

Ein Maß für diese Strahlintensität bildet vielleicht auch die Aktivität künstlich hergestellter radioaktiver Präparate. Um ein anschauliches Beispiel zu geben, sei erwähnt, daß mit $30 \mu\text{A}$ 7 Millionen Protonen das Positronen ausstrahlende radioaktive Zinkisotop Zn^{63} in einer Stärke von über 100 Millicurie erhalten wird. Diese Aktivität entspricht einer Umwandlung von 4000 Millionen Zinkatomen pro Sekunde.

Da bei hoher Protonenenergie der häufigste Kernprozeß, das Herausschlagen eines Neutrons durch das einfallende Proton ist, stellt das Cyclotron während der Bestrahlungen mit Protonen auch eine starke Neutronenquelle dar. Die Intensität einer Neutronenquelle wird vielfach durch die Äquivalenz mit einer Standard-Neutronenquelle, bei der die Neutronen durch die Radium-Alpha-Strahlung in Beryllium ausgelöst werden, ausgedrückt. Wird die Neutronenstärke, wie wir sie unter anderem während der Bestrahlung von Kupfer gemessen haben, in dieser Einheit angegeben, so würden zu ihrer Erzeugung etwa 3 kg Radium nötig

sein. Die vom Cyclotron ausgehende starke Neutronenstrahlung macht sich beispielsweise dadurch bemerkbar, daß Silbermünzen in den Taschen von Personen, die sich während der Bestrahlung in mehreren Metern Distanz vom Cyclotron, durch die Wassertanks geschützt, aufhalten, infolge von Neutroneneinfangung nach kurzer Zeit schon merkliche Radioaktivität aufweisen.

Die ETH.-Anlage ist seit einem Jahr in Betrieb. Sie wurde bisher stets (im Gegensatz zu fast allen andern Anlagen dieser Art, welche mit Deutonen arbeiten) zur Beschleunigung von Protonen benützt. Wenn das Cyclotron für therapeutische Zwecke, speziell als intensivste Neutronenquelle oder zur Herstellung von maximal-intensiven Präparaten für biologische Zwecke dienen soll, so muß es allerdings mit Deutonen statt mit Protonen betrieben werden. Jedoch sind die mit schnellen Protonen hervorgerufenen Kernumwandlungen bis jetzt sehr wenig studiert, und sie bieten dem Kernphysiker eine schier unerschöpfliche Fülle an interessanten Fragestellungen dar.

L'évolution de la formule chromosomiale chez les Vertébrés

Par R. MATTHEY, Lausanne

(Suite)

4. Etat actuel de nos connaissances

Si la bibliographie d'OGUMA et MAKINO (1937) renferme près de 600 références, ce nombre ne doit pas faire illusion: nos connaissances actuelles sur les chromosomes des Vertébrés sont bien inférieures à ce que le chiffre énoncé pourrait donner à penser: un nombre considérable de travaux sont en effet dépourvus de toute valeur. Ceci provient de ce que, pendant très longtemps, des méthodes adéquates de fixation ont manqué, le problème purement technique étant ici bien plus difficile à résoudre que chez la plupart des Invertébrés. De ce point de vue technique, nous devons d'ailleurs distinguer plusieurs cas: les Amphibiens offrent, d'entre les Vertébrés, les conditions d'étude les plus favorables; les cellules sont très grandes et le nombre de chromosomes est rarement élevé. Beaucoup de fixateurs classiques donnent, appliqués à ce matériel, des images satisfaisantes; il s'ensuit que ce groupe est, de beaucoup, le mieux connu, les acquisitions récentes étant venues s'ajouter aux anciennes au lieu de les remplacer. Je citerai ensuite les Mammifères: des pièces traitées par le Bouin-Allen (PAINTER, 1921) ou par le Flemming acétique (WINWARTER dès 1900) permettent, lorsque la fixation est bien réussie, d'établir le nombre de chromosomes et de préciser les grands traits de leur morphologie. Ces

méthodes ont cependant été complètement éclipsées, à partir de 1928, par l'emploi des fixateurs chromosomisés sans acide acétique, dont l'introduction dans la technique est due à MINOUCHI. Le champ d'action de ces liquides fut étendu aux Reptiles par K. NAKAMURA, puis par MATTHEY. Et ce groupe, sur lequel nous n'avions jusqu'alors que des données très rares, put être activement travaillé: je montrai notamment que la digamétie mâle décrite par PAINTER (1921) et par DALCQ (1921) n'existait pas en réalité. La découverte de MINOUCHI a donc permis à la cytologie descriptive des Mammifères (MAKINO, OGUMA, MATTHEY, TATEISCHI) et des Reptiles (NAKAMURA, MATTHEY) de prendre un essor rapide. Et les nouveaux fixateurs se révélèrent applicables aux Amphibiens chez lesquels ils donnent des résultats splendides (IRIKI, MAKINO, SATO). Enfin la technique de MINOUCHI convient également aux Poissons, classe longtemps délaissée, et dont un certain nombre d'espèces ont été analysées par IRIKI et MAKINO.

Le résultat le plus marquant que nous devons aux fixateurs chromo-osmiés, c'est la démonstration de l'inexistence de chromosomes sexuels morphologiquement identifiables chez les Poissons, les Amphibiens et les Reptiles, et de la généralité du type $\text{♂XY} - \text{♀XX}$ chez les Mammifères (MATTHEY, 1936 jusqu'à 1942).

Restent alors les Oiseaux: ici, la méthode de choix est encore à trouver: OGUMA est le seul auteur qui, par l'emploi de fixateurs renfermant de l'acide osmique et du chlorure de platine, a su obtenir des figures impeccables, et dont, au cours de plusieurs saisons d'essais, je n'ai pu réaliser l'équivalent. J'ai par contre montré (MATTHEY, 1939) par l'analyse critique de la littérature que les auteurs décrivant une digamétie de type ♂XX—♀XY (ou XO) n'avaient jamais apporté la preuve cytologique de leur conclusion. Comme chez les Reptiles, l'existence d'hétérochromosomes différenciés est des plus douteuse.

Suivant maintenant l'ordre systématique, nous pouvons ébaucher le tableau général que voici:

Poissons. Les observations sûres sont encore très peu abondantes et se rapportent presque toutes à des Téléostéens (MAKINO, IRIKI, PROKOFIEVA); leur nombre ne dépasse guère la vingtaine. Les Cyclostomes ne sont connus que par l'ancien travail de SCHREINER (1904) et nous ignorons tout des Ganoïdes, cartilagineux ou osseux. Sur les Elasmobranches, nous possédons une étude de MAKINO, lequel a fixé les conditions chromosomiques chez un Squalé et chez une Raie, et une note de moi-même se rapportant à *Scyllium*. L'un des trois Dipneustes actuels, *Lepidosiren paradoxa*, a été admirablement étudié par AGAR en 1911, alors que les observations récentes de WICKBOM (1945) sont basées sur un matériel bien insuffisant emprunté au *Ceratodus* et au Protoptère. Il est en somme impossible d'avoir une vue d'ensemble sur la Classe des Poissons, qui, d'après les quelques sondages effectués jusqu'ici, apparaît très hétérogène.

Amphibiens. Les Urodèles sont mieux connus que les Anoures et les résultats obtenus assez nombreux pour qu'il soit possible de tracer un tableau pas trop incomplet des conditions cytologiques dans ce groupe.

Reptiles. Le *Sphenodon* a été très bien étudié par KEENAN (1932); un grand nombre de Lacertiliens et d'Ophidiens ont servi de sujet d'étude à NAKAMURA et à moi-même; les Chéloniens ne sont par contre connus que par l'analyse d'un très petit nombre d'espèces (NAKAMURA, MATTHEY, OGUMA, RISLEY). Les Crocodiliens, à l'exception d'une étude incomplète et encore inédite que j'ai faite sur *Alligator mississippiensis* (2N=42) sont totalement inexplorés.

Oiseaux. Les seules données certaines sont celles d'OGUMA qui a étudié une dizaine d'espèces (*Steganopodes*, *Tubinares*, *Columbae*, *Lari*, *Alcae*). Tous les autres travaux, ceux qui, en particulier se rapportent à la Poule, sont plus ou moins entachés d'incertitude.

Mammifères. Les Monotrèmes sont inconnus; les Marsupiaux et les Euthériens ont fait l'objet de travaux relativement nombreux; une centaine d'espèces ont été bien analysées.

Cette brève esquisse nous permet de mesurer l'insuffisance de nos connaissances sur la cytologie chromosomique des Vertébrés, cette insuffisance découlant de raisons essentiellement techniques: alors que le Botaniste travaillant sur des Phanérogames est à peu près certain d'obtenir rapidement des images mitotiques claires, le spécialiste des Vertébrés — autres que les Amphibiens — doit, trop souvent, se rapporter au hasard: les méthodes les meilleures demeurent capricieuses et, sur 20 pièces traitées de façon identique, il y en aura peut-être une dont la fixation sera correcte! J'insiste fortement sur la difficulté de l'étude et sur le caractère lacunaire des résultats qu'elle fournit, ceci pour excuser la modestie des tentatives de généralisation auxquelles nous allons nous livrer.

L'absence de documents certains est particulièrement regrettable dans le cas des animaux auxquels la phylogénèse attribue une position spécialement importante: nous ne savons rien de l'*Amphioxus* et très peu des Cyclostomes; un Poisson comme le Polyptère, dont les affinités, crossoptérygiennes ou ganoïdes, sont discutées, n'a pas été étudié; l'authentique Crossoptérygien *Coelacanthus*, connu par un seul exemplaire découvert peu avant la guerre dans l'Atlantique sud-africain, attendra vraisemblablement longtemps des investigations cytologiques précises. Parmi les Amphibiens et les Reptiles, nous ne déplorons guère que l'absence de documents relatifs aux Crocodiliens, alors que chez les Mammifères, c'est le groupe des Monotrèmes qui a été complètement délaissé: les anciennes investigations de BENDA sont ici sans valeur et l'étude des *Prototheria*, dont les affinités sont si mystérieuses, serait hautement désirable. Certes, il ne faut pas trop tableur sur les critères phylétiques que l'on peut tirer de la cytologie comparée, mais il est un problème évolutif du plus haut intérêt qui se pose à propos de ces êtres: possèdent-ils, comme les Mammifères, des hétérochromosomes identifiables, ou bien, comme les Reptiles, en sont-ils dépourvus?

5. La portée explicative de la théorie de Robertson

J'ai déjà signalé que les cas explicables par la théorie de ROBERTSON le seraient également par l'hypothèse de translocations réciproques. Si je donne la préférence au mécanisme robertsonien, c'est en raison du fait que sa puissance explicative est supérieure: la translocation mutuelle ne rend pas compte de la variation du nombre de centromères, tout au plus elle peut admettre la perte éventuelle de ces formations. Il s'ensuit que, dans cette hypothèse, les espèces présentant un nombre élevé de chromosomes seraient les plus primitives, l'évolution ayant entraîné une diminution dans l'effectif kinétochorien. Il est en effet improbable que des processus aussi compliqués que ceux imaginés par DUBININ (1936) pour obtenir des *Drosophila melanogaster* à 10 chromosomes aient souvent joué un rôle effectif dans

la transformations cytologique des êtres vivants. La théorie des translocations ne nous dit pas non plus comment il se fait que le nombre de « bras » soit souvent une constante dans un groupe donné. Or, cette constance, si frappante, nous devons en rendre compte, alors même qu'elle présente des exceptions; ces exceptions, que nous connaissons déjà dans le genre *Drosophila*, ne sont pas trop embarrassantes et peuvent

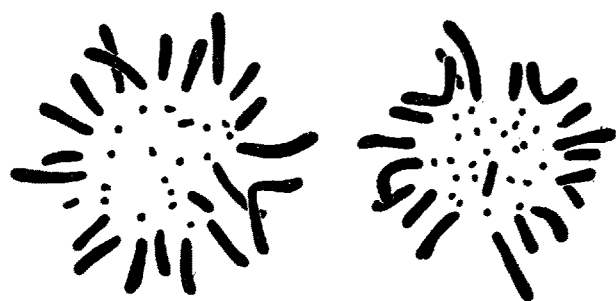


Fig. 13. Les deux types d'assortiments chromosomiques chez *Gerrhonotus scincicauda* (d'après MATTHEY, 1933).

trouver leur modèle dans les résultats de MILLER exposés précédemment: les inversions péricentriques, en modifiant la position du centromère, nous font comprendre la genèse de telles déviations.

Dans l'hypothèse de ROBERTSON, au contraire, nous saisissons immédiatement pourquoi le nombre des bras est une constante. D'autre part, sachant que dans certaines conditions le centromère peut se scinder, la variation numérique des kinétochores s'explique aisément. Nul besoin de postuler que les formes primitives aient eu un nombre maximum de chromosomes, ce qui, nous le verrons, ne correspond pas toujours à la réalité.

Examinons maintenant un certain nombre de cas, où l'hypothèse robertsonienne se vérifie avec une précision parfaite, ou relative, cette dernière éventualité trahissant l'intervention de processus différents.

a) *Variation au sein de l'espèce.* *Gerrhonotus scincicauda* est un Saurien de la famille des Anguidae et son habitat est nord-américain. J'ai pu montrer (1931, 1933) que l'espèce, d'ailleurs très variable, est vraisemblablement formée d'individus de trois types cytologiques, les deux premiers étant identifiés:

- 1^{er} type: 20 grands chromosomes dont 2 V et 24 m-chromosomes;
- 2^e type: 21 grands chromosomes dont 1 V et 24 m-chromosomes (fig. 13);
- 3^e type: 22 grands chromosomes télomitiques et 24 m-chromosomes.

A la méiose, étudiée seulement dans le type 1, il y a formation d'un volumineux bivalent en V; dans le type 2, seules les cinèses diploïdes me sont connues; ce type 2 doit dériver d'un croisement entre 1 et 3; le V unique de 2 a donc deux bâtonnets comme homologues: ceux-ci étant dotés chacun d'un centromère,

l'élément atélomitique, de nature robertsonienne, ne se conçoit pas autrement que muni de 2 centromères. En tout cas, la dérivation robertsonienne ne fait pas de doute.

b) *Variation au sein du genre.* Chez la plupart des Lézards européens, *Lacerta muralis*, *L. agilis*, *L. viridis*, *Psammodromus hispanicus*, *Tropidosaurus algirus* (MATTHEY, 1928, 31, 33, 38) et chez les *Takydromus* japonais (NAKAMURA, 1928—35), il existe une formule chromosomique semblable, soit 36 chromosomes télomitiques de longueur régulièrement décroissante et une paire de m-chromosomes; ces m-chromosomes manquent au *L. vivipara* (OGUMA, 1934). Chez le *Lacerta ocellata* du midi de l'Europe, les m-chromosomes sont présents, mais il y a en tout 36 chromosomes dont une paire de grands V (fig. 14). A ce propos, remarquons que, d'une manière générale, les Vertébrés d'un même genre ont la même formule chromosomique; les exceptions à cette règle sont relativement rares; nous en verrons plus loin quelques exemples.

c) *Variation au sein de la famille.* Deux familles de Batraciens nous démontrent un type robertsonien de variation cytologique. Les Amphibiens apodes sont représentés par une seule famille, celle des *Coeciliidae* dont SESHACHAR (1937, 39) a étudié deux genres: chez

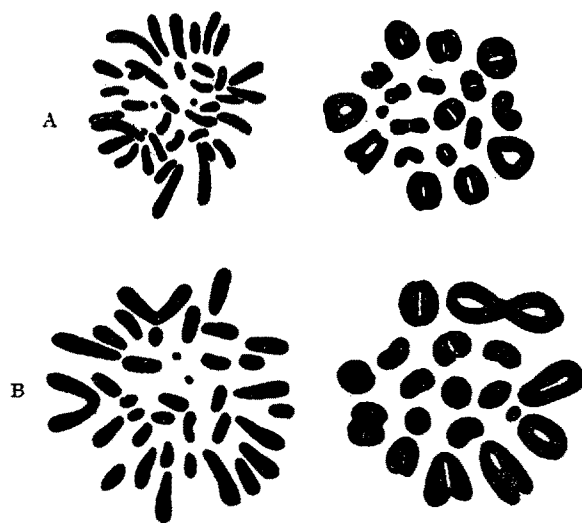


Fig. 14. Assortiment chromosomique: A) de *Psammodromus hispanicus*; B) de *Lacerta ocellata* cinèses diploïdes et haploïdes (d'après MATTHEY, 1938).

Ichthyophis glutinosus, il y a 42 chromosomes (fig. 15), alors que *Uraeotyphlus narayani* en possède 36. Mais la première espèce ne compte que 10 V, alors que la seconde en révèle 16. Dans les deux genres, le nombre fondamental (= nombre de bras) est le même et égal à 52.

Parmi les Urodèles, la famille des *Amphiumidae* est basée sur trois genres seulement¹, dont deux ont été

¹ D'après NOBLE (1931), les *Megalobatrachus* et *Cryptobranchus* constituent une famille indépendante.

bien étudiés, *Megalobatrachus japonicus* par IRIKI (1932), *Cryptobranchus allegheniensis* par MAKINO (1935). Ces espèces ont respectivement 64 et 62 chromosomes (fig. 16). Chez *Cryptobranchus*, nous trouvons 6 paires d'atélomitiques, 9 paires de « bâtonnets » et 32 *m*-chromosomes; *Megalobatrachus* est doté de 5 paires d'atélomitiques, de 11 paires de « bâtonnets » et de 32 *m*-chromosomes. Les homologies sont évidentes et on été soulignées par MAKINO dans un schéma que je reproduis ici (fig. 17).

d) *Variation au sein d'unités systématiques supérieures.* Le plus bel exemple que l'on puisse proposer est celui des *Lacertilia* (fig. 18) dont les types familiaux peuvent être, presque tous, reliés entre eux par la théorie de ROBERTSON (MATTHEY, 1931—38). En effet, si nous comptons le nombre de bras, nous constatons

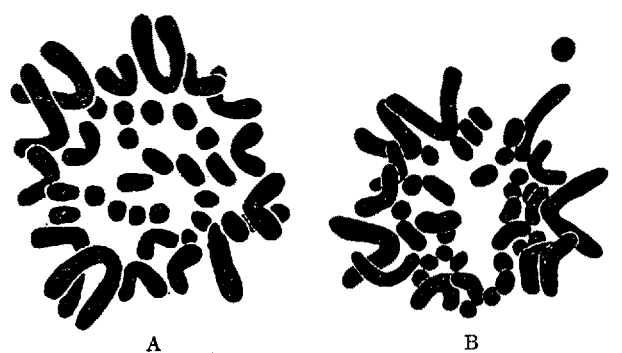


Fig. 15. Assortiment chromosomique: A) de *Uraeotyphlus narayani*; B) de *Ichthyophis glutinosus* (d'après SESHACHAR, 1936—39).

que, sur 16 familles il y en a 7 où ce nombre fondamental (*N. F.*) est de 48 (*Chamaeleontidae*, *Iguanidae*, *Helodermatidae*, *Varanidae*, *Xantusiidae*, *Gerrhosauridae*, *Amphisbaenidae*), ces sept familles possédant toutes 24 *m*-chromosomes à l'exception des Caméléons où il y en a 12. Chez les *Agamidae*, *Anguidae*, *Tejidae*, il se rencontre, outre ce même *N. F.* de 48, des cas où la numération aboutit à des chiffres très voisins, 46 et 50; de telles déviations sont en général aisément explicables: le Teju (*Tupinambis teguixin*) possède 10 *V*,

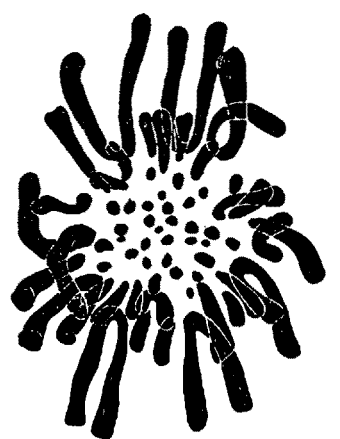


Fig. 16. Assortiment chromosomique de *Cryptobranchus allegheniensis* (d'après MAKINO, 1935).

6 Exper.

deux petits macrochromosomes en « bâtonnets » et 24 *m*-chromosomes; la comparaison avec les formes à 12 *V* montre que c'est la paire d'atélomitiques la plus



Fig. 17. Homologies chromosomiques de *Cryptobranchus* et de *Megalobatrachus* (d'après MAKINO, 1935).

petite qui manque pour être vraisemblablement représentée par les deux bâtonnets; une inversion discentrique permet de saisir comment le *N. F.* est abaissé ici de 48 à 46.

Nous avons donc, jusqu'ici, la série robertsonienne suivante:

<i>Agamidae (pro parte)</i>	12 <i>V</i>	0 <i>I</i>	24 <i>m</i> -chromosomes (12 chez <i>Chamaeleon</i> !)
<i>Chamaeleontidae</i>			
<i>Amphisbaenidae</i>			
<i>Iguanidae</i>			
<i>Gerrhosauridae</i>	10 <i>V</i>	4 <i>I</i>	„
<i>Helodermatidae</i>			
<i>Varanidae</i>	8 <i>V</i>	8 <i>I</i>	„
<i>Xantusiidae</i>	6 <i>V</i>	12 <i>I</i>	„
<i>Anguidae (pro parte)</i>	4 <i>V</i>	16 <i>I</i>	„

Chez l'Agamide *Japarula* (NAKAMURA, 1931) et chez les *Zonuridae* dont j'ai examiné une seule espèce, les 24 *m*-chromosomes sont présents, mais le *N. F.* est abaissé à 46, les 22 macrochromosomes étant tous télomitiques; il en est de même chez les *Anguidae* du genre *Gerrhonotus* (voir plus haut). Chez les *Geckonidae*, c'est à un *N. F.* de 38 (*Gymnodactylus*) à 46 (*Hemidactylus*) que nous avons affaire. Les *Lacertidae* et les *Scincidae* ont un *N. F.* de 38; mais, chez eux, il n'y a plus qu'une paire de *m*-chromosomes et il y a de nombreuses et excellentes raisons d'homologuer les 12 éléments les plus petits aux 24 *m*-chromosomes des familles où ces éléments existent! je serais enclin à admettre ici des translocations mutuelles avec élimination de centromères. Les *Aniellidae* ont un nombre fondamental de 32 seulement, leur formule se décomposant en 8 grands atélomitiques, 8 grands télomitiques et 8 petits télomitiques; les deux premières catégories correspondant exactement à un assortiment de type *Varanus*, la troisième renfermerait les 24 *m*-chromosomes, ce qui implique une fusion 3 à 3 de ces éléments. Ici encore, il faudrait faire appel à des translocations suivies d'une élimination progressive de

sis); 3) chez les Urodèles, il y a, tantôt 24 atélomitiques disposés en couronne autour d'une plaque vide (cf. fig. 12B), tantôt un nombre approximativement égal de grands chromosomes encerclant de nombreux éléments plus petits (fig. 12A). Le premier type, il est tentant de le dériver du second par disparition complète des *m*-chromosomes. Nous arrivons ainsi à la conclusion que les *m*-chromosomes, devenus inertes, peuvent disparaître, ce qui nous donne une base nouvelle pour la compréhension de *N.F.* inférieurs à 48. Et cette valeur de 48 devient très significative: elle représente pour nous le nombre de base¹ des Lacertiliens.

Dans un certain nombre de cas, la théorie de ROBERTSON s'applique encore, mais avec bien moins de précision. Nous pouvons simplement affirmer que, pour un groupe donné, le nombre de chromosomes est d'autant moins élevé qu'il y a plus de *V* présents dans la formule chromosomique. En ce qui concerne plus spécialement les Mammifères, une difficulté particulière se présente dans le décompte des atélomitiques. En effet, si, chez les Reptiles, il y a uniquement des *V* bien nets, et, d'autre part, des éléments dont l'attachement — terminal ou subterminal — est suffisamment proche de l'extrémité pour que l'on puisse parler de bâtonnets, il n'en est plus de même chez les Mammifères où des chromosomes à kinétochore submédiâns se rencontrent souvent, formant une catégorie de transition difficile à intégrer dans un schéma théorique quelque peu rigide. Passons maintenant en revue quelques uns de ces cas difficiles.

Huit espèces de *Hynobius* (Urodèles) (fig. 19), ont été étudiées par MAKINO (1932—36) qui arrive aux résultats suivants:

Espèce	2N	Atélomitiques	N. F.
<i>H. retardatus</i>	40	22	62
<i>H. lichenatus</i>	58	18	76
<i>H. tokyoensis</i>	56	20	76
<i>H. nigrescens</i>	56	20	76
<i>H. leechi</i>	56	20	76
<i>H. dunni</i>	56	20	76
<i>H. kimurai</i>	56	20	76

Nous voyons que, si pour 6 espèces, il existe un *N.F.* de 76, la septième ne possède que 62 «bras»; une espèce assez voisine, *Salamandrella keyserlingii* est dotée de 62 chromosomes représentant 74 «bras».

Les *Gekkonidae* (*Lacertilia*) forment une famille nombreuse dont quatre espèces ont été l'objet d'investigations cytologiques de la part de NAKAMURA (1932) et de MATTHEY (1931—33):

¹ A ne pas confondre avec le «nombre fondamental» *N.F.* Celui-ci exprime le nombre de «bras», celui-là le nombre de chromosomes.

Espèce	2N	Atélomitiques	N. F.
<i>Tarentola mauretunica</i> .	42	—	42
<i>Gekko japonicus</i>	38	4	42
<i>Hemidactylus bowringii</i> .	46	—	46
<i>Gymnodactylus milliusi</i> .	38	—	38

Le *N.F.* varie donc de 38 à 46 sans atteindre jamais sa valeur théorique de 48.

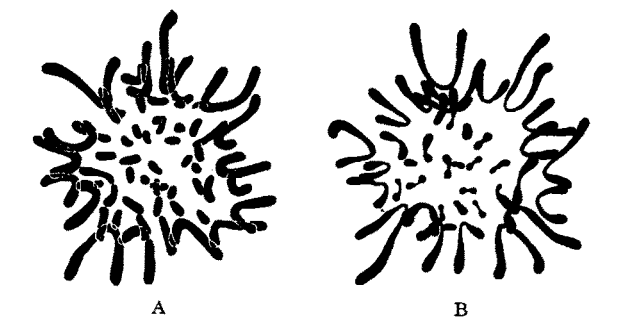


Fig. 19. Assortiment chromosomique: A) de *Hynobius lichenatus*; B) de *H. retardatus* (d'après MAKINO, 1932).

Les Chéloniens n'ont été abordés que par quatre auteurs (MATTHEY, 1931, NAKAMURA, 1935, RISLEY, 1936, OGUMA, 1937) ayant étudié chacun une espèce.

Espèce	2N	Atélomitiques	N. F.
<i>Emys orbicularis</i>	50	4	54
<i>Clemmys japonica</i>	52	8	60
<i>Sternotherus odoratus</i> . .	50	4	54
<i>Amyda japonica</i>	64	6	70

Ici encore, il n'y a pas de *N.F.* bien constant et la relation *V/I* n'apparaît même pas. De nouvelles investigations seraient intéressantes.

Parmi les Rongeurs, la sous-famille des *Microtinae* (Campagnols) a livré, dans ces dernières années, des données relatives à 9 espèces; je réunis ici les résultats de CROSS (1931), OGUMA (1935—37), TATEISHI (1937), RENAUD (1938). J'ai personnellement analysé les cinèses de *Microtus nivalis*, mais je n'ai rien publié à ce sujet.

Espèce	2N	Atélomitiques	N. F.
<i>Arvicola sherman</i>	36	26	62
<i>Microtus montebelli</i> . .	32	22	54
<i>M. townsendii</i>	50	—	50
<i>M. arvalis</i>	46	12	58
<i>M. nivalis</i>	56	—	56
<i>M. kikuchii</i>	28	?	?
<i>Eothenomys melanogaster</i>	56	—	56
<i>Evotomys glareolus</i> . . .	56	—	56
<i>E. bedfordiae</i>	56	—	56

Le *N.F.* varie donc de 50 à 62 et le rapport *V/I* varie conformément à notre hypothèse (fig. 20). Un dernier cas fait par contre sauter les cadres de notre conception théorique et nous amène à quelques considérations finales sur le sens de la formule chromosomique. Ce cas, c'est celui des *Myoxidae* étudiés par mon élève P. RENAUD (1938).

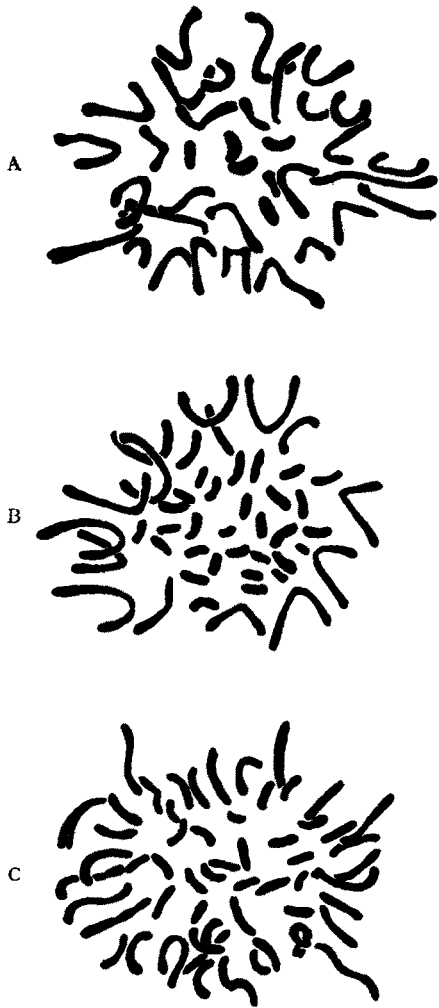


Fig. 20. Assortiment chromosomique: A) de *Arvicola shermani*; B) de *Microtus arvalis*; C) de *Evotomys glareolus* (d'après RENAUD, 1938).

Il existe quatre espèces de *Myoxidae* en Europe centrale; la spermatogénèse, chose curieuse, se déroule durant le sommeil hivernal, de janvier à février. L'analyse cytologique aboutit aux résultats suivants:

Espèce	2N	Atéloomi- tiques	N. F.
<i>Dyromys nitedula</i> . . .	48	30—36	78—84
<i>Muscardinus avellanarius</i>	48	22—28	72—76
<i>Eliomys quercinus</i> . . .	52	20—24	72—76
<i>Glis glis</i>	62	34	96!

Le Loir (*Glis*) (fig. 21) a autant de *V* que le *Dyromys*, alors que ces deux espèces comptent respectivement 62 et 48 chromosomes. Faut-il entrevoir un mécanisme d'inversions péricentriques consécutif à un mécanisme robertsonien? Faut il avancer l'hypothèse de la polyploidie? La question, actuellement insoluble, peut être tout au moins précisée dans une certaine mesure, si

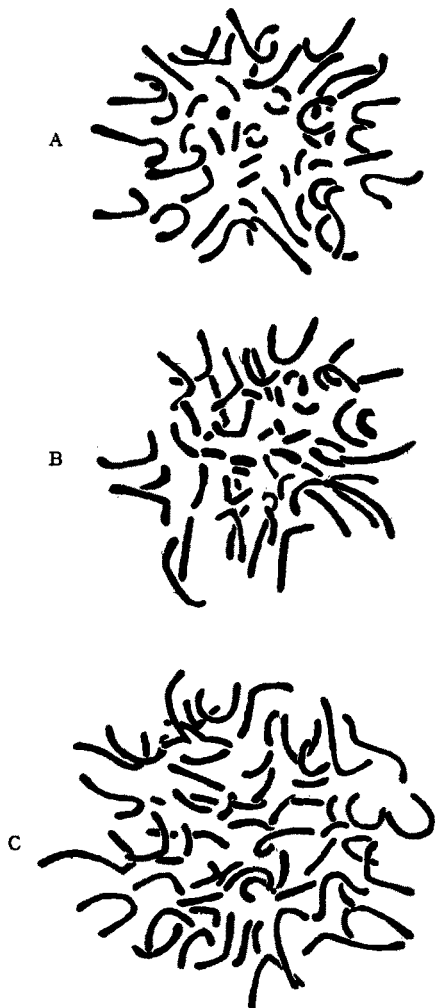


Fig. 21. Assortiment chromosomique: A) de *Muscardinus avellanarius*; B) de *Eliomys quercinus*; C) de *Glis glis* (d'après RENAUD, 1938).

nous cherchons maintenant à comprendre la significations des formules chromosomiques.

6. Le nombre des chromosomes et l'évolution des Vertébrés

Je n'envisagerai ici que les trois classes de Vertébrés dont l'exploration cytologiques est suffisamment avancée, laissant donc complètement de côté le cas des Poissons et celui des Oiseaux.
Amphibiens. Pour O. KUHN (1939), les trois ordres actuels se sont séparés très précocement, soit au Dévonien. Les Lépospondyles carbonifères se prolongent par les Apodes, et les Adélospondyles par les Urodèles.

Les Anoures dérivent de la souche plus primitive qui donna naissance aux Ichthyostégides dévoniens, puis, plus tard, à de nombreux groupes, les uns prototypes reptiliens (*Cotylosauria*, *Seymouriamorpha*), les autres purement amphibiens: parmi ceux-ci les Rachytomes du Carbonifère et du Permien, auxquels se rattachent les *Salientia* actuels.

À l'intérieur de l'Ordre des Urodèles, NOBLE (1931) établit une série évolutive: les *Hynobiidae* sont les plus anciens et les moins spécialisés; viennent ensuite, par rang de spécialisation croissante, les *Cryptobranchidae*, *Sirenidae*, *Proteidae*, *Ambystomidae*, *Salamandridae*, *Amphiumidae*, *Plethodontidae*. Or, cette série correspond à des valeurs numériques décroissantes en ce qui concerne le nombre de chromosomes. Les *Hynobiidae* sont caractérisés par la possession de 40–60 éléments ($N.F. = 76$); chez les *Cryptobranchidae*, il y en a 62 ou 64 ($N.F. = 70$); les *Ambystomidae* ont 28 chromosomes et les *Salamandridae* 24 ($N.F. = 48$). Cette sériation confirme le résultat, auquel nous étions arrivés par une autre voie, à savoir que le petit nombre de chromosomes résulte de la disparition des *m*-chromosomes (également de l'association des *I* en *V*) et doit être considéré comme un phénomène secondaire.

Si nous examinons maintenant la figure 22, nous voyons que la plupart des Urodèles actuels ont, précisément, un nombre peu élevé de chromosomes. Ceci

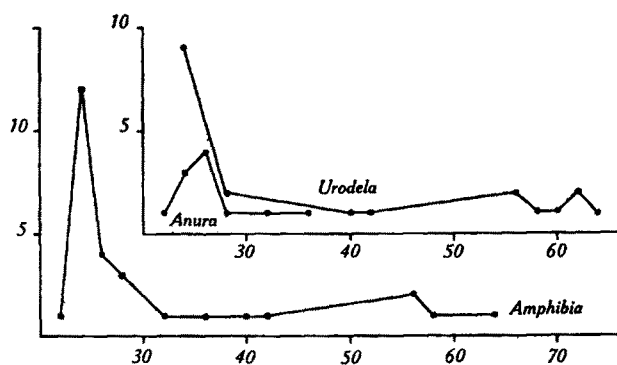


Fig. 22. Fréquences respectives des divers nombres diploïdes connus chez les Amphibiens (courbe du bas) et chez les Urodèles et Anoures (courbe du haut). En abscisse, le chiffre de chromosomes; en ordonnée, le nombre de cas où ces chiffres se rencontrent.

parle en faveur d'une élimination déjà très avancée des types anciens et de la substitution à ceux-ci de formes spécialisées modernes. Nous dirons donc que, chez les Urodèles primitifs, le nombre de chromosomes, relativement élevé, devait dériver d'un $N.F.$ voisin de 76, ce $N.F.$ étant ramené à 48 dans les familles les plus évoluées.

Étendons notre enquête aux Anoures: la variation numérique est beaucoup moins étendue ($2N = 22 - 36$). D'après NOBLE, la spécialisation irait croissant dans la série *Discoglossidae*, *Pipidae*, *Pelobatidae*, *Ranidae*, *Brevicipitidae*, *Bufo*nidae, *Hylidae*. Ici encore, nous notons que les nombres les plus élevés (*Discoglossidae*:

$2N = 28 - 32$; *Pipidae* $2N = 36$) se rencontrent à la base de la série, alors que les *Bufo*nidae, qui sont les plus élevés, possèdent aussi le nombre le plus faible de chromosomes (22). Les différences sont moins tranchées que chez les Urodèles et nous avons l'impression que l'Ordre des Anoures est plus pauvre en types archaïques que ce n'est le cas pour les *Caudatae*.

Reptiles. D'après O. KUHN (1937), Ophidiens et Sauriens ne se sont séparés qu'à la fin du Crétacé. Il faut remonter au Permien pour trouver une souche

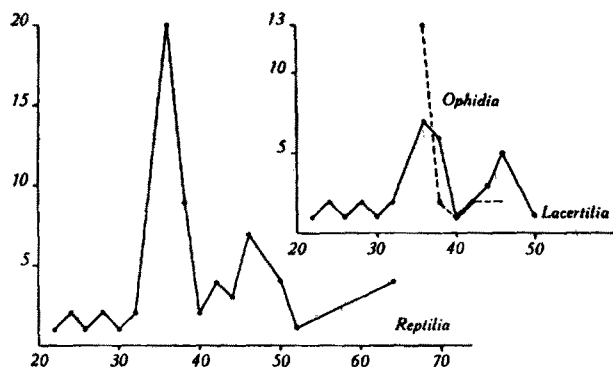


Fig. 23. Même représentation que dans la fig. 22. Reptiles dans leur ensemble; Ophidiens et Lacertiliens.

commune à ces deux ordres et à ceux des Rhynchocéphales et Crocodiliens, ces derniers ayant divergé au Trias. Les Chéloniens, dès le Permien, ont évolué séparément.

Chez les *Lacertilia*, dont presque tous les types familiaux sont cytologiquement connus, on remarquera (fig. 23) la fréquence des nombres chromosomiques 36 et 38. Un deuxième maximum se rencontre pour 46, les valeurs extrêmes étant 24 et 50. Un autre chemin nous avait amené à un nombre fondamental de 48 dans ce groupe. Il semble donc que les processus d'union de télomitiques en atélomitiques tendent à trouver un équilibre autour des valeurs 36–38 d'une part, 46 d'autre part. Chez les Ophidiens, où le $N.F.$ est le même, la majorité des espèces étudiées montre de nouveau 36 chromosomes, la variation étant plus faible que chez les Sauriens. Au point de vue évolutif, les familles de *Lacertilia* les plus évoluées (GADOW, 1909, CAMP, 1923), *Agamidae*, *Chamaeleontidae*, *Iguanidae*, sont aussi celles, où le nombre de chromosomes est le plus petit (12 *V*!). Mais ces familles ne sont pas arrivées à un degré de spécialisation aussi avancé, cytologiquement, que celui des *Salamandridae* parmi les Urodèles: elles conservent encore leurs *m*-chromosomes et n'exhibent donc jamais un fuseau creux.

Les Chéloniens, issus d'une souche précocement ségréguée, ont un nombre de chromosomes élevé ($N.F. = 54 - 70$), particularité qui se retrouve chez les Oiseaux.

En somme, l'analyse des données fournies par les Amphibiens et les Reptiles nous amène à des résultats cohérents: dans les deux cas, nous aboutissons

à la conclusion qu'un nombre élevé de chromosomes représente un état primitif; dans les deux cas aussi, nous fixons ce nombre primitif, exprimé en télomitiques, aux environs de 70. Et dans les deux cas, l'évolution entraîne, soit par formation d'atélomitiques toujours plus nombreux, soit par l'élimination des *m*-chromosomes, une nouvelle stabilisation du *N.F.* aux environs de 48. Les Mammifères vont maintenant nous proposer un problème plus compliqué, ce qui était déjà le cas, lorsque nous avons tenté d'appliquer à ces animaux la théorie de ROBERTSON.

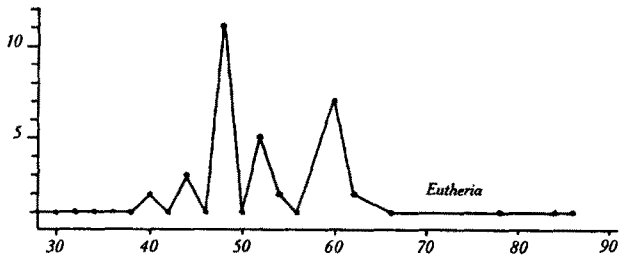


Fig. 24. Même représentation que dans la fig. 22. Mammifères euthériens.

Mammifères. Les Marsupiaux et les Euthériens représentent deux phylums séparés au moins depuis le Trias (BOULE, 1935). Au point de vue chromosomique, les Marsupiaux ont le plus souvent 22 chromosomes, les chiffres 14, 16, 20 et 28 étant également connus. Ce chiffre de 28, maximum rencontré chez un Marsupial, correspond au minimum relevé chez les Euthériens (*Sciurus carolinensis leucotus*, d'après KOLLER, 1936). Ces derniers ont un nombre de chromosomes qui varie de 28 à 86, les fréquences les plus élevées s'observant pour les valeurs 48, 52 et 60 (fig. 24). Les données sont encore insuffisantes pour que nous puissions saisir la signification de ces chiffres. D'une manière générale, comme PAINTER l'avait déjà reconnu en 1925, les ordres considérés comme peu spécialisés ont une formule diploïde voisine de 48 (Insectivores, beaucoup de Rongeurs et de Carnivores, Primates), le nombre fondamental *N.F.* étant voisin de ce chiffre ou nettement supérieur (60 chez l'Homme).

Lorsque, dans un même ordre, coexistent des espèces relativement primitives et des espèces spécialisées, celles-ci ont un nombre de chromosomes plus élevé que celles-là, sans qu'il soit possible de rendre compte de ce phénomène par la théorie de ROBERTSON: beaucoup de Rongeurs ont 40 ou 42 chromosomes télomitiques, ou, d'une façon plus générale, montrent des formules

diploïdes voisines de 48. Mais le nombre peut être beaucoup plus élevé: nous avons vu le cas du Loir ($2N = 62$); je pourrais citer celui du Cobaye ($2N = 66$), ou, mieux encore, celui de *Geomys* et de *Dipodomys*, Rongeurs américains ayant respectivement 84 et 86 chromosomes. Certaines faits sont encore plus déroutants: *Sciurus carolinensis leucotus* n'a que 28 chromosomes (KOLLER, 1936), alors qu'une autre sous-espèce, *Sciurus carolinensis carolinensis* en possède 48! (CROSS, 1931). Dans un cas de ce genre, il est tentant d'admettre une erreur d'observation. Mais les figures de KOLLER et de CROSS démontrent la qualité du matériel qu'ils ont étudié et permettent donc d'exclure cette hypothèse. La détermination serait-elle douteuse?

Beaucoup de Carnivores, dont le *Canidae Nyctereutes*, ont 42 chromosomes; le Chien en a 78 et cet énorme écart n'est dû en rien à des processus robertsoniens. Les *Suidae*, Ongulés primitifs peu spécialisés ont un nombre diploïde peu élevé (30 chromosomes chez le Pécari, 38 chez le Porc); mais les formes les plus évoluées d'Artiodactyles (Bœuf, Chèvre, Mouton) et de Périssodactyles (Cheval) possèdent toutes 60 éléments chromatiques, formule irréductible à celle des *Suidae*.

Nous n'avons donc plus ici à enregistrer une tendance évolutive unique amenant à la diminution du nombre des chromosomes. Au contraire, la spécialisation semble s'accompagner d'un processus non-robertsonien d'augmentation. En présence de ce fait, il est permis de se demander, si les différentes fréquences observées ont réellement une signification, ou si elles ne résultent pas de simples coïncidences: chez les Mammifères, on peut estimer que moins du dixième des genres ont été l'objet d'investigations cytologiques. Toutes les valeurs de 28 à 86 ne seraient-elles pas, en réalité, également représentées et ne serions-nous pas victimes de l'illusion qui consisterait à conclure, après avoir tiré au hasard cinq cartes rouges et trois noires dans un jeu, qu'il y a dans ce jeu plus de cartes rouges que noires? Un ami mathématicien a bien voulu, d'après les données que je lui fournis, examiner la question. Sa conclusion formelle est que les fréquences observées sont parfaitement significatives et nullement illusoires. Nous pouvons donc, sans risque de nous tromper, affirmer que, chez les Mammifères, les processus faisant varier la formule chromosomiale, sont beaucoup plus variés que chez les Amphibiens et les Reptiles, et que la puissance explicative de la théorie de ROBERTSON, très grande chez les Vertébrés inférieurs, est ici d'un maigre secours.