

Verschmelzung aus den nicht geordnet liegenden Bläschen des nichtkristalloiden prolamellaren Körpers zu einer Doppellamelle entsprechend verschmelzen, muss erst erbracht werden.

Wenn nur ein einziges, regelmässiges Kristallgitter vorhanden wäre, bei dem die Bläschen in geordneten Ebenen liegen, wie das in den Abbildungen 8 und 10 der Fall ist, wäre die Sache einfach, aber viel häufiger sind eben, wie in Abbildung 9 bei *Eranthemum*, Gitter in verschiedenen Ebenen (wie bereits bei *Chlorophytum* von HEITZ, sowie LEYON³⁶ festgestellt) vorhanden.

Ausgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft, der ich bestens danke, ebenso den technischen Assistentinnen Fr. DÖRNER und Fr. SCHÄFER.

Summary

(1) It is shown that in the chloroplasts of *Chlamydomonas* and *Anthoceros* thick, dense lamellae and thin, less dense lamellae alternate. (2) In the chloroplasts of many phanerogame plants with grana, thin less dense lamellae limit the parcel of thick grana-lamellae above and below. Since the differentiations 1 and 2 are present in the photographs of many publications (although not mentioned), it is suggested that this kind of lamellar-model has often been overlooked until now. — The «Kristallgitterstruktur» has been found in a cryptogamous plant, *Selaginella*, in young chloroplasts, for the first time. The connection between the elementary particles of the crystal-lattice and the young lamellae has been verified again. — The possibility of formation of double lamellae by fusion of blastulae or tubuli is discussed in detail.

Sur le rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution

Par E. BÖSIGER*

Le problème de l'espèce est à l'origine de la zoologie. Il fut pendant longtemps son seul objet et il suscite encore de nos jours des discussions passionnées. L'espèce est même devenue dans les dernières décennies une des préoccupations majeures de la génétique des populations. De nombreux travaux ont révélé la grande variabilité génétique des populations naturelles de plantes et d'animaux. Ces quelques lignes sont consacrées à la sélection sexuelle, qui est un facteur conservateur, empêchant un mélange illimité des génotypes des différentes espèces, mais qui est également considéré comme un des principaux mécanismes de la formation de nouvelles espèces.

KONRAD GESNER qui étudia la philologie, les sciences naturelles et la médecine à Strasbourg, Bourges, Paris, Bâle et Montpellier, n'est pas seulement le fondateur de la bibliographie, mais aussi le premier zoologiste du temps moderne, qui osa baser dans son *Historiae animalium libri* dès 1551 les descriptions d'animaux sur ses propres observations plutôt que sur la compilation des auteurs de l'antiquité. Ainsi GESNER a été amené à décrire des variétés en dehors des espèces, d'envisager le regroupement des espèces selon la ressemblance de leurs caractères en genres et classes pour établir un système naturel, sans toutefois avoir réalisé ce projet.

Notons en passant que le botaniste bâlois BAUHIN a élaboré dans son *Pinax theatri botanici* (édité en 1623 à Bâle), un système naturel des plantes qui tient compte des ressemblances, en créant la nomenclature binaire bien avant LINNÉ.

JEAN LAMARCK exprime dans sa *Philosophie zoologique* sa conviction, qu'on observerait une transition continue d'une espèce à l'autre, si les collections d'animaux n'étaient pas si incomplètes. Et il ajoute que les espèces ne peuvent pas rester immuables pendant de

longues périodes, parce qu'elles se transforment sous l'influence du milieu, et parce qu'elles se croisent et forment des hybrides:

«L'idée d'embrasser, sous le nom d'espèces, une collection d'individus semblables, qui se perpétuent les mêmes par la génération et qui ont ainsi existé les mêmes aussi anciennement que la nature, emportait la nécessité que les individus d'une même espèce ne pussent point s'allier, dans leurs actes de génération, avec des individus d'une espèce différente.

Malheureusement l'observation a prouvé et prouve encore tous les jours que cette considération n'est nullement fondée; car les hybrides, très communes parmi les végétaux, et les accouplements, qu'on remarque souvent entre les individus d'espèces fort différentes parmi les animaux, ont fait voir que les limites entre ces espèces prétendues constantes n'étaient pas aussi solides qu'on l'a imaginé.»

LAMARCK a clairement défini le rôle que l'isolement sexuel pourrait jouer dans la conservation des espèces, mais il a supposé que les échanges de patrimoines héréditaires par hybridation entre espèces sont fréquents et mènent à une diversification presque infinie.

Un demi-siècle plus tard CHARLES DARWIN dans le deuxième volume de son ouvrage sur *La variation chez les animaux et les plantes* attribue à l'isolement sexuel un rôle dans la formation de nouvelles espèces. Il pense qu'une antipathie sexuelle, ou une stérilité réciproque entre deux races différentes pourrait favoriser leur isolement, donc la formation d'espèces distinctes, à l'instar de la technique des éleveurs, qui aboutissent à la création de nouvelles variétés par un choix approprié des reproducteurs. DARWIN suppose néanmoins que l'isolement reproductif est une conséquence de la différenciation des races par la sélection naturelle, non pas une cause de la spéciation. Si un individu avait une faible

* Laboratoire de Génétique évolutive et de Biométrie du C.N.R.S. à Gif-sur-Yvette, S. et O. (France).

propension à s'accoupler avec un individu d'une autre variété et s'il laissait de ce fait peu de descendants, cela ne pourrait pas constituer un avantage sélectif pour cet individu et contribuer à son maintien par sélection naturelle.

Dans son *Origine des espèces* et surtout dans *L'origine de l'homme et la sélection sexuelle* DARWIN étudie un autre aspect de l'isolement reproductif: La compétition sexuelle, surtout celle des mâles pour la possession des femelles. Cette sélection sexuelle est responsable de l'évolution des caractères sexuels secondaires, tels que le plumage et le chant des mâles chez les oiseaux, les armes des mâles chez les insectes et dans d'autres classes d'animaux.

Fort de ses propres observations et de celles d'un grand nombre d'éleveurs, DARWIN affirme que selon une grande loi de la nature les animaux ont périodiquement besoin de croisements avec des individus qui n'ont pas une parenté proche pour éviter les effets néfastes d'une série prolongée de croisements consanguins. L'hétérosis, qui fait l'objet de travaux de plus en plus nombreux, est ainsi annoncée par DARWIN, qui prévoyait d'emblée les trois aspects de la sélection sexuelle.

Les vérifications expérimentales des hypothèses sur le rôle de la sélection sexuelle, ont presque toutes été faites depuis quelques dizaines d'années seulement par des ornithologues, ou par des généticiens à la suite de l'essor de la génétique des populations.

L'observation minutieuse des parades nuptiales des oiseaux, et de leur comportement en général, a révélé que la majorité des caractères sexuels secondaires ont d'autres fonctions, en dehors de la compétition des mâles pour les femelles. Les couleurs vives, ou le chant du mâle, etc., n'agissent pas exclusivement et même pas en premier lieu dans la compétition sexuelle des mâles, mais sont nécessaires en dehors de toute concurrence entre mâles, pour que la stimulation sexuelle aboutisse à un cycle reproductif normal. Ils servent aussi à conquérir, à signaler et à maintenir un territoire. Ces caractères interviennent en faveur de l'espèce et leur évolution est conditionnée par la sélection naturelle tout court. La sélection sexuelle dans le sens strict du mot n'a pas l'importance que DARWIN lui donna. La distinction nette qu'il fit entre la sélection naturelle et la sélection sexuelle ne résiste pas à un examen plus poussé de la question (voir par exemple HUXLEY¹).

Isolement sexuel interspécifique: Quand MORGAN a choisi la drosophile pour les travaux de génétique, ses collaborateurs LUTZ et STURTEVANT se servirent aussitôt de ce nouvel animal de laboratoire, si facile à élever et à manipuler, pour étudier l'isolement sexuel dans ce genre. Dès 1920 STURTEVANT² a montré que les femelles de *Drosophila melanogaster* et de *Drosophila simulans* s'accouplent plus fréquemment avec les mâles de leur propre espèce, quand elles ont le choix entre les deux types de mâles. Depuis, nos connaissances sur l'isolement reproductif interspécifique dans le genre *Drosophila*

ont été considérablement approfondies et élargies, notamment par les écoles de DOBZHANSKY et de PATTERSON (voir PATTERSON et STONE³). Il est certain qu'il existe un isolement reproductif plus ou moins prononcé entre différentes espèces et sous-espèces du genre *Drosophila*. Dans la nature les croisements interspécifiques se produisent rarement; pour certaines espèces jamais. Si on réussit au laboratoire, par la constitution de populations denses ou par des artifices comme par exemple la narcotisation des femelles ou l'ablation de leurs antennes, à obtenir un certain nombre de croisements hétérogames; ceux-ci ne donnent pas de descendance ou des descendants stériles. Il n'y a plus de doute que l'isolement reproductif est une barrière efficace contre l'échange de génotypes entre espèces, donc un moyen de préservation de populations spécifiques et distinctes du même genre, qui ont des zones de contact ou habitent les mêmes aires. Dans certains cas l'isolement sexuel est d'autant plus fort, que la provenance géographique des deux espèces est proche (voir DOBZHANSKY et KOLLER⁴). Cela pourrait signifier que ce mécanisme d'isolement se trouve renforcé sous la pression de la sélection naturelle. Mais dans d'autres cas on ne retrouve pas cette corrélation et l'isolement est total entre des espèces qui ne couvrent pas les mêmes aires et n'ont aucun contact. Dans ces conditions le mécanisme d'isolement ne peut guère avoir été renforcé par la sélection naturelle.

Sélection sexuelle intraspécifique: Pour éclaircir l'origine des mécanismes d'isolement sexuel et les modalités de la sélection sexuelle LUTZ⁵ et un peu plus tard STURTEVANT⁶ étaient les premiers à étudier des croisements intraspécifiques entre mutants de *Drosophila melanogaster*. Ils ont été suivis de nombreux auteurs, que nous ne citerons pas en détail, pour ne pas allonger ce bref aperçu (voir revues récentes dans PATTERSON et STONE³, MONTALENTI⁷).

Presque tous les travaux prouvent que les croisements intraspécifiques dans une population mendélienne ne se font pas selon la loi du hasard statistique.

Sans doute par analogie aux modalités bien connues de l'isolement sexuel interspécifique, la majorité des auteurs explique les écarts de la panmixie dans les populations mendéliennes par le choix que les femelles exercent parmi les différents types de mâles qui leur sont présentés.

Prenons un seul exemple. MAYR⁸ a présenté des femelles sauvages sans antennes et des femelles sauvages normales d'abord à des mâles «yellow» et ensuite à des

¹ J. HUXLEY, Amer. Nat. 72, 416 (1938).

² A. STURTEVANT, Genetics 5, 488 (1920).

³ J. PATTERSON et W. STONE, *Evolution in the Genus Drosophila* (New York 1952).

⁴ TH. DOBZHANSKY et P. KOLLER, Biol. Zbl. 52, 589 (1938).

⁵ F. LUTZ, Publ. Carn. Inst. Washington 143, 36 (1911).

⁶ A. STURTEVANT, J. Animal Behav. 5, 351 (1915).

⁷ G. MONTALENTI, Ric. sci. Suppl. 29, 1 (1959).

⁸ E. MAYR, Evolution 4, 119 (1950).

mâles sauvages. Il obtient les pourcentages suivants de femelles fécondées :

	femelles sauvages fécondées en %	
	avec antennes	sans antennes
par mâles «yellow»	44%	4,7%
par mâles sauvages	85%	13,5%

L'auteur conclut que les femelles sauvages choisissent de préférence les mâles sauvages et que les femelles sans antennes perdent leur pouvoir de discrimination. Une autre interprétation nous semble plus plausible. Que les femelles sans antennes s'accouplent rarement pourrait être imputable à leur incapacité de percevoir les stimuli sexuels des mâles ou tout simplement au choc opérateur. Le fait que les mâles «yellow» fécondent moins de femelles avec et sans antennes que le font les mâles sauvages pourrait bien être une conséquence d'une différence de la vigueur des deux types de mâles.

L'expérience suivante fournit un argument convaincant en faveur de cette dernière hypothèse. Quand on met dans des cages à populations des femelles «vermillon» et en d'autres cages à populations des femelles «cinnabar» en présence d'un nombre égal de mâles «vermillon» et de mâles «cinnabar» on trouve dans les deux cas un grand excédent de femelles fécondées par les mâles «cinnabar». Dans les populations qui comportent des femelles «vermillon» les mâles «cinnabar» fécondent 92,9% des femelles; dans les populations comportant des femelles «cinnabar» ils en fécondent 91,1% des femelles. Cette analyse porte sur 2592 femelles. On ne peut guère expliquer ces deux résultats par une tendance homogamique. Et il semble difficile d'admettre que les deux types de femelles aient exactement la même préférence pour les mâles «cinnabar». Les faits confirment plutôt la détermination de l'écart de la panmixie par la différence de la vigueur des mâles «vermillon» et des mâles «cinnabar». L'observation du comportement de couples formés par une femelle «vermillon» ou une femelle «cinnabar» et un mâle «vermillon» ou un mâle «cinnabar» a corroboré notre hypothèse. Les mâles «cinnabar» commencent leur parade nuptiale un peu plus tôt que les mâles «vermillon»; le délai d'attente jusqu'à l'accouplement est beaucoup plus court et on constate d'une manière générale que les mâles «cinnabar» effectuent leur parade nuptiale avec plus d'énergie, de persévérence et de régularité que les mâles «vermillon».

Les auteurs qui opposaient des mouches mutantes à des mouches sauvages constataient un avantage sélectif des dernières et en concluaient que le phénotype sauvage, issu de la sélection naturelle, a toujours un avantage sur les phénotypes mutants. Ces auteurs admettent implicitement et parfois explicitement que le désavantage des types mutants dans la sélection sexuelle est un effet pléiotrope des gènes marqueurs utilisés. Mais des faits désormais bien établis nous obligent de construire une autre hypothèse.

Dans des populations composées de femelles «vermillon», de mâles «vermillon» et de mâles «sauvages»

les mâles mutants fécondent toujours plus de femelles que les mâles sauvages. L'excédent est de 8% quand le nombre de mâles est égal à celui des femelles dans la population et monte jusqu'à 24% s'il y a 95% de mâles dans la population. La série d'expériences comportait 18 populations et 6915 femelles.

En plaçant un mâle pendant 48 h avec 6 femelles dans un tube on obtient aisément une mesure de la vigueur des mâles en comptant la fréquence des femelles fécondées. Ce test prouve que les mâles sauvages de la souche «Oregon R-C» qui fécondent en moyenne 2,68 femelles, sont dépassés par les mâles d'une souche «vermillon», qui fécondent 3,65 femelles; les mâles d'une souche «white» qui fécondent 4,29 femelles et les mâles d'une souche «cinnabar» qui fécondent 4,35 femelles. Cette détermination a été effectuée pour 2029 mâles.

L'avantage des mouches sauvages sur les mouches mutantes dans la sélection sexuelle n'est donc pas une règle générale, bien qu'on le trouve fréquemment.

Pour savoir si les différences entre les valeurs sélectives des mâles par exemple des souches «vermillon» et «cinnabar» sont déterminées par ces deux gènes marqueurs, les deux souches ont été isogénisées entre elles, en passant par l'intermédiaire d'une souche sauvage. Après quarante générations d'échange des deux génotypes les mâles «cinnabar» isogénisés et les mâles «vermillon» isogénisés, ainsi d'ailleurs que les mâles sauvages extraits de cette isogénéisation, fécondent tous en moyenne le même nombre de femelles.

La valeur sélective des mâles dans la sélection sexuelle n'est donc pas un effet pléiotrope des gènes marqueurs. Le nombre élevé de générations, qui était nécessaire pour aboutir à l'isogénéisation, permet de supposer que la vigueur des mâles dépend d'un système polygénique, comme la plupart des facteurs quantitatifs.

Quand on compare le nombre de femelles, fécondées en moyenne par les mâles de souches élevées depuis longtemps au laboratoire, avec celui des mâles de souches fraîchement constituées, on trouve un grand décalage. Les premiers fécondent pendant 48 h en moyenne 2,54 femelles, les derniers par contre fécondent 4,22 femelles. Ces deux moyennes sont établies pour 4960 mâles, répartis en deux lots de sept souches. La différence est hautement significative. Puisque les souches conservées depuis longtemps au laboratoire sont sans aucun doute plus homogènes que celles fraîchement constituées par des mouches capturées dans les populations naturelles, on peut supposer qu'il y a une relation entre la vigueur des mâles et leur hétérozygotie.

On obtient en effet une augmentation spectaculaire du nombre de femelles fécondées par un mâle en croissant deux souches, dont les mâles sont peu vigoureux. Si les mâles des souches «forked» et «sepia» fécondent 23,78% et 28,31% de femelles, les deux types de mâles hétérozygotes réciproques fécondent 74,27% et 78,43% de femelles. D'autres expériences avec d'autres souches

confirment cet effet d'hétérosis pour la vigueur des mâles.

Si on rend une souche de plus en plus homogène, on constate au contraire une diminution notable de la vigueur des mâles. Les mâles d'une souche «cinnabar» par exemple qui fécondaient au départ 84,84% de femelles ne fécondaient plus que 54,39% de femelles après 40 générations de croisements consanguins frères par sœurs.

Pour maintenir la vigueur des mâles d'une souche, il suffit de conserver une population assez nombreuse et d'utiliser à chaque repiquage de 100 à 200 mouches.

Une telle population de mouches hétérozygotes, issues d'un croisement de femelles «forked» avec des mâles «sepia», et maintenue au laboratoire en bouteilles de culture depuis un peu plus de deux ans en repiquage «massif» a prouvé que la vigueur des mâles ne diminue pas pendant cette longue période, qui couvre presque 50 générations, si le degré d'hétérozygotie de la population est conservé.

A la suite de cette série d'expériences on comprend bien pourquoi on a presque toujours trouvé un avantage des mouches sauvages sur les mouches mutantes dans la sélection sexuelle. Les souches mutantes sont presque toutes issues de la descendance d'un seul couple, et elles sont généralement strictement surveillées et protégées contre des contaminations par hybridation involontaire. Les souches sauvages par contre sont souvent constituées au départ par une petite population et par la force des choses plus facilement, bien qu'involontairement, «rénovées» par des mouches sauvages venues de l'extérieur. Le degré d'hétérozygotie d'une souche sauvage – même si elle est élevée depuis un certain temps au laboratoire, doit de ce fait souvent être plus élevé que celui d'une souche mutante. Que ce n'est pas l'avantage du phénotype sauvage sur le phénotype mutant, mais le degré d'hétérogénéité qui détermine la vigueur des mâles se déduit également de l'expérience déjà mentionnée. Les mâles d'une souche «forked» fécondent en moyenne 23,8% des femelles. Les mâles «forked» issus du croisement avec une souche «sepia», qui sont phénotypiquement identiques aux premiers, mais beaucoup plus hétérogènes pour leurs systèmes polygéniques, fécondent en F_1 79,6% des femelles et à partir de la F_2 70,1% des femelles. Les trois autres types de mâles qui apparaissent dès la F_2 dans la même population et qui sont phénotypiquement «sepia», «sepia» et «forked» ou sauvages, fécondent le même nombre de femelles comme les mâles «forked». Il est donc évident que le phénotype sauvage ne confère aux mâles pas le moindre avantage par rapport au phénotype mutant. Et les mâles du même phénotype mutant «forked» sont peu vigoureux ou très vigoureux selon leur hétérozygotie.

Ces résultats obtenus avec relativement peu de souches ne permettent évidemment pas d'exclure d'une manière générale toute influence du phénotype des

mouches sur leur valeur sélective dans la sélection sexuelle. Des gènes comme «vestigial» ou «yellow» par exemple pourraient bien avoir une influence sur la parade nuptiale et par conséquent sur la compétition sexuelle.

Toujours est-il que de tels cas d'effet pléiotropes resteraient plutôt l'exception et que les faits dominants dans la sélection sexuelle intraspécifique sont la réceptivité des femelles dont nous ne parlions pas dans cet article, et la vigueur des mâles.

Or, l'avantage sélectif des mâles hétérozygotes dans la compétition sexuelle pourrait avoir une certaine importance pour le maintien de l'hétérozygotie des populations naturelles. Toutes les études récentes de populations naturelles d'animaux et de plantes révèlent leur hétérogénéité pour des inversions, des gènes léthaux et des gènes avec un effet morphologique. Cette hétérogénéité confère sans doute aux espèces une capacité d'adaptation à des changements saisonniers ou définitifs du milieu. Puisque les mâles hétérozygotes ont une probabilité beaucoup plus élevée que les mâles homozygotes de féconder les femelles, on est en face d'un mécanisme d'homéostasis génétique qui maintient l'hétérozygotie des populations. Ce mécanisme empêche une spécialisation trop poussée des espèces, qui pourrait les mener rapidement dans une voie sans issue qui leur serait fatale. Ici comme ailleurs la spécialisation excessive est néfaste et «contre nature».

Ainsi nous sommes amené à postuler que la sélection sexuelle intraspécifique n'est pas un mécanisme novateur de spéciation par croisements préférentiels homogames, mais au contraire un facteur de conservation de l'hétérozygotie des populations, qu'il maintient de cette façon dans les limites statistiques des normes qui caractérisent les espèces, leur assurant constamment une réserve suffisante de gènes à l'état hétérozygote qui leur permet d'évoluer sous la pression de la sélection naturelle.

Les travaux récents sur la sélection sexuelle nous incitent à mieux séparer l'isolement reproductif interspécifique, qui empêche l'échange de gènes entre espèces, de la sélection sexuelle intraspécifique, qui mène au contraire à un brassage optimal des génomes à l'intérieur d'une espèce.

Un mémoire contenant tous les résultats *in extenso* sera publié ailleurs.

Zusammenfassung

Von Darwins Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl ausgehend werden einige Resultate experimenteller Forschung dargestellt, die auf neue Aspekte dieser Frage hinweisen. Es wird der qualitative Unterschied zwischen interspezifischer und intraspezifischer geschlechtlicher Zuchtwahl aufgezeigt. Die erstere hindert den Genaustausch zwischen den Arten, die letztere dagegen führt zu einem optimalen Genaustausch innerhalb einer Art. Es werden die Rolle der Weibchen und Männchen, der selektive Wert des Wildtypus verglichen mit Mutanten und die genetische Basis der Aktivität der Männchen diskutiert.