

## Evolution chromosomique et spéciation chez les *Mus* du sous-genre *Leggada* Gray 1837

Par ROBERT MATTHEY

Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée, Université de Lausanne (Suisse)

### Introduction

Au cours de 35 années de recherches sur la Cytogénétique des Vertébrés, plus spécialement des Mammifères, j'ai poursuivi la solution des deux problèmes suivants: (1) Quelle est la signification des *grandes mutations chromosomiques*, c'est-à-dire celles que nous révèle la microscopie optique, dans les processus de spéciation et d'évolution? (2) Accessoirement, quelle est la valeur taxonomique de la formule chromosomique en tant que critère de parenté, la taxonomie idéale étant la reconstitution d'un arbre généalogique, d'une phylogénèse? De ce dernier point de vue, j'ai fait remarquer que la formule chromosomique est un caractère fondamentalement différent de tous ceux utilisés par les systématiciens, pelage, crâne, dents, en ce que ceux-ci se sont développés en fonction de la pression de sélection exercée par des facteurs externes, alors que la constitution chromosomique est vraisemblablement dictée par des facteurs internes de mécanique cellulaire.

Pendant des années, j'ai défendu l'idée selon laquelle, une classification étant d'autant plus naturelle qu'elle s'appuie sur un nombre plus grand de caractères, «la Cytologie, modestement, ajoute une unité à la liste» (MATTHEY<sup>1</sup>). Or, voici que, citant ce passage dans une conférence consacrée à mes travaux et prononcée devant la Société allemande de Génétique, l'éminent mammalogiste et généticien, K. ZIMMERMANN, le fait suivre du commentaire que voici: «Ich möchte widersprechen: die Hilfe der vergleichenden Cytogenetik geht weit über die Hinzufügung eines neuen Merkmals hinaus, sie hat unsere Arbeit spannender gemacht und mit dem Zentralproblem der Biologie, der Evolution, in engere Verbindung gebracht.»

Et ceci nous ramène à la première question, le rôle des grandes mutations chromosomiques dans la spéciation et l'évolution. En 1958<sup>2</sup>, dans un essai sur l'évolution chromosomique des Mammifères, j'en étais arrivé à minimiser ce rôle, revenant en somme à une conception particulière du gène. J'étais frappé en particulier par le fait que deux Campagnols américains ayant respectivement 24 et 54 chromosomes produisaient des hybrides, d'autre part par celui que

*Microtus oregoni* ( $2N = 17$ ) et *M. socialis* ( $2N = 62$ ) n'en demeuraient pas moins des *Microtus* typiques, l'intégration du patrimoine héréditaire dans 17 ou 62 chromosomes apparaissant comme sans conséquences importantes, l'existence de groupes de «linkage», plus nombreux dans le second cas semblant compensé par le nombre de «crossing-over» plus grand dans le premier.

Ce n'est que dans ces dernières années que commence à m'apparaître le lien qui peut exister entre évolution organique et spéciation, d'une part, évolution chromosomique, d'autre part, la réalité de celle-ci nous étant démontrée par le fait que, dans un groupe systématique donné, les formules chromosomiques peuvent être très différentes, qu'elles ont donc subi des transformations à partir d'une souche primitive. De ce point de vue, distinguons deux cas: (1) A l'échelle de l'observation microscopique, les formules sont identiques à l'intérieur d'une famille ou d'un genre: c'est ainsi que neuf espèces de *Felidae*, dont le Lion, la Panthère, le Chat domestique, le Lynx, ont 38 chromosomes, très semblables de formes et de dimensions, deux autres espèces, l'Ocelot et le Jaguarundi en ayant 36. C'est ainsi que sept *Apodemus* ont 48 chromosomes, deux autres espèces 46 et 50 respectivement. Nous devons conclure de cette constatation que les grandes mutations chromosomiques ne sont pas indispensables et que le *primum movens* de l'évolution est à chercher au niveau du gène. (2) Dans un groupe systématique donné, les formules sont très différentes: chez les *Canidae*, le Renard a 38 chromosomes, le *Nyctereutes* 42, le Fennec 64, le Chacal 74, le Chien 78. Et, dans ce deuxième cas, nous avons de nouveau deux situations à envisager. Avant de les présenter, rappelons rapidement quels sont, selon la Cytogénétique classique, les types les plus importants de grandes mutations chromosomiques, soit les inversions et les translocations réciproques (Figures 1 et 2). Un cas particulier de translocation réciproque est celle qui aboutit à une fusion centrique, c'est-à-dire à la réunion de deux chromosomes acrocentriques (chromosomes en *I* à

<sup>1</sup> R. MATTHEY, Rev. suisse Zool. 38, 117 (1931).

<sup>2</sup> R. MATTHEY, Arch. J. Klaus Stift. 33, 253 (1958).

centromère subterminal) en un chromosome métacentrique (chromosome en *V* à centromère médian ou submédia). Ce mécanisme, décrit pour la première fois par ROBERTSON<sup>3</sup>, est d'une très grande généralité et apparaît dans presque toutes les études de Cytologie comparée: c'est ainsi qu'en considérant un *V* comme formé de deux «bras», un *I* d'un seul, et en faisant la somme des bras principaux, c'est-à-dire en établissant le Nombre fondamental (NF, MATTHEY<sup>4</sup>), on constate que ce dernier est constant, ou approximativement constant, à l'intérieur d'un ordre (*Lacertilia*), d'une famille (*Chamaeleontidae*), d'une sous-famille (*Microtinae, Gerbillinae*), d'un genre (*Otomys*), ou même de l'espèce dans le cas où celle-ci est chromosomiquement polymorphe, les exemples précités étant empruntés à mes travaux sur les Reptiles et les Mammifères (Figure 3).

ROBERTSON envisageait la fusion centrique comme une soudure des extrémités de chacun des deux *I* se réunissant en un *V*, ce qui permettait de postuler la possibilité du processus inverse, la rupture d'un *V* en deux *I*, soit la fission centrique. La découverte du centromère et de l'importance de son rôle dans la division cellulaire amena les cytologistes à refuser une explication aussi simple à laquelle fut substituée celle qu'illustre la Figure 2 et qui, impliquant dans la fusion centrique une perte de centromère, celui du fragment centrique dépourvu de télomère, exige, dans la fission centrique le gain d'un centromère nouveau. Comme ce gain est difficile à concevoir puisqu'un «donneur» de centromère doit être présent sous la forme d'un surnuméraire ou d'un fragment centrique (WHITE<sup>5</sup>), on

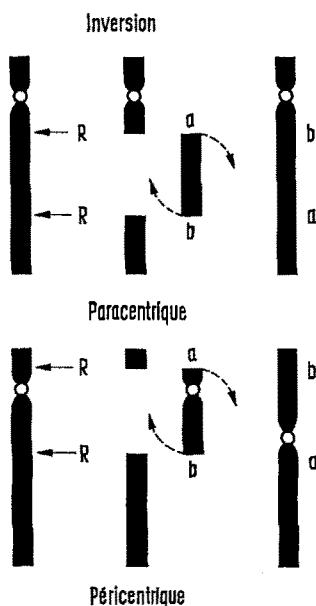


Fig. 1. Inversion. A la suite de deux ruptures un segment chromosomal, ne comprenant pas (inversion paracentrique), ou comprenant le centromère (inversion péricentrique), subit une rotation de 180° modifiant la séquence des gènes. R = rupture; a et b sont les gènes situés aux extrémités du segment inversé.

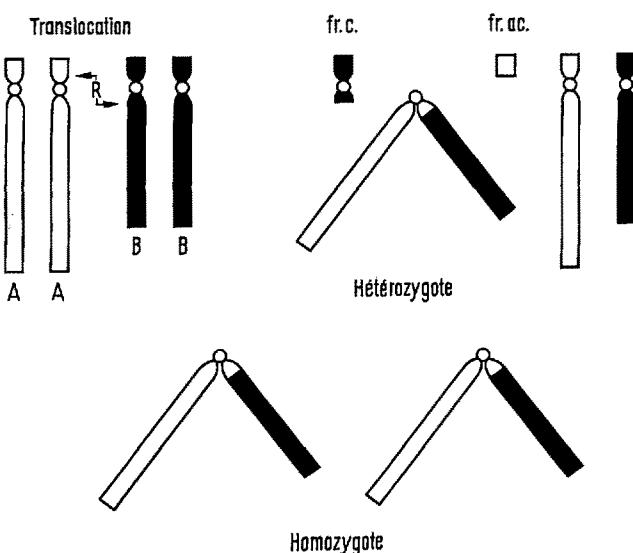


Fig. 2. Translocation réciproque. A la suite de deux ruptures, l'une dans le bras court, l'autre dans le bras long de deux chromosomes non-homologues, il y a, après réunion de A et de B, formation d'un métacentrique, d'un fragment centrique (fr. c.) et d'un fragment acentrique (fr. ac.). Dès la seconde génération, il y aura production d'homozygotes.

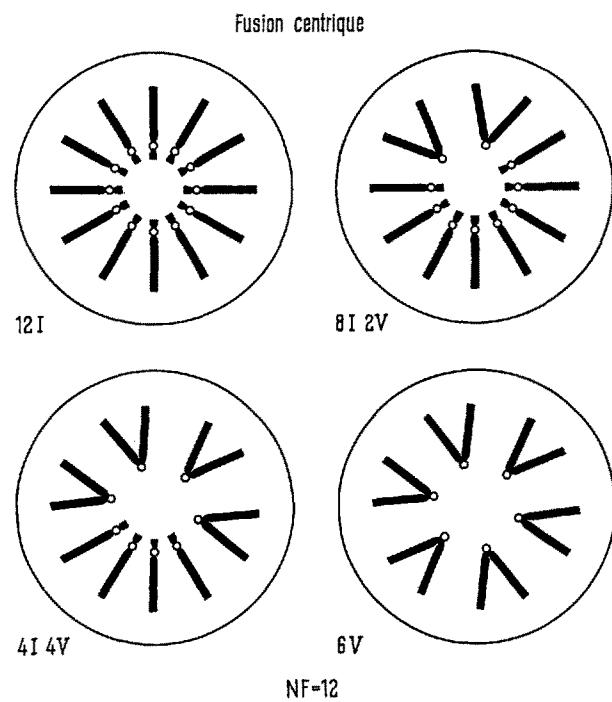


Fig. 3. Un système robertsonien schématique. La formation progressive de métacentriques entraîne la diminution du nombre diploïde, le nombre fondamental (NF) demeurant constant.

<sup>3</sup> W. R. B. ROBERTSON, J. Morph. 27, 179 (1916).

<sup>4</sup> R. MATTHEY, Exper. 1, 50, 78 (1945).

<sup>5</sup> M. J. D. WHITE, *Animal Cytology and Evolution*, Sec. ed. (Cambridge University Press, 1954).

doit conclure que la fission centrique est beaucoup plus rare que la fusion. En est-il bien ainsi? Avant de répondre à cette question, il me faut revenir sur les inductions générales que j'ai formulées au cours de mes travaux de ces dernières années (MATTHEY<sup>6</sup>).

La Figure 4 présente les 389 formules chromosomiques connues au 1er mars 1964 chez 380 espèces ou sous-espèces de Mammifères euthériens. Comme cette sous-classe compte environ 3000 formes décrites, nous pouvons, adoptant le langage de la Statistique, appeler «population» l'ensemble de ces Mammifères, et «échantillon» ceux dont la constitution chromosomique a été établie. Cet «échantillon» représente environ le 13% de la «population».

Sous certaines réserves dont l'examen nous entraînerait trop loin, cet «échantillon» peut être considéré comme «tiré au hasard», donc représentatif. Cependant, dans la Figure 4, comme dans le Tableau, j'ai distingué un échantillon total, hétérogène puisqu'empruntant ses constituants à des ordres très différents, et un échantillon restreint, homogène, puisque n'embrassant qu'une seule famille, celle des *Muridae*. Remarquons alors que les valeurs contenues dans le Tableau sont comparables en ce sens que les nombres diploïdes allant de 40 à 56 caractérisent la grande majorité des espèces, soit 224 sur 389 (échantillon total), 110 sur 179 (échantillon restreint). Ce sont là les valeurs que j'ai qualifiées de «modales» (MATTHEY<sup>2</sup>). Le calcul des «limites fiduciaires» nous montre qu'il n'y a qu'une probabilité inférieure à 1% pour que plus de la moitié des espèces de Mammifères n'aient pas une formule chromosomique comprise entre 40 et 56.

Or, il a 105 espèces ayant moins de 40 chromosomes et 60 ayant plus de 56. Les nombres inférieurs à 40 doivent s'expliquer, dans la majorité des cas, par des fusions, les nombres supérieurs à 56 par des fissions centriques. La différence est statistiquement significative et, à moins que de nouvelles acquisitions ne permettent plus de la considérer comme telle, cette constatation est en accord avec l'hypothèse d'une fission plus rare que la fusion.

Cependant, je n'ai cessé de douter que l'explication cytogénétique soit exhaustive: les fusions centriques apparaissent, je l'ai dit plus haut, comme le type le plus

banal de mutation chromosomique, ce qui signifie que, au cours de l'évolution, elles ont une forte probabilité de se produire. Or, le mécanisme cytogénétique de la translocation réciproque (Figure 2) semble très improbable puisqu'il exige deux ruptures, toutes deux situées très près du centromère, et dont l'une doit intéresser un bras court dont la longueur est souvent bien inférieure à 1  $\mu$  dans les chromosomes acrocentriques. Si la probabilité d'une rupture ne dépend que de la longueur d'un segment et est proportionnelle à celle-ci, ce double événement devrait être très rare. Il se trouve que diverses observations récentes, notamment celles de WOLF<sup>7</sup> sur une Ephémère du genre *Cloeon*, celles de MATTHEY<sup>8</sup> sur un Rongeur du genre *Acomys* suggèrent un mécanisme beaucoup plus simple, division d'un centromère en deux dans le cas de la fission, coalescence de deux centromères en un organite unique dans

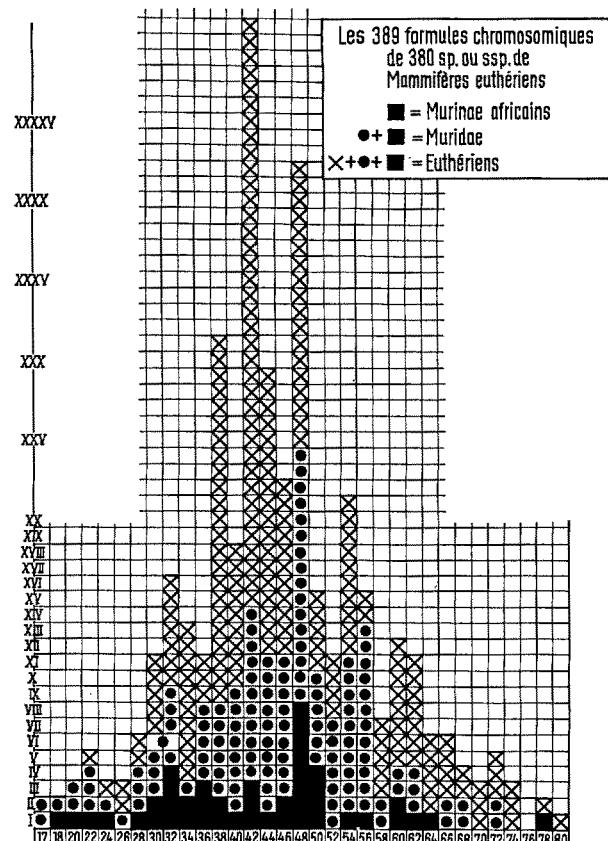


Fig. 4. Les nombres diploïdes connus chez les Mammifères euthériens au 1er mars 1964. En abscisse, les nombres diploïdes (chiffres arabes). En ordonnée, le nombre d'espèces ou de sous-espèces (chiffres romains). Ces dernières ne figurent dans le tableau que pour autant que leur formule chromosomique n'est pas identique à celle de l'espèce type.

Année	Nature des échantillons	n	x	Limites fiduciaires à 5%	Limites fiduciaires à 1%
1958	Euthériens	240	150	0,55-0,68	0,53-0,70
1958	<i>Muridae</i>	135	92	0,59-0,76	0,57-0,78
1960	<i>Muridae</i>	144	98	0,60-0,76	0,57-0,78
1964	Euthériens	389	224	0,52-0,62	0,51-0,64
1964	<i>Muridae</i>	179	110	0,53-0,68	0,51-0,70

n = effectif des échantillons, x = formules comprises entre 40 et 56.

<sup>6</sup> R. MATTHEY, Rev. suisse Zool. 60, 225 (1953); Caryologia 6, 1 (1954); Rev. suisse Zool. 64, 39 (1957).

<sup>7</sup> E. WOLF, Biol. Zbl. 1960, 153.

<sup>8</sup> R. MATTHEY, Chromosoma 14, 468 (1963).

le cas de la fusion. Comme nos connaissances sur la structure exacte du centromère sont encore très imprécises – les deux meilleures descriptions que nous en avons (SCHRADER<sup>9</sup>, LIMA DE FARIA<sup>10</sup>) étant contradictoires – comme d'autre part l'existence de centromères terminaux n'est guère douteuse (MARKS<sup>11</sup>), il est admissible de concevoir qu'un mécanisme simple de fusion/fission n'est pas exclu.

Je puis maintenant présenter les deux situations extrêmes avec lesquelles nous confrontent les études de Cytologie comparée: (1) Dans les séries non-robertsoniennes, les processus de fusion/fission n'apparaissent pas ou ne jouent qu'un rôle effacé. Les mécanismes ayant abouti à la diversification des formules chromosomiques doivent avoir été essentiellement des translocations non réciproques et des inversions, para ou péricentriques. Le NF n'est donc pas constant et sa variation, au sein du groupe considéré, est aussi ou à peu près aussi grande que celle du nombre diploïde. (2) Dans les séries robertsoniennes, le NF est constant, ou compris entre des limites étroites, ce qui atteste la prépondérance des processus de fusions/fissions centriques. C'est là le cas le plus banal dont l'intérêt particulier va nous apparaître en étudiant le polymorphisme chromosomique tel qu'il se manifeste dans un groupe de petites Souris africaines que GRAY (1837) avait détaché du genre *Mus* en créant un sous-genre *Leggada*. Bien que la taxonomie moderne conteste la validité de ce sous-genre, son maintien semble justifié par l'enquête cytologique: en effet, huit espèces ou sous-espèces de *Mus* provenant des régions les plus diverses de l'Eurasie ont toutes la même formule chromosomique. La situation est bien différente chez les *Leggada* où la formule chromosomique varie d'une forme à l'autre, même lorsque ces formes sont si proches que le taxonomiste ne les peut distinguer, où, à l'intérieur d'une même population, un polymorphisme chromosomique apparaît souvent. C'est dire que l'étude systématique de ce groupe est si peu avancée que PETTER<sup>12</sup> écrit: «leurs caractéristiques sont si mal définies qu'il est difficile de reconnaître le nombre réel d'espèces que cache la pluralité des descriptions». ELLERMAN<sup>13</sup> divise les *Leggada* africaines en trois groupes comptant quatorze espèces et de nombreuses sous-espèces. Les représentants de deux de ces groupes, *bufo-triton* et *minutoides* ont fait l'objet de mes investigations, le nombre de spécimens examinés s'élève à 105 dont la provenance est indiquée sur la carte de la Figure 5. Les formes que le Dr PETTER (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) n'a pu rattacher à une sous-espèce décrite ont, dans la Fig. 6, leur nom spécifique suivi de la mention *ssp* et d'un numéro. Les difficultés de l'analyse taxonomique aussi bien que les conditions chromosomiques si variées semblent indiquer que les *Leggada* africaines sont engagées actuellement dans une phase de spéciation, ce qui n'est pas invraisemblable puisque la Paléontologie

nous montre un envahissement de l'Afrique par les *Muridae* relativement très récent, ce continent ayant offert aux immigrants des niches écologiques très diverses. Le groupe nous offre donc des conditions idéales pour l'étude des rapports pouvant exister entre l'évolution chromosomique et la spéciation.

Quelles sont les idées actuelles sur la signification du polymorphisme chromosomique? Le maintien de celui-ci, sous sa forme équilibrée (mélange d'homzygotes et d'hétérozygotes en proportions constantes) ne se conçoit pour WALLACE<sup>14</sup> et MAYR<sup>15</sup> que dans la mesure où les hétérozygotes jouissent d'une supériorité sélective, ce qui a été d'ailleurs démontré par STAIGER<sup>16</sup> dans le cas de Mollusques du genre *Purpura*.

Mais WHITE<sup>17</sup> va plus loin: pour expliquer les relations robertsoniennes à l'intérieur d'un genre formé d'espèces étroitement apparentées et dérivées d'une même souche, il faut admettre qu'au sein d'une population polymorphe, l'isolement a pu s'établir entre porteurs de formules chromosomiques différentes en absence d'un avantage sélectif pour les hétérozygotes. A cette vue purement théorique, je vais essayer d'apporter la confirmation des faits, cependant que la démonstration de l'existence d'inversions péricentriques, la première chez un Mammifère, nous met en possession d'un mécanisme rendant compte de la diminution du NF observée dans plusieurs groupes.

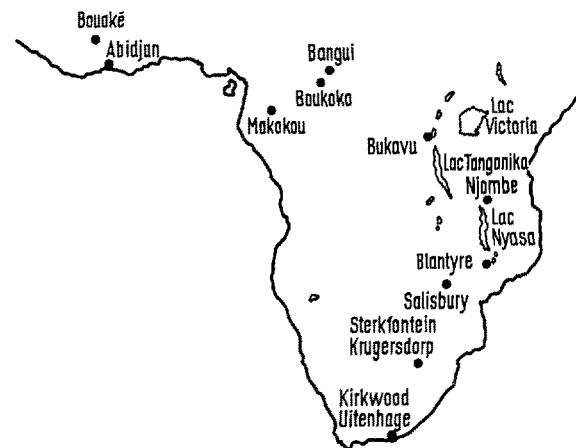


Fig. 5. Carte du sud de l'Afrique indiquant la provenance des sujets étudiés.

<sup>9</sup> F. SCHRADER, Biol. Bull. 70, 484 (1936).

<sup>10</sup> A. LIMA-DE-FARIA, Hereditas 35, 77 (1949).

<sup>11</sup> G. E. MARKS, Am. Nat. 91, 223 (1957).

<sup>12</sup> F. PETTER, Mammalia 27, 602 (1963).

<sup>13</sup> J. R. ELLERMAN et al., *The Families and Genera of Living Rodents* (Trust, Brit. Mus., London 1940-1941).

<sup>14</sup> B. WALLACE, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 193 (1959).

<sup>15</sup> E. MAYR, *Animal Species and Evolution* (Harvard University Press, Cambridge 1963).

<sup>16</sup> H. STAIGER, Chromosoma 6, 419 (1954).

<sup>17</sup> M. J. D. WHITE, Aust. J. Sci. 22, 32 (1959).

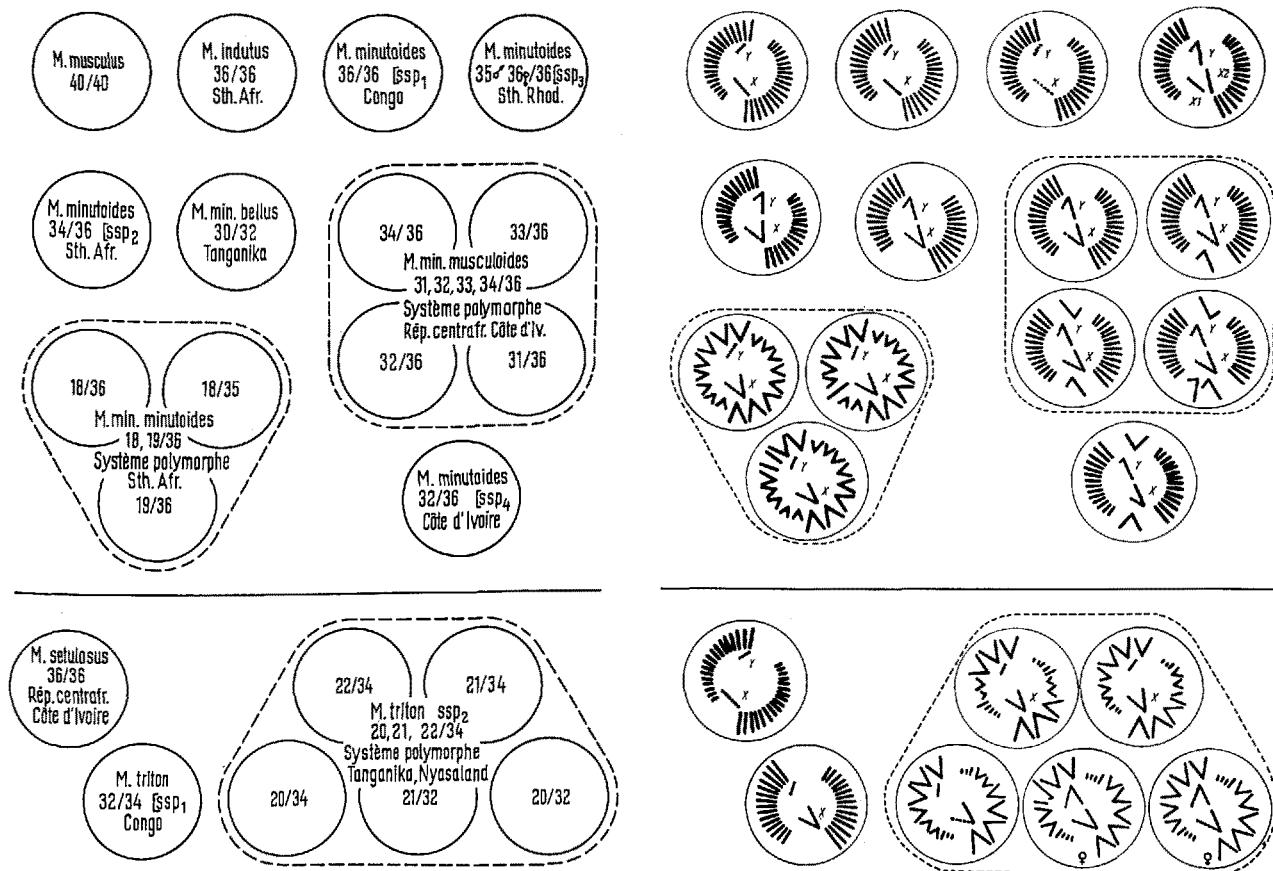


Fig. 6. Représentation schématique des divers caryotypes observés chez les *Leggada*. Les autosomes sont placés sur deux demi-couronnes, les chromosomes sexuels au centre de chaque schéma.

### La cytogénétique des *Leggada*

I. *Les chromosomes sexuels*. A part quelques modalités secondaires dont le lecteur trouvera la représentation schématique dans la Figure 6 mais que je laisserai de côté, les *Leggada* nous présentent deux types principaux de chromosome sexuels. Dès 1957<sup>18</sup>, après avoir étudié une première *Leggada* provenant de Côte d'Ivoire et déterminée ultérieurement comme *M. minutoides musculoides*, j'avais, ici même, proposé une hypothèse qui n'a cessé depuis de se confirmer. Chez la Souris domestique ( $2N = 40$ ), les 38 autosomes montrent un déclin graduel de taille, de la première à la dernière paire, le plus long chromosome étant cinq fois plus long que le plus court. L' $X$  et l' $Y$  sont également acrocentriques, celui-là de la taille du plus grand chromosome, celui-ci de celle du plus petit. L'association méiotique n'est pas de nature chiasmatique. Or, chez *M. minutoides musculoides*, l' $X$  est un grand  $V$  à bras égaux, l' $Y$  un  $V$  à bras inégaux, le plus long étant égal à l'un des bras de l' $X$  avec lequel, à la métaphase I, il s'associe par un chiasma typique (Figure 7). D'où l'hypothèse que, chez cette *Leggada*, des hétérochromosomes de type Souris (que je qualifierai de «primitifs», ou PR) ont été transloqués sur une paire d'autosomes qui forment donc les bras s'unissant par un

chiasma (type «transloqué» ou TR). Le fait que le NF de la *Leggada* est de 36, soit inférieur à celui de la Souris où il est de 40 justifie, en raison des remarques faites plus haut, une dévolution évolutive dans le sens Souris-Leggada.

Type PR et type TR coexistent dans le sous-genre *Leggada* (Figure 6). Tout récemment, un lot de 19

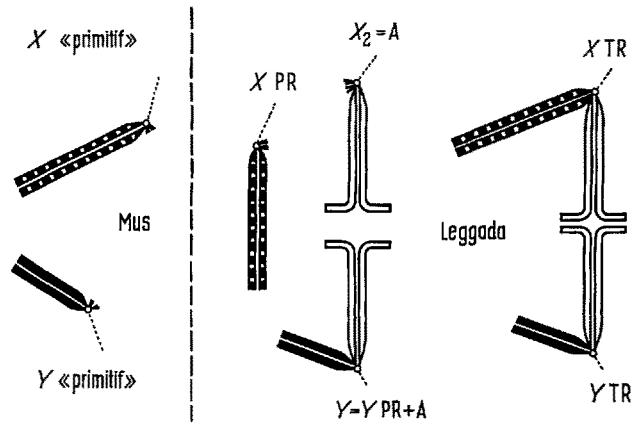


Fig. 7. Les chromosomes sexuels des *Leggada*. L' $X$  «primitif» est représenté en noir et blanc, l' $Y$  «primitif» en noir, la partie autosomique en blanc.

<sup>18</sup> R. MATTHEY, Exper. 13, 341 (1957).

sujets provenant de Salisbury m'a révélé un troisième type fort intéressant puisqu'il établit une transition entre type PR et type TR. Ces *Leggada* (*M. minutoides ssp<sub>3</sub>*) présentent 36 chromosomes chez la femelle et 35 chez le mâle, le NF étant de 36 dans les deux sexes. Le mâle possède, outre 34 éléments acrocentriques un *V* à bras inégaux, alors que les 36 chromosomes de la femelle sont acrocentriques.

L'analyse montre que le *V* du mâle est un *Y* de type TR, deux *X*, *X<sub>1</sub>* et *X<sub>2</sub>*, s'associant, lors de la méiose à chacun des bras de l'*Y*. *X<sub>1</sub>* représente l'*X* primitif, *X<sub>2</sub>* l'homologue de l'autosome transloqué sur l'*Y* primitif. On conçoit que la formation de ce trivalent méiotique, mettant *X<sub>1</sub>* et *X<sub>2</sub>* tout près l'un de l'autre, aura pu être de nature à favoriser une nouvelle translocation de *X<sub>1</sub>* sur *X<sub>2</sub>*.

Ce type de digamétie peut être schématisé comme suit:

$$\text{♂: } X_1 X_2 / Y \quad \text{♀: } X_1 X_2 / X_1 X_2.$$

Il est absolument nouveau pour les Mammifères euthériens où les exceptions au schéma classique ♂ *X/Y*, ♀ *X/X* ne sont qu'au nombre de six, soit: *Sorex araneus* (BOVEY<sup>19</sup>, SHARMAN<sup>20</sup>). ♂: *X/Y<sub>1</sub>Y<sub>2</sub>* - ♀: *X/X*. *Gerbillus pyramidum* (MATTHEY<sup>21</sup>). ♂: formation facultative d'un quadrivalent sexuel méiotique formé de l'*X*, de l'*Y* et deux autosomes, à la suite d'un échange de brefs segments terminaux entre l'*X* et un chromosome. *Gerbillus gerbillus* (MATTHEY<sup>22</sup>, WAHRMAN et ZAHAVI<sup>23</sup>). ♂: *X/Y<sub>1</sub>Y<sub>2</sub>* - ♀: *X/X*.

A ces trois cas, bien élucidés, il faut en ajouter trois autres encore insuffisamment compris, celui d'*Ellobius lutescens* (MATTHEY<sup>24</sup>), de *Microtus oregoni* (MATTHEY<sup>25</sup>, OHNO<sup>26</sup>), enfin d'*Acomys selousi* (MATTHEY<sup>27</sup>).

Les *Leggada* de Salisbury nous apportent donc, non seulement une confirmation de notre hypothèse et une indication sur la génèse du type TR, mais encore un mode inédit de détermination du sexe chez les Mammifères.

II. *Les caryotypes des Leggada*. La Figure 6 nous présente, sous une forme schématique les divers caryotypes observés chez les *Leggada*. La Figure 8 a été obtenue en décalquant les sériations établies directement à partir des microphotos ayant servi de base à mes travaux et ajoute ainsi aux schémas de la Figure 6 une documentation objective.

L'examen de la Figure 6 nous permet tout d'abord de constater que la formule 36/36 (le numérateur donnant le nombre 2N, le dénominateur le NF) avec chromosomes sexuels PR est la plus généralement répandue et se rencontre aussi bien dans le groupe *bufo-triton* (*M. setulosus*) que dans le groupe minutoides (*M. indutus*, *M. minutoides ssp<sub>1</sub>*). Il est vraisemblable que les autres formules ont dérivé de celle-ci.

Le NF est conservé chez *M. minutoides ssp<sub>2</sub>* (TR) et *ssp<sub>3</sub>* (intermédiaire) aussi bien que chez *M. minutoides*

*musculoides* (TR) et *M. minutoides minutoides* (*X* de type TR, *Y* de type PR). *M. minutoides musculoides* forme un système robertsonien typique avec des nombres 2N de 34, 33, 32, 31 observés dans une même population où 30 doit également exister. Un individu, originaire d'Abidjan (*M. minutoides ssp<sub>4</sub>*) ressemblerait tout à fait aux sujets à 32 de ce système, n'était le fait que les deux grands submétacentriques à bras très inégaux sont remplacés par deux métacentriques rigoureusement symétriques.

*M. minutoides minutoides*, avec ses 18 chromosomes en *V* (♀), a accumulé, par comparaison avec une forme souche 36/36, le maximum possible de fusions centriques. A noter que, chez cette espèce du sud de l'Afrique, j'ai rencontré deux fois, sur 21 individus, des hétérozygotes à 19 chromosomes (l'homologue d'un grand *V* étant représenté par deux *I* correspondant par leur taille aux deux bras du *V*) et six fois des hétérozygotes pour une inversion péricentrique portant sur un chromosome de la sixième paire. La première de ces observations implique la présence d'individus à 20 chromosomes (ceux à 19 résultant d'un croisement 18 · 20) et par conséquent d'un polymorphisme restreint. La seconde suggère un second système polymorphe puisque l'inversion n'a été rencontrée qu'à l'état hétérozygote ce qui impose l'existence d'homozygotes dont les NF sont respectivement de 36 et 34. La démonstration de cette inversion péricentrique est très importante puisqu'elle nous explique la manière dont le NF peut diminuer, ce qui est précisément le cas de *M. minutoides bellus* (30/32, TR) et, dans le groupe *bufo-triton* que nous abordons maintenant, des deux sous-espèces de *M. triton*: *M. triton ssp<sub>1</sub>* (*X* de type TR, *Y* de type PR) n'a que des autosomes acrocentriques alors que *M. triton ssp<sub>2</sub>* forme un système polymorphe compliqué et qui, faute d'un matériel plus abondant, n'est pas complètement compris: Cette *ssp<sub>2</sub>* est reliée à *ssp<sub>1</sub>* par une relation robertsonienne. Trois mâles ont été étudiés qui possédaient respectivement 20, 21 et 22 chromosomes (NF = 34, *X* TR, *Y* PR). Le sujet à 22 a 10 autosomes en *V*, celui à 21 en a 11, celui à 20 en a 12. Chez l'hétérozygote à 21, il est aisé de reconnaître les deux acrocentriques homologues des deux bras du *V* impair. Chez les deux femelles à 20 et 21 chromosomes, le NF est réduit à 32, le nombre des *V* autosomiques étant de 10 chez l'une, de 9 chez l'autre. J'ai montré<sup>28</sup>

<sup>19</sup> R. BOVEY, Rev. suisse Zool. 56, 341 (1949).

<sup>20</sup> G. B. SHARMAN, Nature 177, 941 (1956).

<sup>21</sup> R. MATTHEY, Arch. J. Klaus Stift. 27, 163 (1952).

<sup>22</sup> R. MATTHEY, Exper. 10, 464 (1954).

<sup>23</sup> J. WAHRMAN et A. ZAHAVI, Nature 175, 600 (1955).

<sup>24</sup> R. MATTHEY, Arch. J. Klaus Stift. 28, 65 (1953); Cytogenetics 1, 180 (1962).

<sup>25</sup> R. MATTHEY, Exper. 12, 337 (1956); Rev. suisse Zool. 64, 39 (1957).

<sup>26</sup> S. OHNO et al., Cytogenetics 2, 232 (1963).

<sup>27</sup> R. MATTHEY, Rev. suisse Zool., sous presse.

<sup>28</sup> R. MATTHEY, Cytogenetics 2, 290 (1963); Rev. suisse Zool. 70, 173 (1963); Arch. Biol., sous presse.

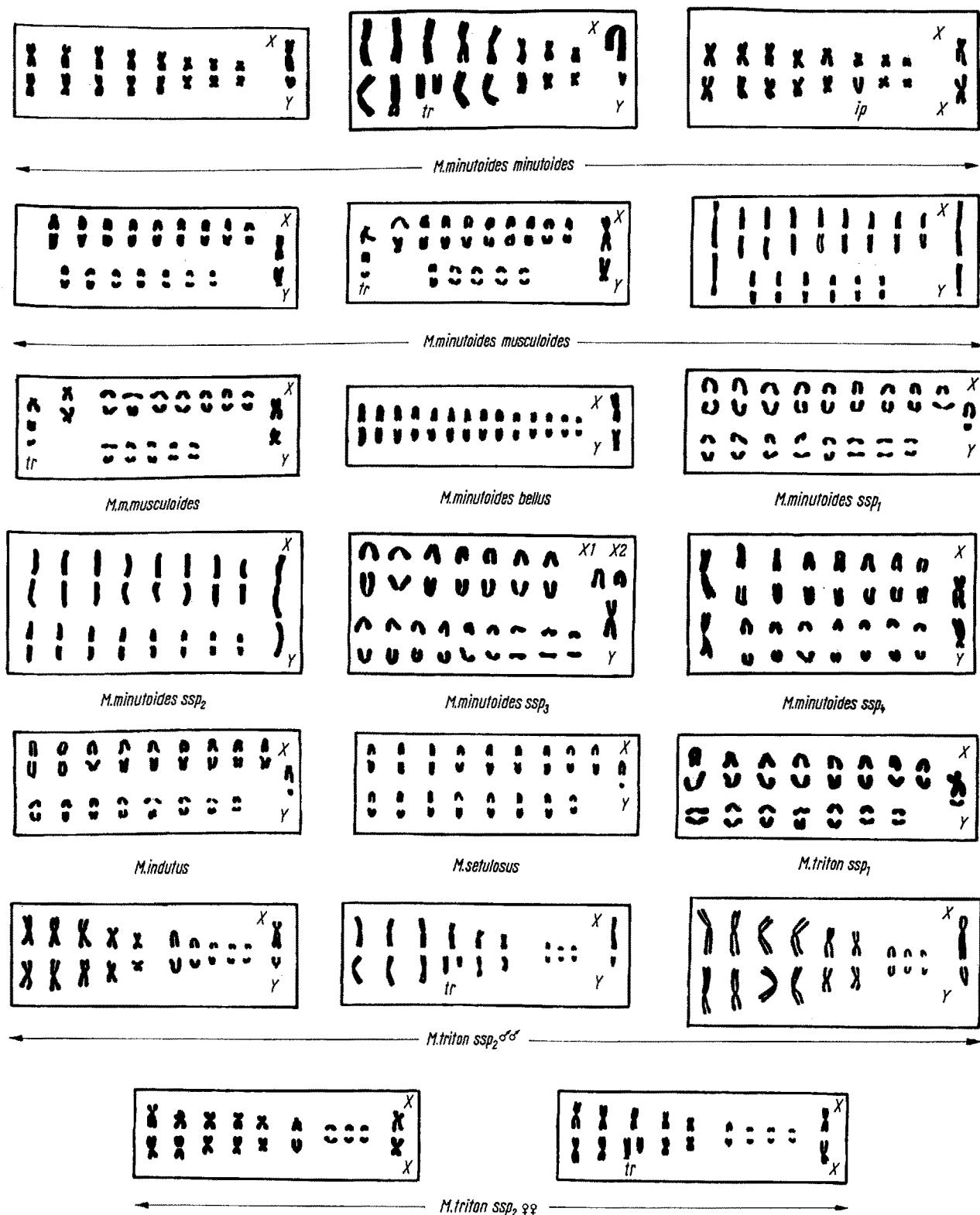


Fig. 8. Les caryotypes des *Leggada*. Les sériations établies d'après des microphotos de métaphases ont été décalquées. Les autosomes sont disposés sur deux rangs, les chromosomes sexuels sont à droite. tr = deux acrocentriques homologues d'un *V*. ip = inversion péricentrique.

comment des processus compliqués de translocation permettaient de relier formellement les formules masculines et féminines, mais il est probable que je suis tombé sur des représentants de deux systèmes polymorphes distincts.

Il m'est évidemment impossible, dans le cadre restreint de cet article, de montrer le parti que la taxonomie typologique peut tirer de ces observations. Soulignons uniquement le fait qu'à des formes morphologiquement si semblables que les méthodes classiques de la Systématique ne parviennent pas à les reconnaître, correspondent des constitutions chromosomiques absolument caractéristiques. Et ceci nous amène au problème de la spéciation sympatrique, si discutée, et dont, pour terminer, nous allons examiner un exemple.

III. *M. indutus* et *M. minutoides minutoides*, exemples probables de spéciation à partir d'un système polymorphe. Trente-trois *Leggada* provenant de l'Afrique du Sud et que je dois à l'obligeance du Dr D. H. S. DAVIS, peuvent être cytologiquement classées en deux groupes, 36/36 et 18/36, la relation étant, comme nous l'avons vu, attribuable à des fusions centriques: 36 *I* → 18 *V*.

Du point de vue taxonomique, elles ont été déterminées, mes collaborateurs, le Dr F. PETTER (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) et le Dr D. H. S. DAVIS (Medical Ecology Centre, Johannesburg) étant pleinement d'accord, comme *M. indutus* (= *deserti*) Th. et *M. minutoides minutoides* Smith. Remarquons que pour ELLERMAN, MORRISON-SCOTT et HAYMAN<sup>29</sup>, *M. indutus* est une sous-espèce de *M. minutoides*, point de vue auquel je me rallierai volontiers. En effet, il a fallu une étude extraordinairement minutieuse pour que le Dr PETTER trouvât un caractère différentiel, à savoir le contour de la première molaire supérieure (Figure 9); à ce sujet, disons ici que j'ai toujours transmis à ce spécialiste les sujets que j'avais étudiés sans lui communiquer la formule chromosomique de ceux-ci.

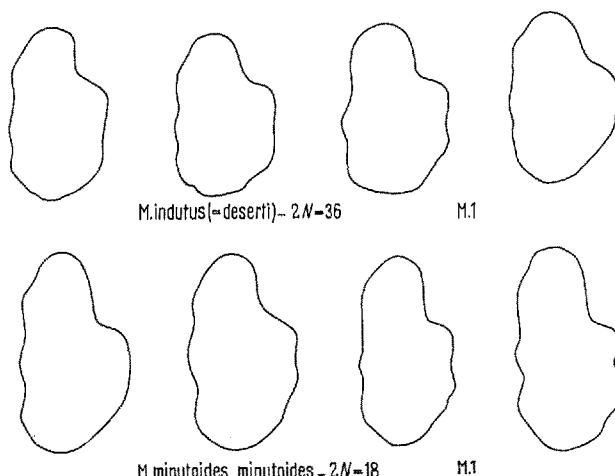


Fig. 9. Contour de la 1re molaire supérieure chez *M. indutus* et *M. minutoides minutoides* (d'après des croquis du Dr F. PETTER).

Néanmoins, bien que certains cas fussent pour lui douteux, les déterminations fondées sur le caractère dentaire se sont révélées régulièrement correctes. Examinons maintenant la carte de la Figure 10. Réserve faite des surprises que pourraient provoquer l'examen d'un échantillon plus riche, nous voyons que les deux formes coexistent aux environs de Kirkwood, *M. indutus* semblant s'avancer à partir de la zone semi-désertique du Karoo selon un axe est-ouest, les *M. minutoides* procédant en direction sud-nord. Nous aurions alors affaire simplement à une aire de rencontre occupée par deux espèces différentes issues de foyers géographiques distincts.

A cette interprétation, je substitue la suivante: il existe une zone à laquelle appartient Kirkwood et où un système polymorphe est en voie de dislocation, donnant naissance à deux formes dont la valeur est celles de *species in statu nascendi*. Voici les arguments

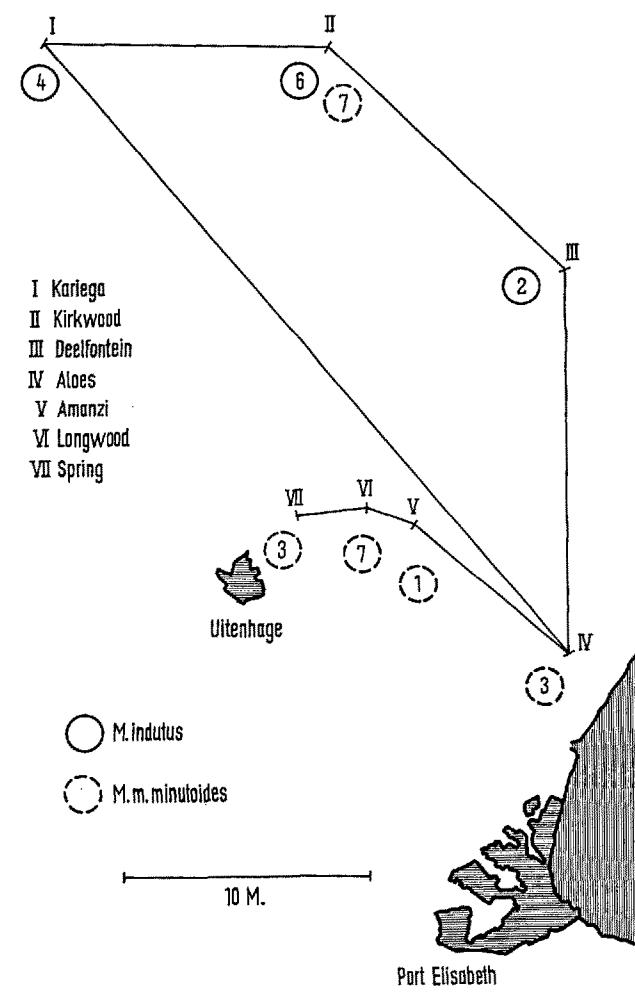


Fig. 10. Provenance des sujets d'Afrique du Sud. Le chiffre placé à l'intérieur de chaque cercle donne le nombre de spécimens pour chaque station. M. = mille d'Angleterre.

<sup>29</sup> J. R. ELLERMAN et al., *Southern African Mammals* (Trust. Brit. Mus., London 1953).

que l'on peut avancer en faveur de cette hypothèse: (1) il existe une relation robertsonienne typique entre *M. minutoides minutoides* et *M. indutus* qui sont les homozygotes extrêmes d'un système 36/18. (2) Les chromosomes sexuels sont de type PR chez *M. indutus*, *M. minutoides minutoides* impliquant celle d'homotétois TR chez *M. minutoides minutoides*. Il est concevable que les croisements entre individus PR et TR soient stériles d'où résulte la scission sympatique en deux groupes d'une communauté de reproduction ancienne. (3) L'existence d'hétérozygotes à 19 chromosomes chez zygotes à 20 serait une relique du système polymorphe antérieur qui, à un moment donné de son évolution, devait être constitué de sujets dotés de toutes les formules possibles, de 18 à 36. (4) Les faibles différences morphologiques qui existent entre les deux formes semblent être une preuve que, après que l'interstérilité s'est établie, ne sont encore apparues que peu de mutations géniques dont l'effet phénotypique est très peu marqué.

On peut alors se demander pourquoi les formules extrêmes seules, 18 et 36 (abstraction faite des cas exceptionnels d'hétérozygotie par translocations réciproques ou inversions péricentriques), ont persisté. Nous devons admettre une supériorité sélective de ces homozygotes et un argument en faveur de cette supposition peut être tiré de l'étude de groupes dont la spéciation est beaucoup plus ancienne que celle des *Leggada* africaines: c'est ainsi que mes recherches antérieures sur les Sauriens, plus spécialement les *Chamaeleontidae*<sup>30</sup>, ont montré qu'il y avait une tendance à l'accumulation du maximum possible de fusions centriques, qui, une fois réalisées, semblent stabiliser les formules chromosomiques à nombres diploïdes inférieurs. C'est à peu près à cette conclusion que WHITE<sup>31</sup> était parvenu en établissant son principe du «changement homologue» selon lequel «...one chromosome after another undergoes the same type of change in the same phyletic line».

De cet ensemble de faits et de déductions me semble ressortir la conclusion, encore conjecturale, que la spéciation peut s'installer dans un système polymorphe à la suite de mutations chromosomiques conduisant à la séparation en deux groupes interstériles de la population primitive, qu'une spéciation sympatique est donc concevable. Ainsi se relie l'évolution chromosomique à l'évolution organique, celle-là précédant celle-ci. Enfin, notre modèle assume que, dans un système polymorphe robertsonien en voie de liquidation, ce sont les combinaisons homozygotes extrêmes qui peuvent jouir d'un avantage sélectif.

Puissé-je avoir, dans les pages qui précèdent, justifié l'intérêt des études de Cytogénétique au sujet desquelles WHITE<sup>17</sup> s'exprime de la manière suivante: «Let us make no mistake about it: the problems of the genetic structure of species and of the nature of genetic adaptation to the environment are just as 'fundamental' as any of the problems of molecular biology, and much more difficult to solve».

**Summary.** The author has studied over 100 pygmy-mice (*Mus*, subgenus *Leggada*) from different parts of Africa. In striking contrast to the Eurasian mice, which show a great uniformity in the chromosome complements,  $2N = 40$ , NF (fundamental number or number of major arms) = 40, we find in *Leggada* not only marked differences between species and subspecies which appear very alike to the taxonomist, but chromosomal polymorphism in several populations of *M. minutoides minutoides* ( $2N = 18, 19$ ), *M. m. musculoides* ( $2N = 31, 32, 33, 34$ ) and *M. triton* ( $2N = 20, 21, 22$ ).

The primitive diploid number in this group is 36, all the elements, including sex-chromosomes, being acrocentric. Through Robertsonian fusions this number can go down to 18. The sex-chromosomes, in many forms, have undergone translocations on autosomes, processus resulting in a metacentric *X* and a submetacentric *Y*. In a South-Rhodesian population of *M. minutoides*, the translocation only occurred between the *Y* and an autosome, the males having 35 chromosomes (32 autosomes,  $X_1, X_2, Y$ ) and the females 36 (32 autosomes,  $X_1, X_2, X_1, X_2$ ); this is a new mode of sex-determination for mammals.

In the Kirkwood area (South Africa), two species or subspecies, *M. minutoides indutus* ( $2N = 36$ ) et *M. minutoides minutoides* ( $2N = 18$ ) differ cytologically only by Robertsonian processes. Their morphological discrepancies are extremely slight. In the latter, two males show two acrocentric chromosomes homologous to the arms of a single metacentric ( $2N = 19$ ), and in six females the sixth pair is composed of one small metacentric and one acrocentric of the same length; this observation represents the first known case of pericentric inversion in a wild mammal.

The author suggests that this mixed population is the last phase of a previous polymorphic system splitting in two *species in statu nascendi*; the first step of this sympatric speciation might have been an intersterility between mice with sex-chromosomes of primitive type and individuals having undergone the translocation sex-chromosomes/autosomes. This explanation requires a selective superiority of the extreme homozygotes (36 and 18). The recent sexual isolation could have been followed by a few genic mutations; their weak action on the phenotype accounts for the difficulty in identifying these two mice by using morphological criteria only. We also see how chromosomal mutations might be responsible for a sympatric speciation.

<sup>30</sup> R. MATTHEY, Bull. Soc. vaudoise Sci. nat. 67, 333 (1960).

<sup>31</sup> M. J. D. WHITE, *Animal Cytology and Evolution* (First Ed. Cambridge University Press, 1945).