

Les bases cytologiques de l'hérédité «relativement» liée au sexe chez les mammifères

Par ROBERT MATTHEY, Lausanne*

On sait que, dans la grande majorité des cas, les mâles des mammifères sont digamétiques ($X-Y$) et les femelles monogamétiques ($X-X$). L'opinion classique veut que les gènes portés par chacun des hétérochromosomes X et Y du mâle soient rigoureusement liés au sexe: les filles seront seules à recevoir l' X paternel et tous les gènes qu'il porte; les fils hériteront du chromosome Y et de la totalité de son stock génique (fig. 1).

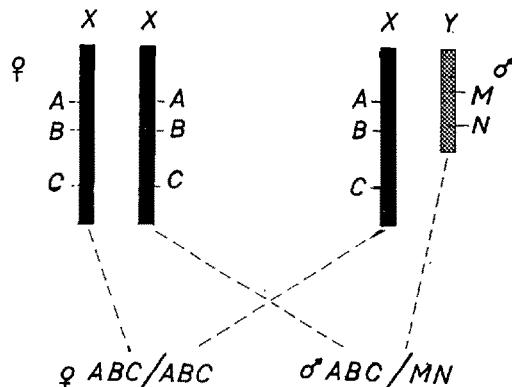


Fig. 1. L'hérédité strictement liée au sexe: les gènes A , B , C sont transmis par les chromosomes X , les gènes M , N par l' Y .

Au point de vue cytologique, les observations faites de 1920 à 1934 par divers chercheurs autorisaient les conclusions suivantes: 1° au cours de la période d'accroissement des spermatocytes, l' X et l' Y manifestent une hétérochromatine positive très marquée et évoluent au sein d'une vésicule hétérocaryosomique compacte; cette évolution, malaisée à saisir dans le détail, est radicalement différente de celle des bivalents autosomiques et ne s'accompagne pas d'échanges entre partenaires. 2° A la métaphase I, l' X et l' Y ne sont pas reliés par un ou des chiasmas, mais généralement par un connectif étiré représentant un reste de la substance vacuolaire de l'hétérocaryosome. 3° A l'anaphase I, l' X et l' Y se séparent (préréduction); les cytes II reçoivent donc, soit l' X , soit l' Y , qui, à l'anaphase II, se divisent longitudinalement selon le mode mitotique. 4° La pré-réduction étant le cas général, une exception est connue:

chez les *Apodemus*, à la suite d'un travail d'OGUMA¹ (1934), il a été montré que la postréduction est constante: à l'anaphase I, l' X et l' Y subissent une division longitudinale: les cytes II reçoivent chacun une chromatide de l' X et une de l' Y . La séparation des deux hétérochromosomes n'est donc effective qu'à l'anaphase II.

DARLINGTON, HALDANE et KOLLER² (1934) ont, les premiers, attiré l'attention sur la possibilité d'une hérédité «relativement» liée au sexe: l' X et l' Y sont constitués d'un segment pair, homologue pour les deux hétérochromosomes (mêmes *loci*) et d'un segment impair, dit différentiel, particulier à chacun d'eux. Étant donné l'homologie des segments pairs, il peut y avoir, à leur niveau, échanges de gènes et formation de chiasmas (Fig. 2).

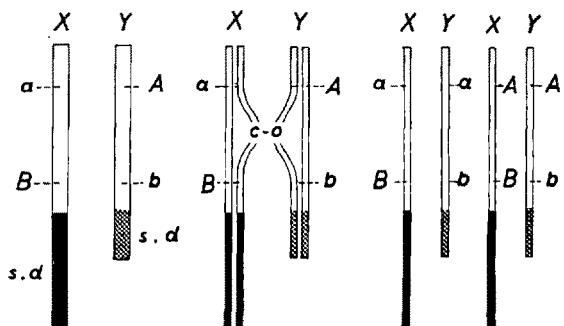


Fig. 2. L'hérédité relativement liée au sexe: au niveau du segment pair (en blanc) des *c-o* sont possibles. Seuls les gènes situés sur les segments différentiels (en noir pour l' X , en quadrillé pour l' Y) sont strictement liés au sexe.

Le gène récessif b ne sera plus, après $c-o$, lié au chromosome Y mais au chromosome X ; il n'est donc plus que relativement lié au sexe. Par contre, les facteurs sis dans les segments différentiels demeurent rigoureusement liés à l' X ou à l' Y qui les portent.

Il est clair que, d'une espèce à une autre, ce mécanisme hypothétique aboutira à des résultats différents,

¹ K. OGUMA, Cytologia 5, 460 (1934).

² C. D. DARLINGTON, J. B. S. HALDANE et P. C. KOLLER, Nature 133, 417 (1934).

selon les positions relatives des segments pairs et impairs et leurs rapports spatiaux avec le centromère. A titre d'exemple, voici comment, selon KOLLER et DARLINGTON³ (1934), le complexe sexuel du *Rattus norvegicus* doit être interprété (Fig. 3).

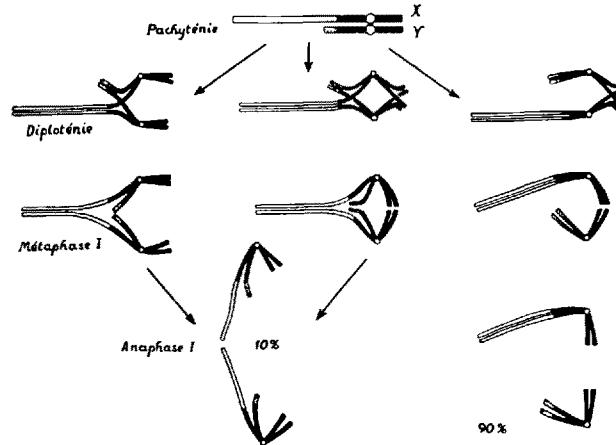


Fig. 3. La mécanique des chromosomes sexuels du Rat (*Rattus norvegicus*), d'après KOLLER et DARLINGTON³ (1934).

Cette conception a connu un grand succès auprès des généticiens et de nombreux travaux s'en inspirent. Peut-être est-il utile qu'un cytologiste mette les généticiens en garde contre la conviction que les bases cytologiques posées par KOLLER et DARLINGTON³ sont solides. C'est dans ce propos que, délaissant complètement l'aspect génétique du problème, je me limiterai à l'examen critique, selon des critères purement cytologiques, de l'hypothèse d'une hérédité relativement liée au sexe.

A la suite du travail consacré à *Rattus norvegicus* et exécuté en collaboration avec DARLINGTON, KOLLER (1936-1941) a étudié toute une série de mammifères, soit *Sciurus carolinensis*, *Talpa europaea*, *Putorius furo*, *Homo sapiens*, *Cricetus auratus*, *Felis domestica*, *Apodemus sylvaticus*, *A. hebridensis*⁴. AHMED étendit l'enquête à *Ovis aries* (1940)⁵ et PONTECORVO à *Crictetus griseus* (1941)⁶. Dans tous les cas, ces auteurs firent des observations en bon accord avec l'hypothèse, laquelle prenait ainsi le caractère d'une véritable théorie. En passant, notons que cette théorie avait entre autres le gros avantage de replacer dans un cadre général le cas particulier des chromosomes sexuels et d'expliquer l'association préméiotique de l'X et de l'Y par le mécanisme chiasmatique habituel. Une conséquence importante de la conception est à souligner: lorsque le centromère est situé dans le segment pair (Fig. 3), il y aura à l'anaphase I, tantôt préreduc-

tion, tantôt postréduction des hétérochromosomes; on observe, en d'autres termes, une postréduction (ou, dans le cas des *Apodemus* une préréduction) facultative. KOLLER a donné des chiffres extraordinairement précis de ces pourcentages qui lui apparaissent constants pour une espèce donnée. De cette constance, il déduit, par une argumentation de probabilité, que la position du centromère peut être calculée. Cette introduction du quantitatif dans le domaine de la cytologie devait évidemment séduire les esprits par son caractère apparent de précision.

*

A l'époque où paraissent les travaux précités qui marquent l'apparition de l'école de DARLINGTON dans la cytologie mammaliennes, il existait dans le monde deux groupes de chercheurs depuis longtemps spécialisés dans l'étude des chromosomes, chez les vertébrés en général, chez les mammifères en particulier: au Japon, dès 1928, MINOUCHI⁷ avait mis au point une méthode de fixation remarquable qu'OGUMA, puis surtout MAKINO, devaient exploiter au maximum. En Suisse, l'auteur de ces lignes avait abordé en 1927 l'étude cytologique des reptiles et, à partir de 1929, avait utilisé la méthode de MINOUCHI, ses investigations et celles de ses élèves suivant un cours parallèle à celui des recherches de l'école japonaise. Il était donc naturel que, dans l'étude critique des conceptions de KOLLER, ce soient les noms de MAKINO et de MATTHEY qui reviennent constamment, de 1934 à 1952. A partir de cette date, la création de nouvelles techniques rendant le travail beaucoup plus facile a provoqué l'apparition de nombreux chercheurs dans le domaine de la cytologie des mammifères.

Il est en effet évident que la valeur d'un travail cytologique dépend avant tout de la qualité du matériel étudié, donc de la technique de fixation. Je résumerai en un bref tableau quelles sont ces techniques et quelle appréciation chacune d'elle mérite lorsqu'elles sont appliquées au testicule des mammifères.

On voit, par ces données, que, de 1934 à 1950, la discussion cytologique s'est fondée à peu près uniquement sur l'analyse des coupes. Deux problèmes essentiels sont au centre de cette discussion: 1° une même espèce montre-t-elle à la fois de la préréduction et de la postréduction? 2° L'évolution préméiotique de l'X et de l'Y s'accompagne-t-elle d'une zygoténie prouvant l'existence d'un segment pair et autorisant des c-o et la formation de chiasmas?

*

MAKINO⁸ (1943) a d'emblée rejeté la conception nouvelle: «KOLLER and DARLINGTON emphasized that

³ P. C. KOLLER et C. D. DARLINGTON, J. Genet. 29, 159 (1934).
⁴ P. C. KOLLER, Proc. Roy. Soc. Ed. B. 56, 196 (1936); Proc. Roy. Soc. B. 121, 192 (1936); Proc. Roy. Soc. Ed. 57, 194 (1937); J. Genet. 36, 177 (1938); 61, 78 (1941); 41, 375 (1941).

⁵ I. A. AHMED, Proc. Roy. Soc. Ed. B. 61, 107 (1941).
⁶ G. PONTECORVO, Proc. Roy. Soc. Ed. 62, 32 (1943).

⁷ O. MINOUCHI, Jap. J. Zool. 1, 235 (1928).

⁸ S. MAKINO, J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. 6, 9, 57 (1943).

Méthodes

A) Le matériel est débité en coupes

Fixateurs	Auteurs	Résultats
Bouin-Allen et variantes	PAINTER (1921) KOLLER <i>et al.</i>	Médiocres
Flemming acétique	WINIWARTER (1912)	Moyens
Champy ou Flemming sans acide acétique	MINOUCHI (1928) MAKINO MATTHEY <i>et al.</i>	Excellent mais inconstants

B) Le matériel est écrasé (*squashes*) ou, moins souvent, sert à la confection de frottis par apposition. Fixateurs à base d'acide acétique

Pas de prétraitement préalable à la fixation	LA COUR (1944) SLIZYNSKI <i>et al.</i>	Médiocres à moyens
Traitement hypotonique préalable à la fixation	MAKINO et NISHIMURA (1952) HSU (1952) MATTHEY (dès 1953) WAHRMAN et ZAHAVI, FORD et HAMMERTON, TJKO et LEVAN <i>et al.</i>	Excellent et constants

the equational segregation of the $X-Y$ chromosomes occurs in a few cases of the first division. The skillful observer may not doubt to see that the figures given by KOLLER and DARLINGTON... as the equational separation of the $X-Y$ are nothing but the irregularly protruded chromosomes, caused by faulty fixation.⁹ Disposant d'un matériel de haute qualité, MAKINO nie catégoriquement l'existence d'une zygoténie entre les hétérochromosomes, exclut donc toute formation de $c-o$ ou de chiasmas et, sur 316 anaphases I, n'observe pas, chez le rat, un seul cas de postréduction. Chez la souris (1941), il arrive aux mêmes conclusions: l' X et l' Y n'entrent en contact qu'à la fin de la diploténie et par une extrémité seulement: 182 anaphases I ne montrent que la préréduction.

MATTHEY (*passim*, de 1936 à 1949) s'exprime d'une manière plus nuancée. Comme MAKINO, il critique la technique anglo-saxonne et se demande notamment comment les pourcentages extraordinairement précis de KOLLER ont pu être obtenus par l'analyse d'un matériel où le décompte brut des chromosomes n'était parfois pas possible: KOLLER (1938) n'a-t-il pas compté 38 chromosomes chez *Mesocricetus* au lieu de 44 (HUSTED, HOPKINS et MOORE⁹, 1945; MATTHEY¹⁰, 1952) et 38 chez *Talpa* (1936) au lieu de 34 (BOVEY¹¹, 1949)? PONTECORVO⁶ (1943) a dénombré 14 chromosomes chez *Cricetulus* au lieu de 22 (MATTHEY, 1952) et MULDAL¹² (1947) 46 éléments chez *Microtus agrestis* qui en pos-

sède 50 (MATTHEY¹³, 1949). Ces erreurs montrent bien que la technique de fixation est infidèle et très inférieure à celle qu'obtiennent MAKINO et MATTHEY. Mais, d'autre part, MATTHEY, comme le seront les généticiens, est impressionné par l'élégance de la solution proposée et par la grande autorité de DARLINGTON. Dans la série de ses travaux 1936-1949 et jusqu'en 1952, il s'efforcera de réunir des arguments en faveur de la théorie nouvelle plus encore qu'il ne la combattra: en 1938¹⁴, dans un cas seulement, il pense observer une anaphase I de *Rattus* avec postréduction; il signale encore de la postréduction facultative chez *Arvicola* et de la préréduction facultative chez *Apodemus*; il reconnaît que KOLLER et DARLINGTON ont eu raison en montrant, contrairement à MAKINO et à MATTHEY, que le chromosome X de *Rattus* n'a pas un attachement terminal. Cependant, il ne peut jamais mettre en évidence une zygoténie préméiotique des hétérochromosomes et, sur ce point, ses observations sont en parfait accord avec celles de MAKINO. Au fur et à mesure qu'il étudie de nouvelles espèces, la fragilité de l'hypothèse lui apparaît plus grande: à l'époque où il écrit «*Les chromosomes des vertébrés*»¹⁵, il est partagé entre deux attitudes, comme en témoignent les deux citations suivantes: «Si l'on songe à l'importance prise en génétique humaine par la notion de segment pair et de caractères relativement liés au sexe on est quelque peu effrayé à la pensée que les généticiens se basent sur des notions que toute une école de cytologistes ... repous-

⁹ L. HUSTED, J. T. HOPKINS et M. B. MOORE, J. Hered. 36, 93 (1945).

¹⁰ R. MATTHEY, Chromosoma 5, 113 (1952).

¹¹ R. BOVEY, Rev. suisse Zool. 56, 371 (1949).

¹² S. MULDAL, J. INNES, Hort. Inst. 14, 19 (1949).

¹³ R. MATTHEY, Cellule, 53, 163 (1950).

¹⁴ R. MATTHEY, J. Genet. 36, 73 (1938).

¹⁵ R. MATTHEY, *Les chromosomes des vertébrés* (Lausanne 1949).

sent» ... «Cette belle découverte de KOLLER et DARLINGTON, bien que ses bases à proprement parler cytologiques soient fragiles ..., je me sens finalement enclin à l'admettre» (15, p. 132).

En 1952, le même auteur, après révision du cas de *Mesocricetus*, en arrive à la même conclusion que MAKINO, et cette conclusion a été citée par WHITE¹⁶ (1955) comme correspondant à sa propre conviction: «Si, en 1950, je me suis prononcé, bien qu'avec beaucoup de réserve, en faveur de la théorie de KOLLER et DARLINGTON, je suis de plus en plus enclin, devant l'accumulation des faits qui parlent contre elle, à la considérer comme une simple et ingénieuse vue de l'esprit».

Dès 1953, travaillant maintenant avec une technique sûre et rapide, (*vide supra*), MATTHEY¹⁷ accumule les observations: de 1953 à 1956, il étudie plus de 100 espèces de rongeurs, un prosimien, un insectivore. Les anciens cas douteux sont revus: il n'y a pas plus de prétrédition chez les *Apodemus* que de postrédition chez les *Arvicola*. D'autre part, l'analyse faite en 1949 et 1950 de l'évolution préméiotique chez *Microtus agrestis*¹⁸, matériel très favorable en raison du gigantisme des hétérochromosomes, ne laisse aucun doute sur le fait que, de la léptoténie à la diacénèse, l'*X* et l'*Y* ne se présentent jamais sous la forme étirée qui autoriserait une zygoténie; il est vrai que l'opinion inverse a été soutenue par SACHS¹⁹ (1953), mais sans arguments sérieux. Le cercle va se refermer et le retour à MINOUCHI (1928!) se dessine ... SACHS¹⁹ (1954, 1955) réétudie la structure du bivalent sexuel chez l'homme, la souris et d'autres mammifères: l'hétéropycnose s'oppose à la formation de chiasmas qui, en fait, manquent complètement. TJI²⁰ et LEVAN²¹ (1956) reprennent l'analyse de *Rattus* et leur description peut être superposée à celle de MINOUCHI; à la métaphase I, «the *X* and *Y* were always joined end to end. No chiasmata were ever seen».

*

Dès 1949, j'ai esquissé une interprétation de la postrédition obligatoire des *Apodemus* en me fondant sur la notion d'«anticipation centromérique» que j'avais définie et développée au cours de l'analyse cytologique de la parthénogénèse chez une blatte, *Pycnoscelus surinamensis* (1945)²². Le partage équationnel de l'*X* et de l'*Y* à l'anaphase I, chez les *Apodemus*, implique une division précoce du centromère des hétérochromosomes; alors que, dans tous les autres cas, la division

du kinétochore ne deviendra effective qu'à l'anaphase II, elle intervient ici beaucoup plus tôt et représente la cause immédiate de la postrédition du complexe sexuel (Fig. 4).

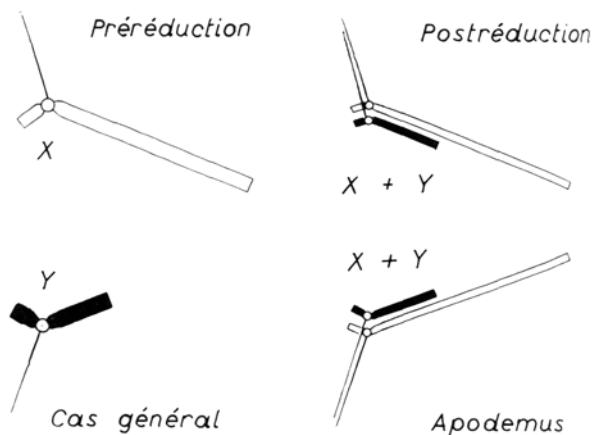


Fig. 4. Interprétation du cas général de la prétrédition et du cas spécial d'*Apodemus* où l'anticipation centromérique détermine une postrédition (d'après MATTHEY¹⁵, 1949).

Chose curieuse, alors qu'il n'y a plus un seul argument d'ordre cytologique que l'école anglaise puisse tirer de ses propres travaux, on peut relever dans quelques uns de mes mémoires récents quelques observations à première vue favorable à l'idée d'échanges entre l'*X* et l'*Y*. Voici tout d'abord le cas de *Cricetus cricetus* et de *Cricetulus griseus* (Fig. 5).

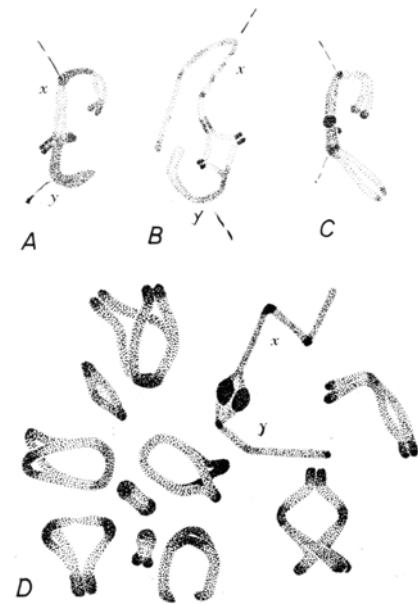


Fig. 5. Liaison apparemment chiasmatique de l'*X* et de l'*Y*: A, B, C, chez *Cricetulus griseus*; D, chez *Cricetus cricetus* (MATTHEY²³, 1952).

Chez *Cricetulus*, de rares métaphases I montrent un chiasma très net entre l'*X* et l'*Y*, habituellement unis par leurs extrémités seules. Chez *Cricetus*, il semble également que c'est à un véritable chiasma que l'*X* et

¹⁶ M. J. D. WHITE, *Animal Cytology and Evolution* (Cambridge 1955).

¹⁷ R. MATTHEY, Rev. suisse Zool. 60, 225 (1953); Caryologia 6, 1 (1954); Rev. suisse Zool. 62, 163 (1955); 64, 39 (1957).

¹⁸ L. SACHS, Heredity 8, 117 (1953).

¹⁹ L. SACHS, Ann. Eugen. 18, 255 (1954); Genetics 37, 309 (1955).

²⁰ J. H. TJI²⁰ et A. LEVAN, An. Est. exp. Aula Dei 4, 173 (1956).

²¹ R. MATTHEY, Rev. suisse Zool. 52, 1 (1945).

l'Y doivent leur union. Ici encore, de telles figures sont exceptionnelles. Examinons maintenant la figure 6 qui

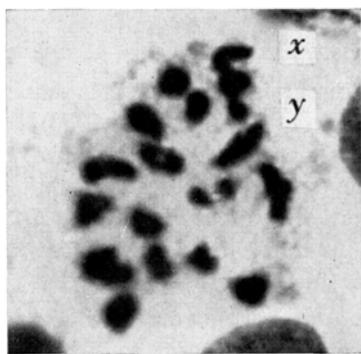


Fig. 6. Le complexe sexuel de *Leggada (Mus) minutoides* à la métaphase I (d'après MATTHEY, inédit, X 1.800).

se rapporte à la métaphase I de *Leggada minutoides* (MATTHEY, inédit). La présence d'un chiasma entre les hétérochromosomes est manifeste. Pour saisir ce que je pense être le sens véritable de ces observations, il est nécessaire de remettre ces cas très particuliers dans un cadre général: les divers types d'*X* et d'*Y* que j'ai rencontrés chez les Muridae sont représentés et classés dans la figure 7.

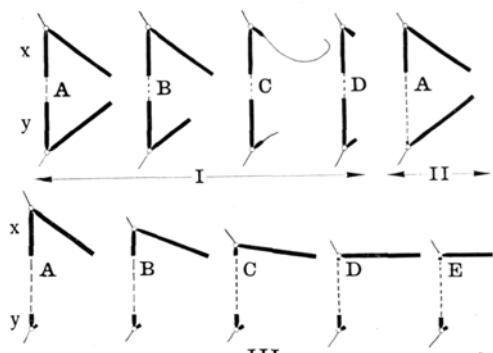


Fig. 7. Les types d'hétérochromosomes chez les Muridés (MATTHEY²³, 1954).

Nous voyons que les hétérochromosomes peuvent être presque homomorphes (*I/A* et *I/B*) ou très hétéromorphes (*III/A* - *E*). Entre ces extrêmes, tous les types de transition se rencontrent. Il est évidemment tentant d'admettre que l'homomorphie est primitive et que la différenciation de l'*X* et de l'*Y* s'est accentuée au cours de l'évolution. Il n'en est probablement pas ainsi: dans l'ensemble des mammifères, les types *I* et *II* sont très rares. Chez les Muridae, ils caractérisent quelques espèces de Murinae et de Microtinae, les trois genres étudiés de Cricetinae paléarctiques et les Gerbillinae dans leur ensemble, abstraction faite des espèces à chromosomes sexuels multiples, *Gerbillus pyramidum* et *G. gerbillus* (MATTHEY²², 1952, 1954; WAHRMAN et

ZAHAVI²³, 1955). Or, les rares cas de chiasmas observés entre l'*X* et l'*Y* l'ont été précisément chez des espèces de type *I/C* (*Cricetus*, *Cricetulus*) et *I/B* (*Leggada*).

Ce dernier cas me semble très révélateur: les *Leggada* sont placés par les systématiciens modernes (par exemple ELLERMAN, MORRISON-SCOTT et HAYMAN²⁴, 1953) dans le genre *Mus*, ce qui revient à admettre qu'elles sont très proches parentes des souris proprement dites. Comparons alors l'assortiment chromosomique de *Mus* et de *Leggada* (Fig. 8).

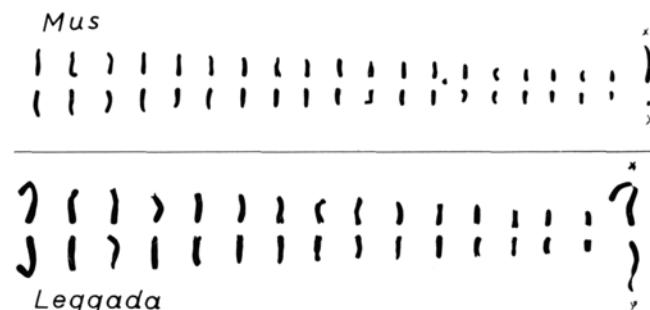


Fig. 8. La sérialisation des chromosomes chez *Mus musculus spretus* (MATTHEY¹⁷, 1955) et *Leggada (Mus) musculoïdes* (MATTHEY, inédit).

Chez sept espèces ou sous-espèces de *Mus*, nous trouvons le même assortiment chromosomique: les 40 chromosomes sont acrocentriques ou même télocentriques. L'*X* est le plus long et l'*Y* est le plus court. Ici, deux remarques: 1^o SLIZYNSKI²⁵ (1948) n'a pas su identifier la position des centromères et dans sa «preliminary pachytene chromosome map» si souvent citée, presque tous les éléments sont submétacentriques ou métacentriques; une telle accumulation d'erreurs à un niveau où l'observation est relativement facile, fait planer quelques doutes sur la validité de la description relative à la structure fine des chromosomes et à la succession des chromatides; 2^o TJIÖ et LEVAN²⁶ (1954) ont présenté de superbes figures et ont mis en évidence d'une manière particulièrement claire, la position terminale ou subterminale de tous les centromères. Par contre, ils n'ont pas su identifier correctement les chromosomes sexuels qui, selon eux, seraient à rechercher parmi les éléments de taille intermédiaire. Or, dès 1941, MAKINO²⁷ avait montré que l'*X* est plus long ou aussi long que les plus grands autosomes, alors que l'*Y* est plus court ou aussi court que les autosomes les plus petits. L'identification est plus facile encore dans la sous-espèce *Mus musculus spretus* (MATTHEY¹⁷, 1955) où l'*X* est spécialement long et l'*Y* particulièrement bref.

²³ J. WAHRMAN et A. ZAHAVI, Nature 175, 600 (1955).

²⁴ J. R. ELLERMAN, T. C. S. MORRISON-SCOTT et R. W. HAYMAN, *Southern African mammals* (London 1953).

²⁵ B. M. SLIZYNSKI, J. Genet. 49, 242 (1948).

²⁶ J. H. TJIÖ et A. LEVAN, Lunds Univ. Arssk. 50, 1 (1954).

²⁷ S. MAKINO, J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. 7, 305 (1941).

Chez *Leggada*, il n'y a que 32 chromosomes; une grande paire autosomique est métacentrique, les autres autosomes acrocentriques ou télocentriques; le fait surprenant c'est que l'*X* et l'*Y* sont de type *I/B!* (Fig. 6 et 8).

En comparant les nombres fondamentaux (nombre des bras principaux), nous arrivons aux chiffres suivants:

<i>Mus</i>	$2N = 40$	<i>N. F. = 40</i>
<i>Leggada</i>	$2N = 32$	<i>N. F. = 36 ou 38.</i>

Il y a donc un déficit de «bras» chez *Leggada*, dont je propose l'explication suivante: l'*X* et l'*Y* de type *Mus* ont été transloqués sur une paire autosomique, selon le schéma suivant (Fig. 9):

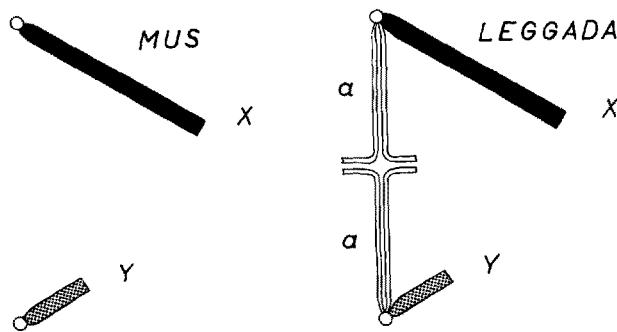


Fig. 9. L'interprétation des hétérochromosomes de *Leggada*: l'*X* et l'*Y* primitifs seraient transloqués sur une paire d'autosomes (a).

La portion autosomique n'apparaissant probablement pas dans les stades pré-méiotiques, on peut supposer que, lorsqu'une translocation est très ancienne, la faculté d'échanger des segments par *c-o* diminue peu à peu, la portion autosomique étant progressivement envahie par l'hétérochromatine des chromosomes sexuels proprement dits. Chez les *Leggada*, de telles figures sont très exceptionnelles, comme chez les Cricetinae et je n'en ai pas retrouvé l'équivalent chez les Gerbillinae et les Microtinae de type *I* où dans la liaison des hétérochromosomes interviennent seules les extrémités. Si cette hypothèse est plausible, elle sauverait l'«existence cytologique» du segment pair là où les chromosomes sexuels ont été transloqués sur une paire d'autosomes, c'est-à-dire dans des cas très rares. Si elle ne l'est pas, la signification des chiasmas observés demeure énigmatique mais ces quelques observations, si certaines soient-elles, ne sauraient suffire à conserver la notion d'une hérédité relativement liée au

sex qui, sur le plan cytologique, est condamnée par l'ensemble des observations que j'ai présentées ici.

*

Dans une discussion figurant à la suite d'une note récente de FORD et HAMERTON²⁸ (1956), le professeur KOLLER s'exprime de la façon suivante: «As regards partial sex-linkage, we must admit that there is no cytological proof...» et le Dr C. E. FORD «agrees with Dr. SACHS that the evidence in favour of partial sex-linkage is now very slender...».

Pour moi, je ne puis m'empêcher de constater que, faute d'avoir pris en suffisante considération la littérature étrangère, l'école anglaise redécouvre maintenant ce que MAKINO et moi-même avons démontré depuis longtemps. En guise de conclusion, je transcris ces lignes empruntées à un travail de 1939²⁹ et qui n'ont rien perdu de leur actualité: «... il faut savoir oublier la Génétique et ses données, si nous — cytologistes — voulons éviter l'asservissement de notre discipline condamnée de plus en plus à toujours découvrir, si obscurs que soient les faits, une docile explication pour tous les résultats expérimentaux des généticiens».

Summary

The author shows that the conception of an incomplete sex-linkage in mammals must be discarded on cytological grounds. There is either (general case) pre-reduction of the *X* and *Y* chromosomes at the first metaphase, or post-reduction (*Apodemus*) but never facultative post- or pre-reduction.

During the growth period, from the Zygogeny to the Diacinesis, the occurrence of *c-o* is made highly improbable, owing to the heteropycnotic state of the sex-chromosomes, and has never been observed with accuracy. The revision of the literature shows that such an hypothesis is not tenable.

The obligatory post-reduction by *Apodemus* can be interpreted in the concept of 'anticipation centromérique'.

In a very few cases, formations like chiasmas occur as linking the *X* and *Y* chromosomes at the first metaphase. It is possible that these exceptional configurations might be explained by a translocation of the sex-chromosomes on a pair of autosomes.

From a more general standpoint, it would be desirable that geneticists should have more confidence in the results of pure cytologists rather than in the work of cytogeneticists who wish to find an explanation for every genetical hypothesis.

²⁸ C. E. FORD, A. Genet. Stat. Med. 6, 264 (1956).

²⁹ R. MATTHEY, Arch. Biol. 50, 431 (1939).