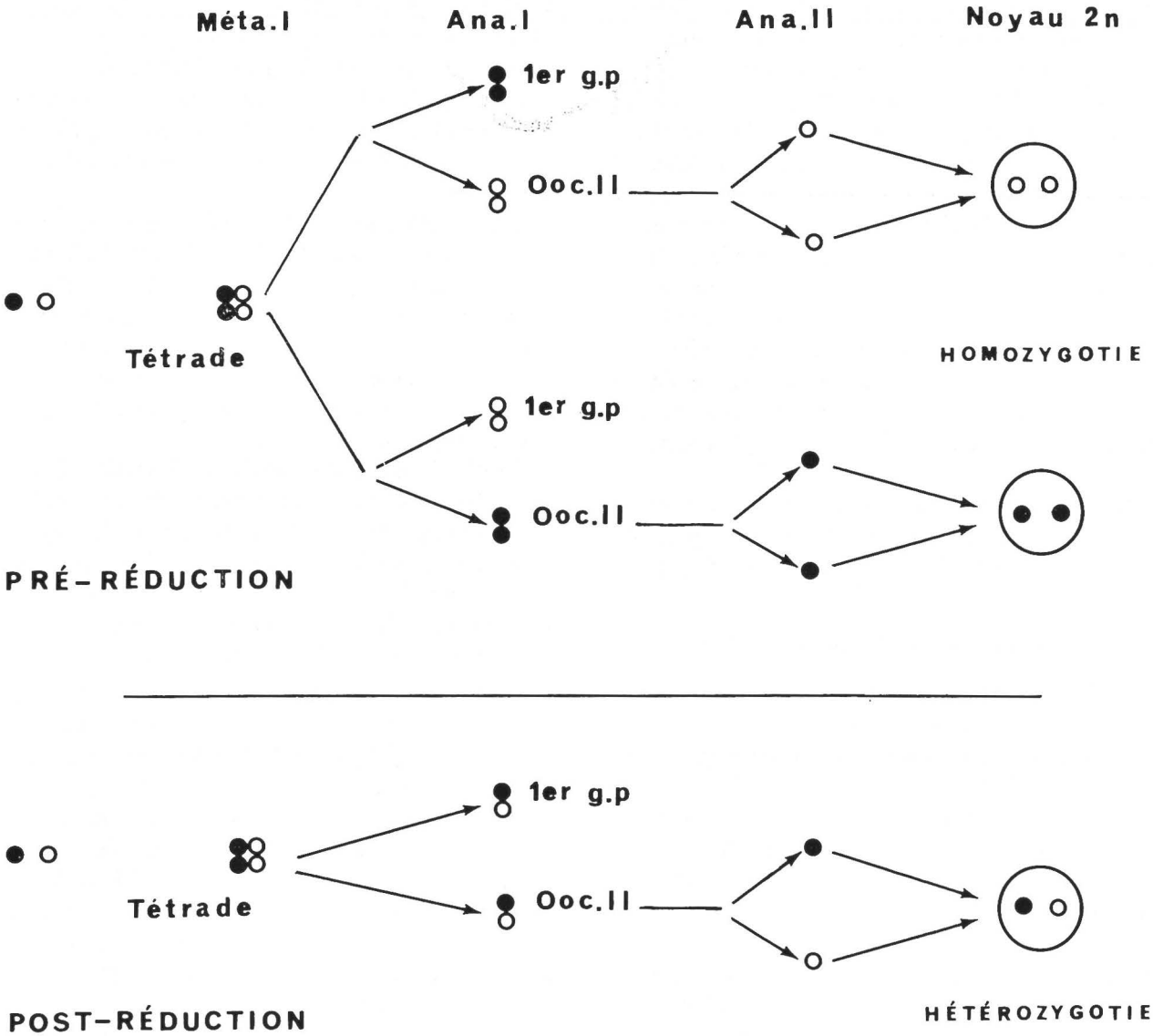


FIG. 17 : Possibilités de dissociation et de recombinaison d'un couple d'allèles, l'un dominant (●), l'autre récessif (○), au cours de la méïose oogénétique de *P. peltifer* et *T. tectorum*. *Méta. I* : métaphase de la 1ère division de maturation ; *Ana. I, Ana. II* : anaphases de 1ère et 2ème division de maturation ; 1er *g.p.* : 1er globule polaire ; *Ooc.* II : oocyte de 2d ordre.

loupe binoculaire, apparaissent dans les 24 heures qui suivent l'exuviation car les nymphes et les adultes qui viennent d'émerger de leur exuvie sont blancs.

Or, dans la descendance d'un clone très ancien, j'eus, à cette époque, mon attention attirée par la présence, dans la même cellule d'élevage, de quelques nymphes (une tritonymphe et trois deutonymphes) visiblement âgées et cependant au corps et aux pattes entièrement blancs. Isolées, elles ont gardé cette coloration, toute leur vie durant. Elles ont mué en conservant pendant toute la durée de chaque nouvelle stase, la couleur blanche uniforme et ont finalement donné des adultes au corps et aux pattes d'un blanc presque pur pour 2 d'entre eux, d'un blanc jaunâtre pour les 2 autres mais en tous cas, d'une teinte qui tranchait nettement avec la couleur brune habituelle (fig. 18).

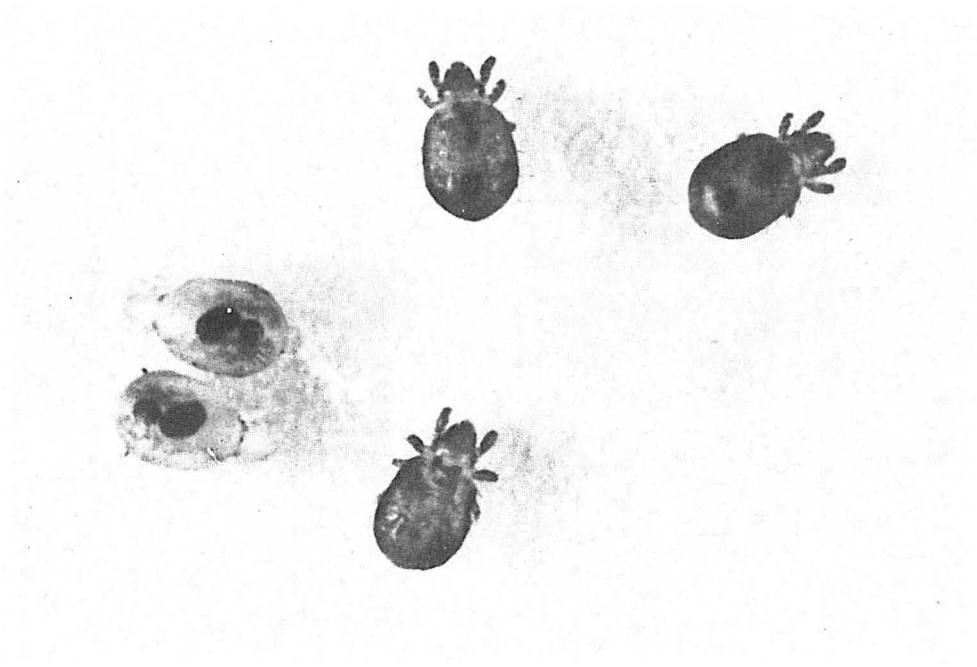


FIG. 18 : *Trhypochthonius tectorum* (Berlese). — Deux individus mutants (*bl*) à côté de trois individus de type sauvage.

Il convenait de s'assurer, en premier lieu, qu'il s'agissait bien d'une mutation et non d'une anomalie individuelle non transmissible à la descendance [1]. Maintenus isolés, trois des adultes précédents — le quatrième étant mort quelques deux mois après son éclosion sans avoir jamais pondu — ont été à l'origine de clones dont tous les composants sans exception avaient l'aspect typique parental ; d'ailleurs les deux individus mutants représentés sur la fig. 18 sont des adultes de la première génération issue de l'un des adultes initiaux. Bien que l'un de ces derniers se soit montré assez prolifique, la mutation doit certainement affecter la fécondité car la progéniture est, en général, très peu nombreuse comparativement à celle fournie par les individus « sauvages ». J'ai pu néanmoins entretenir une souche de mutants, au travers de nombreuses générations, plusieurs années durant (de 1970 à 1984). Cette mutation *bl* a donc tous les caractères que l'on peut attendre, dans le cas présent, d'une mutation homozygote récessive, apportant ainsi une preuve génétique au processus de régulation chromosomique tel que je l'ai relaté. La démonstration aurait même été plus concluante encore si j'avais pu détecter la génératrice des premiers mutants observés et, l'ayant isolée, obtenir d'elle une descendance composite ce qui aurait révélé, de manière irréfutable, sa nature hétérozygote. Je n'ai pu malheureusement y parvenir.

c) Les conséquences génétiques de ce mode de régulation éclairent en outre, d'un jour nouveau, le phénomène des vertitions que GRANDJEAN a mis en évidence précisément chez *P. peltifer*, consacrant même à ce problème les dernières années de sa vie [2].

1. J'ai également trouvé, dans un clone de *P. peltifer*, 3 protonymphes au corps et aux pattes entièrement blancs. Pour deux d'entre elles, la coloration « normale » réapparut dès la stase suivante et se maintint dans leur descendance. Seule la troisième conserva la couleur blanche au travers des autres stases, donnant finalement naissance à un adulte blanc ; ce dernier, aux mouvements très lents et après avoir mis longtemps à se débarrasser de son exuvie tritonymphale, ne vécut qu'un mois. Cette anomalie est vraisemblablement à rapprocher, de par ses manifestations, des cas d'albinisme signalés par WOODRING et COOK (1962) dans l'espèce bisexuée *Ceratozetes cisalpinus*.

2. La définition des vertitions et leur rôle dans l'évolution ont été précisés par GRANDJEAN dans un certain nombre de publications : 1942, 1948a, 1948b, 1952, 1961, 1971, 1972, 1973.

Dans le cas d'un clone [1] tels — ceux de *P. peltifer* particulièrement bien dépouillés par GRANDJEAN — elles impliquent en effet que *les divers constituants de ce clone n'ont pas obligatoirement le même génotype que la fondatrice du clone*. Sans prétendre que toutes les vertitions correspondent à des mutations, cela permettrait d'expliquer, au moins dans une certaine mesure, quelques unes des conclusions auxquelles est parvenu GRANDJEAN dans son dernier article sur le sujet (1973) et, en particulier, celle qu'il résume dans la proposition suivante : «l'absence d'une vertition chez une fondatrice n'empêche pas cette vertition d'exister dans le clone de la fondatrice ». Cela pourrait en effet correspondre à l'apparition, dans le clone, d'une mutation homozygote récessive.

De même, une autre des propositions de GRANDJEAN selon laquelle « une vertition est commune à la fois et en général dans les clones *et* chez leurs fondatrices » est parfaitement en accord avec les conséquences génétiques auxquelles on est en droit de s'attendre, même dans le cas d'une fondatrice hétérozygote, le caractère dominant de la fondatrice se retrouvant dans la majorité de ses descendants.

Par contre, la 3ème proposition formulée par GRANDJEAN et qui stipule que « la présence d'une vertition chez une fondatrice n'oblige pas le clone de la fondatrice à avoir cette vertition » cadre mal et même pas du tout avec l'hypothèse mutationnelle. Bien qu'assez rare, car GRANDJEAN déclare lui-même n'en avoir rencontré que 4 exemples, elle n'en reste pas moins justiciable d'une autre explication... qui reste à découvrir.

TRAVAUX CITÉS

BUCHER (O.), 1959. — Die Amitose der tierischen und menslichen Zelle. — Protoplasmatologia, **VI** (1) : 1-59.

GRANDJEAN (F.), 1942. — La signification évolutive des écarts individuels. — C. R. Ac. Sc., **215** : 216-220.

GRANDJEAN (F.), 1948a. — Sur les écarts dans un clone de *Platynothrus peltifer* (Acarien). — C. R. Ac. Sc., **227** : 658-661.

GRANDJEAN (F.), 1948b. — Sur le phénomène des écarts. — C. R. Ac. Sc., **227** : 879-882.

GRANDJEAN (F.), 1952. — Sur les variations individuelles. Vertitions (écarts) et anomalies. — R. C. Ac. Sc., **235** : 640-643.

GRANDJEAN (F.), 1961. — Un bel exemple d'évolution collective et vertitionnelle : la régression numérique aux pattes de *Nothrus silvestris* Nic. (Acarien, Oribate). — Bull. Biol. France-Belgique, **95** (4) : 539-555.

GRANDJEAN (F.), 1971. — Caractères anormaux et vertitionnels rencontrés dans des clones de *Platynothrus peltifer* (Koch). Première partie. — Acarologia, **13** (1) : 209-237.

GRANDJEAN (F.), 1972. — Caractères anormaux et vertitionnels rencontrés dans des clones de *Platynothrus peltifer* (Koch). Chapitres I à IV de la deuxième partie. — Acarologia, **14** (3) : 454-478.

GRANDJEAN (F.), 1973. — Caractères anormaux et vertitonnels rencontrés dans des clones de *Platynothrus peltifer* (Koch.) Chapitres VII à XIII de la deuxième partie. — Acarologia, **15** (4) : 759-780.

HILL (R.), 1948. — Parthenogenesis bei *Nagara modesta* Dolff. (Isopodae). — Chromosoma, **3** : 232-256.

NARBEL-HOFSTETTER (M.), 1950. — La cytologie de la parthénogenèse chez *Solenobia sp. (lichenella* L.) (Lépidoptères, Psychides). Chromosoma, **4** : 59-90.

NARBEL-HOFSTETTER (M.), 1954. — La cytologie de la parthénogenèse chez *Luffia ferchaultella* Steph. (Lépid., Psychide). Communication préliminaire. Rev. suisse Zool., **61** (3) : 416-419.

NARBEL-HOFSTETTER (M.), 1964. — Les altérations de la méïose chez les animaux parthénogénétiques. — Protoplasmatologia, **6** (2) : 1-163.

NIGON (V.), 1949. — Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques Nématodes libres. — Ann. Sci. Nat., Zool., 11e s., **11** : 1-132.

RAVEN (Chr. P.), 1961. — Oogenesis ; the storage of developmental information. — Pergamon Press.

SPEICHER (B. R.), 1937. — Oogenesis in a thelytokous wasp, *Nemeritis canescens* (Grav.). — J. Morph., **61** : 453-471.

TABERLY (G.), 1952. — Sur l'éthologie et le développement post-embryonnaire de *Trhypochthonius tectorum* (Acarien, Oribate). — Bull. Soc. zool., France, **77** (5-6) : 330-341.

TABERLY (G.), 1958. — La cytologie de la parthénogenèse chez *Platynothrus peltifer* (Koch) (Acarien, Oribate). — C. R. Ac. Sc., **147** : 1655-1657.

1. Je rappelle (cf. TABERLY, 1987a) que j'emploie le mot *clone* au sens où l'entend GRANDJEAN qui désigne ainsi l'ensemble des descendants d'un unique individu se reproduisant par parthénogenèse thélytoque.

TABERLY (G.), 1960. — La régulation chromosomique chez *Trhypochthonius tectorum* (Berlese) espèce parthénogénétique d'Oribate (Acarien) : un nouvel exemple de mixocinèse. — C. R. Ac. Sc., **250** : 4200-4201.

TABERLY (G.), 1987a. — Recherches sur la parthénogenèse thélytoque de deux espèces d'Acariens Oribates : *Trhypochthonius tectorum* (Berlese) et *Platynothrus peltifer* (Koch). I. — Acarologia, **28** (2) : 187-198.

TABERLY (G.), 1987b. — Recherches sur la parthénogenèse thélytoque de deux espèces d'Acariens Oribates : *Trhypochthonius tectorum* (Berlese) et *Platynothrus peltifer* (Koch). II. Étude anatomique, histologique et cytologique des femelles parthénogénétiques. 1ère partie. — Acarologia, **28** (3) : 285-293.

WARREN (E.), 1947. — On the genital system and gut of the oribatid mite *Cepheus tegeocranus* (Herm.), and the reaction of these organs to a ray fungus parasite. — Ann. Natal. Mus., **11** (1) : 1-36.

WHITE (M. J. D.), 1973. — Animal cytology and evolution. Third edition. — Cambridge University Press.

WILSON (E. F.), 1928. — The cell in development and heredity. 3rd edition with correct. — The Macmillan Company, New York.

WOODRING (J. P.) et COOK (E. F.), 1962. — The biology of *Ceratozetes cisalpinus* Berlese, *Scheloribates laevigatus* Koch and *Oppia neerlandica* Oudemans (Oribatei), with description of all stages. — Acarologia, **4** (1) : 101-137.

Paru en Décembre 1987.