Chromosoma (Berl.) 10, 1—72 (1959)

Du Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée de l'Université de Lausanne
et du Genetisch Instituut van de Rijksuniversiteit, Utrecht

L'EXPRESSION MORPHOLOGIQUE DE LA DIGAMÉTIE CHEZ LES SAUROPSIDÉS ET LES MONOTRÈMES

Par

JANNY M. VAN BRINK

Avec 130 Figures dans le Texte et 4 Planches

(Eingegangen am 4. September/18. November 1958)

Sommaire

Page

Introduction 1
Matériel et technique 6
Observations personnelles 8
A. Reptiles 8
I. Crocodiliens 8
Chromosomes et hétérochromosomes des Crocodiliens 12
II. Lacertiliens 13
Les hétérochromosomes des Lacertiliens 20
III. Ophidiens 24
Les hétérochromosomes des Ophidiens 26
IV. Chéloniens 27
Les hétérochromosomes des Chéloniens 31
B. Oiseaux 32
Chromosomes et hétérochromosomes des Oiseaux 49
C. Monotrèmes 58
Chromosomes et hétérochromosomes des Monotrèmes 62
Evaluation générale des résultats 63
Summary 65
Bibliographie 66

Introduction

Chez les organismes gonochoriques où l'on observe une sex-ratio de 1/1, la détermination du sexe a été très tôt reconnue comme un cas particulier du croisement de retour mendélien. L'hétérozygotie de l'un des deux sexes pour une paire de gènes sexuels se traduit très généralement par l'hétéromorphie de la paire de chromosomes porteurs de ces facteurs; c'est en effet cette différenciation morphologique des hétérochromosomes qui a permis d'établir la corrélation entre les phénomènes cytologiques et la distribution des gènes, et qui a été l'une des bases de la théorie chromosomique de l'hérédité.

Il y a, notamment chez les Vertébrés, de nombreux cas où la démonstration de l'existence d'une hétérogamétie à l'échelle chromosomique n'a pu être donnée. MATTHEY (1949), dans sa révision des travaux concernant les chromosomes sexuels des Vertébrés, considère que ce

n'est que chez les mâles des Mammifères que la digamétie chromosomique a pu être prouvée d'une manière convaincante. De plus, nous trouvons, dans son livre, diverses indications indirectes concernant l'existence d'une digamétie dans l'un ou l'autre sexe:

1. L'étude du type d'hérédité liée au sexe a révélé l'existence de deux types de digamétie chez les Poissons, d'une digamétie femelle chez les Oiseaux.

2. Chez les Amphibiens, comme chez les Poissons, il y a des espèces à digamétie mâle, d'autres à digamétie femelle; cette conclusion a été tirée de l'analyse de croisements entre normaux et hermaphrodites, entre normaux et individus expérimentalement invertis, ainsi que d'hybridisations interspécifiques (cf. aussi BENAZZI 1956).

3. L'étude du sexe d'individus haploïdes, ainsi que d'individus diploïdes obtenus par voie parthénogénétique, peut, à la lumière de la théorie de l'équilibre des gènes sexuels, nous renseigner également: elle confirme l'existence des deux types de digamétie chez les Amphibiens. YAO et OLSEN (1955) ont obtenu, par parthénogénèse, des embryons exclusivement mâles chez le Dindon, ce qui s'expliquerait (POOLE et OLSEN 1957) en admettant une digamétie femelle: les ovocytes *ZO* (ou *ZW*) retenant le chromosome *Z* à la maturation donneraient naissance, après dédoublement du complément haploïde, à des individus *ZZ*, donc à des mâles, les embryons *OO* (ou *WW*) résultant des œufs où le chromosome *Z* a passé dans le globule polaire, étant létaux.

Aucune de ces méthodes n'a été utilisée pour élucider le type de digamétie chez les Reptiles: seule, DANTCHAKOFF (1950) a essayé de mettre en relation les résultats de ses expériences endocrinologiques sur les Mammifères, les Oiseaux et les Reptiles avec le type de digamétie, qu'elle présume femelle chez ces derniers. Chez les Mammifères, l'hormone mâle est bien supportée par les embryons femelles, sur lesquels elle a un effet constructif, tandis que l'hormone femelle a un effet létal sur les mâles. Chez les Oiseaux on trouve des résultats opposés: l'hormone femelle est supportée par les germes mâles, mais l'hormone mâle est toxique pour les femelles. Chez les Reptiles, les résultats sont analogues à ceux obtenus chez les Oiseaux: si l'on admet une digamétie femelle chez les Reptiles, on peut alors englober ces résultats d'apparence contradictoire dans une même hypothèse: l'hormone du sexe hétérogamétique serait tolérée par les embryons du sexe homogamétique, celle du sexe homogamétique serait toxique pour les embryons du sexe hétérogamétique.

L'observation cytologique directe conduit à des résultats très disparates, le cas des Mammifères, à digamétie mâle, étant le seul sur lequel tous les auteurs soient d'accord.

En ce qui concerne les classes inférieures des Vertébrés, il est très probable que, chez les Poissons, comme chez les Amphibiens, la digamétie ne s'accompagne jamais d'une hétérogamétie microscopiquement appréciable.

Les travaux antérieurs à 1949 ont fait l'objet d'un exposé critique de MATTHEY [à l'exception de celui de MATEUS (1944), qui décrit une digamétie ♂ de type XY chez l'Urodèle *Chioglossa lusitanica*, travail de valeur technique douteuse; chez deux autres Urodèles, le même auteur (1952, 1953) ne trouve pas d'hétérochromosomes chez le mâle]. Depuis cette date, il a été rapporté un cas nouveau pour chacune des deux classes. Chez le Poisson *Mogrunda obscura*, NOGUSA (1955) décrit une paire XY qui, à la métaphase I serait reconnaissable à l'hétéromorphie de ses constituants. Cette hétéromorphie est si peu manifeste que l'interprétation donnée par NOGUSA nous semble peu convaincante. Chez les Amphibiens, YOSIDA (1955, 1957) décrit des hétérochromosomes du type XY chez le mâle de *Hyla arborea*, mais la valeur de ce cas paraît également douteuse: il y a au moins quatre paires d'éléments de grandeur à peu près égale et de forme très semblable, parmi lesquels il est impossible d'identifier une paire hétéromorphe. Les deux éléments indiqués sur les dessins comme X et Y ne se distinguent en rien l'un de l'autre sur les photographies qui accompagnent le travail. Dans les métaphases I l'auteur lui-même se déclare incapable d'identifier le bivalent sexuel; dans les prophases goniales «one element sometimes remains heteropycnotic» et représenterait l'Y; en somme, l'évidence en faveur d'une paire hétéromorphe est très faible.

Reste à exposer la situation chez les Sauropsidés, qui nous intéresseront plus spécialement dans ce travail. Pour un historique détaillé je renvoie aux travaux de MATTHEY (1939, 1943, 1949, 1951) et de MARGOT (1946), dont voici l'essentiel:

Chez le Poulet, plusieurs auteurs, à la suite de SHIWAGO (1924), ont cru à la solitude du plus grand chromosome. Plus tard, il fut reconnu que ce grand chromosome avait un partenaire et le Z unique de la femelle fut localisé au niveau du neuvième élément par ordre de taille. Cette conclusion (SUSUKI 1930) fut reprise par plusieurs auteurs, tout spécialement par YAMASHINA (1944) qui, dans une série de magnifiques travaux, retrouve chez un grand nombre d'espèces des conditions analogues. En 1934, OGUMA rapporte le premier cas de digamétie femelle chez les Reptiles et décrit une paire ZO chez le Lézard vivipare; le même type de digamétie existerait chez d'autres Lacertiliens (MAKINO et ASANA 1948, MAKINO et MOMMA 1949) et chez les Chéloniens (OGUMA 1937, NAKAMURA 1949, MAKINO 1952).

Si, pour les auteurs japonais, la digamétie chromosomique femelle est caractéristique des Sauropsidés dans leur ensemble, MATTHEY, de 1939 à 1949, exprime une autre opinion. Dans ses révisions critiques relatives aux Oiseaux, il émet des doutes sur la possibilité de dénombrer dans ce groupe les chromosomes avec une précision parfaite et par là même de pouvoir établir si c'est à une digamétie de type ZO ou ZW que l'on a affaire. En ce qui concerne l'identification du chromosone Z, MATTHEY n'estime pas qu'elle est définitivement précisée. Remarquons

que MATTHEY n'a pas travaillé lui-même la cytologie aviaire. Il n'en est pas de même chez les Reptiles: en 1943, le même auteur, étudiant le Caméléon vulgaire — matériel d'analyse facile — ne trouve aucune différence entre les compléments chromosomiques du mâle et de la femelle, résultat si assuré qu'il n'hésite pas à l'étendre à l'ensemble des Reptiles.

Rappelons ici que la digamétie chromosomique femelle est un phénomène rare. On est surpris, en examinant la littérature relative aux Papillons et aux Trichoptères, de constater combien les preuves cytologiques de la digamétie femelle dans ces deux ordres sont peu nombreuses et insuffisantes. Les cas des Copépodes *Eucyclopinae*, comme *Ectocyclops strenzkei*, décrit par BEERMANN (1954), où la digamétie femelle est de type *ZZ-ZO*, ainsi que celui de l'Isopode *Jaera marina* (STAIGER et BOCQUET 1954, 1956), où la femelle a des chromosomes sexuels multiples de type ZW_1W_2, n'intéressent que des unités systématiques restreintes au sein de groupes plus vastes où des hétérochromosomes reconnaissables n'ont pas été signalés et sont donc probablement d'origine récente. Chez les Angiospermes dioeciques, WESTERGAARD (1958) ne mentionne qu'un seul cas, et qui n'est pas tout à fait convaincant, de digamétie femelle morphologiquement exprimée.

Comment expliquer la rareté de la digamétie femelle ? Pour la mise en évidence d'une paire d'hétérochromosomes on utilise des critères différents, dont beaucoup se fondent sur l'étude de la méiose: démonstration de la présence d'une paire hétéromorphe dans les garnitures diploïdes; d'un bivalent asymétrique dans les stades méiotiques précédant l'anaphase I; d'un comportement éventuellement aberrant de ce bivalent pendant la prophase de la méiose (hétérochromasie) ainsi que pendant l'anaphase I (pré- ou postcession). Or, les stades méiotiques sont généralement abondants dans les testicules du mâle, où une hétéromorphie morphologique ne saurait échapper à l'observateur. Chez la femelle la méiose a lieu pendant une période où l'œuf est déjà chargé de matières de réserve; la fixation correcte des stades méiotiques (moins nombreux que chez le mâle), est très difficile et ne réussit que rarement. Le seul moyen de découvrir une paire hétéromorphe chez la femelle reste donc l'analyse numérique et morphologique des divisions diploïdes: en cas de digamétie de type *ZZ-ZO*, on trouvera un nombre impair chez la femelle, pair chez le mâle; en cas de digamétie de type *ZZ-ZW*, on trouvera des nombres pairs dans les deux sexes, mais une des paires doit être formée de partenaires égaux chez le mâle, inégaux chez la femelle.

Dans ce dernier cas il est concevable que la présence d'une paire hétéromorphe puisse être masquée par celle d'un grand nombre d'éléments de grandeur et de forme semblables aux hétérochromosomes, tandis que, si on disposait de stades méiotiques, sa découverte serait

aisée. On peut donc être sûr que l'analyse des cinèses diploïdes ne permettra pas toujours de mettre en évidence une paire d'hétérochromosomes, et la méthode pourrait, pour cette raison, paraître mal adaptée au problème à résoudre. D'autre part, s'il est vrai que la digamétie femelle est générale chez les Sauropsidés, il serait étonnant de ne jamais trouver de cas où l'évolution chromosomique se soit accompagnée d'une différenciation suffisamment accusée des chromosomes sexuels pour qu'on puisse distinguer ces éléments à la mitose.

Le désaccord entre les cytologistes japonais et suisses semble être d'ordre surtout psychologique, les difficultés inhérentes au matériel n'excluant pas une certaine part d'interprétation subjective des observations; cette remarque est d'ailleurs surtout valable pour les Oiseaux.

J'ai essayé, dans la première partie de ce travail, de réétudier le problème de la digamétie chez les Sauropsidés par une analyse des compléments chromosomiques diploïdes, à l'aide d'une technique qui rende l'analyse des métaphases mitotiques plus facile et moins sujette à des interprétations personnelles. Il aurait été indiqué, pour aborder ce problème, de trouver un matériel à caryotype différencié; en réalité le choix du matériel a souvent dû être dicté par la possibilité d'obtenir un nombre suffisant d'individus ou de disposer de stades embryonnaires dont les tissus sont encore riches en mitoses. Si *Chamaeleon vulgaris*, *C. bitaeniatus* et le Poulet ont été choisis pour la première raison, *Lacerta vivipara*, et *Natrix rhombifera*, espèces vivipares, l'ont été pour la seconde, comme la Perruche, facile à élever, et le Moineau, espèce commune. Pour les Tortues et les Crocodiles j'ai dû me limiter aux espèces faciles à obtenir dans le commerce.

J'ai signalé plus haut que tous les auteurs sont d'accord pour attribuer une digamétie mâle aux Mammifères euthériens et métathériens (Marsupiaux). Il était alors très désirable de combler une lacune et d'examiner les Monotrèmes, groupe extraordinairement intéressant et sur lequel nous ne savons rien de certain. Il m'a été possible d'obtenir un Echidné et, si la méiose n'a pu être étudiée, j'ai pu par contre mettre en évidence une digamétie mâle, comme chez les autres Mammifères.

Ce travail a été exécuté en partie grâce à des subsides du Fonds National suisse pour la Recherche scientifique, et de l'Organisation néerlandaise pour le développement de la Recherche Scientifique «Z. W. O.», dans le Laboratoire de Zoologie de l'Université de Lausanne et à l'Institut de Génétique de l'Université d'Utrecht. J'exprime aux directeurs de ces Instituts, MM. les professeurs R. Matthey et C. L. Rümke, ma profonde gratitude.

Ma reconnaissance va aussi à M. F. Appelman, Directeur du jardin Zoologique de Rotterdam, qui m'a cédé un Caïman; au Dr. J. J. Rankin (Salisbury, Rhodesia), et à M. S. Busin (Bukavu, Congo Belge), pour leurs envois de *Chamaeleon dilepis* et *C. bitaeniatus*; enfin, à Mlle G. Ubbels et M. W. Scharloo, doctorants en Zoologie, dont la collaboration m'a été précieuse.

Matériel et technique

Matériel. Chez les mâles adultes des Vertébrés les gonades sont une source inépuisable de mitoses se prêtant bien à l'examen cytologique. Il n'en est pas de même chez les femelles: aussitôt que la période embryonnaire de multiplication des ovogonies est terminée, l'ovaire ne contient plus que les cinèses des cellules folliculaires enveloppant les ovocytes; pour trouver un matériel comparable à celui dont on dispose chez les mâles, on doit recourir, ou bien aux tissus embryonnaires — gonades et tissus somatiques — ou bien à des tissus somatiques adultes contenant des cellules en division. A cette fin on a souvent utilisé de la moëlle osseuse, mais, avec un matériel aussi difficile que les Oiseaux, les résultats obtenus ne sont guère satisfaisants. Les divisions sont souvent, cytologiquement, de qualité inférieure: elles sont plus petites et montrent plus de superpositions que les divisions goniales; en outre, pour la confection des «squashes» la moëlle a de sérieux désavantages, en raison de la présence de petits fragments osseux, qu'il est difficile d'éliminer totalement et qui font éclater les lamelles. Parmi les tissus somatiques adultes auxquels j'ai appliqué cette méthode, la rate, seule, donne de bons résultats. Elle contient chez certains individus un grand nombre de divisions, probablement myélo- ou lymphoblastiques, comparables par leurs dimensions aux divisions goniales du mâle ou des embryons. Dans les cas où l'on dispose d'un nombre restreint d'animaux adultes, la rate, qui se laisse facilement écraser, peut constituer une précieuse source de cinèses.

Les gonades embryonnaires, matériel de choix pour l'étude des chromosomes des mâles aussi bien que des femelles, ont pourtant elles-aussi leurs inconvénients. Elles ne sont accessibles que chez des espèces vivipares ou chez celles dont les œufs se laissent facilement incuber. Dans la plupart des espèces animales la gonade passe par une période de multiplication des cellules goniales; c'est pendant cette période limitée qu'elle livre les mitoses qui se prêtent par excellence à l'étude cytologique, tandis qu'auparavant elle ne permet guère de déterminer le sexe du sujet et que, plus tard, l'activité cinétique cesse presque complètement. Il s'agit donc de savoir exactement quand se produit cette onde de divisions goniales, pour pouvoir fixer au bon moment. Or, le matériel est souvent trop restreint pour faire des sondages préalables et l'on doit se contenter de fixer au hasard. Chez les espèces telles que la Poule, qui ont été l'objet de nombreuses recherches, on sait à quel moment de la vie embryonnaire se situe la période de multiplication: la prolifération des cellules ovogoniales a lieu du 8-ième au 10-ième jour de l'incubation, celle des spermatogonies du 10-ième au 13-ième jour (SWIFT 1915, 1916), et on peut alors être sûr de trouver un nombre suffisant de cellules en division. Quand l'espèce n'a pas été étudiée à ce point de vue, mais qu'on dispose d'un matériel étendu on peut faire des fixations pendant plusieurs jours consécutifs et déterminer le moment le meilleur.

C'est ainsi que chez la Perruche j'ai fixé un grand nombre d'embryons à partir du huitième jour de l'incubation, avant de trouver, le septième jour après l'éclosion, une gonade active. Il semble probable que nous avons affaire ici à l'une des nombreuses différences physiologiques entre nidicoles et nidifuges: le moment de l'éclosion chez ces derniers correspond à un stade tout différent du développement embryonnaire que chez les premiers, et il paraît plausible que le dixième jour d'incubation chez le Poulet (moment favorable pour trouver des cinèses goniales) ne répond pas au 9-ième jour d'incubation chez la Perruche — également à mi-chemin vers l'éclosion — mais à un moment beaucoup plus tardif du développement de la jeune Perruche. Il est intéressant de rappeler que GUÉNIN (1948) a pu constater que, chez le Rat, le meilleur moment pour trouver des cinèses goniales était également situé huit jours après la naissance; or, le Rat étant une espèce nidicole dans le sens de PORTMANN (1956), nous avons ici un cas tout à fait parallèle à celui des oiseaux nidicoles.

Quant aux tissus somatiques de l'embryon, ils sont d'autant plus riches en cinèses qu'on fixe à un moment plus précoce. L'objet de mes recherches m'a posé ici une limite: il était avant tout nécessaire de connaître le sexe de l'individu étudié, et ceci n'est possible qu'à partir d'un stade embryonnaire relativement tardif, alors que les divisions des tissus autres que germinaux sont peu abondantes. De nouveau c'est alors la rate de l'embryon qui livre, dans la plupart des cas, un bon nombre de mitoses.

Technique. J'ai utilisé presque exclusivement des préparations par écrasement («squashes»), prétraitées à l'eau distillée, selon la méthode lancée par MAKINO et NISHIMURA (1952) et que MATTHEY, dès 1953, a également adoptée en la modifiant. Cette méthode s'est révélée très féconde dans des recherches exigeant un inventaire soigneux de l'équipement chromosomique. Elle a été appliquée aux Mammifères par MATTHEY (1953—1958). Son usage pour l'étude des Reptiles et des Oiseaux a mené à des résultats excellents, dont un bref rapport a déjà été publié par MATTHEY et VAN BRINK (1956a, b, 1957) et par VAN BRINK et UBBELS (1956).

J'ai adopté la méthode suivante: de très petits morceaux de tissu (testicule, rate, tissu embryonnaire) sont plongés dans l'eau distillée à 20° C pendant 8 minutes (MAKINO et NISHIMURA prescrivent, pour les Oiseaux, un prétraitement à 42° C durant 5 minutes; si cette température plus élevée m'a semblé, dans certains cas, donner des résultats supérieurs, la différence n'est pas constante et l'avantage du prétraitement chaud ne paraît pas prouvé.) On fixe les fragments prétraités au carmin acétique (ou à l'orcéine acétique), ou simplement dans l'acide acétique à 45% ou l'acide propionique 45%. Ensuite on écrase les fragments de tissu fixés entre une lame albuminée et une lamelle grasse. La fixation au carmin permet un examen provisoire, alors que celui des préparations fixées sans coloration peut se faire au microscope à contraste de phase; j'ai le plus souvent utilisé cette dernière méthode.

Les préparations jugées dignes d'une analyse poussée sont immergées dans une cuvette d'alcool à 70%, jusqu'à ce que les lamelles se décollent. On rince à l'eau distillée, puis hydrolyse à l'acide chlorhydrique normal dans une étuve à 56° C pendant 12 minutes; suit un lavage soigneux à l'eau distillée, puis coloration à la fuchsine sulfureuse de Feulgen, la déshydratation et le montage au baume de Canada. J'ai parfois utilisé l'hématoxyline ferrique de Heidenhain. Cette dernière méthode est pourtant moins indiquée lorsque une confusion possible entre microchromosomes et petites inclusions cellulaires non-chromosomiales prenant le colorant pourrait conduire à des erreurs d'interprétation.

La fuchsine sulfureuse par contre est un colorant sélectif du matériel désoxyribonucléique. Elle a parfois l'inconvénient de colorer trop légèrement. Les chromosomes sont alors à peine visibles et très difficiles à photographier. Cette difficulté est aujourd'hui facilement vaincue: en contraste de phase les chromosomes trop pâles apparaissent bleu foncé sur fond jaunâtre et donnent des images photographiques suffisamment contrastées; un écran jaune peut encore augmenter le contraste entre chromosomes et fond. (Il faut mentionner le rôle que joue ici l'indice de réfraction du baume utilisé. Le baume de Canada se prête très bien à cette méthode, tandis que dans certaines résines synthétiques, comme le «Clarite», les chromosomes semblent disparaître complètement.)

Les préparations ont été examinées systématiquement à l'aide d'un microscope Zeiss Opton W et les photos ont été prises en utilisant une chambre adaptable Zeiss sur un film Agfa Isopan FF (10/10 DIN ou 13/10 DIN), ou un film Agepan. Les dessins ont été faits d'après les photographies, le travail étant à chaque instant contrôlé par l'examen des préparations. Les caryogrammes ont été établis d'après des agrandissements ($\times$ 5000) des dessins photocopiés. D'autres détails techniques concernant des cas spéciaux seront donnés quand ils seront nécessaires.

Observations personnelles

A. Reptiles

I. Crocodiliens

Caiman sclerops SCHN. (Fig. 1—9; pl. I, Fig. 2)

Matériel utilisé: un mâle adulte et deux femelles juvéniles.

Mâle: divisions diploïdes et méiotiques. Les mitoses spermatogoniales montrent toutes 42 chromosomes (Fig. 1), de longueur très différente, les plus petits mesurant moins de 0,5 μ, les plus grands 4 à 5 μ. Les métaphases I (Fig. 2) sont toutes dotées de 21 bivalents. La morphologie des chromosomes, qui, dans la plupart des divisions mitotiques, sont passablement contractés, n'est pas toujours très claire; toutefois on peut constater que les plus grands éléments sont acrocentriques, un bras court étant souvent impossible à déceler. L'aspect des bivalents méiotiques révèle la présence de deux chiasmas, se traduisant par la forme annulaire de chaque tétrade. Les extrémités centromériques des plus grandes tétrades sont contractées et légèrement gonflées, ce qui ne permet pas de décider si leurs constituants sont acro- ou télocentriques.

Le nombre haploïde de 21 est encore confirmé par une métaphase II (Fig. 3) à 21 dyades, fissurées jusqu'au centromère et où la «major spiral», en voie de déroulement, est clairement reconnaissable. Cette observation indiquerait la présence, dans le complément haploïde, de 11 grands chromosomes télo(acro-)centriques et de 10 éléments plus petits et de forme métacentrique, encore que de légers doutes subsistent concernant la forme de quelques-uns des éléments de taille intermédiaire.

Femelle: divisions diploïdes. Deux très jeunes femelles, mesurant respectivement 21 et 27 cm environ, complètent mon matériel crocodilien. Elles n'avaient pas encore de gonades bien développées et il fut nécessaire de faire des coupes sériées de toute la région rénale pour trouver l'ovaire aplati et adhérant étroitement à la surface du rein. La principale source de cinèses dans ces deux animaux impubères a été la rate, qui, surtout chez le plus jeune des deux, présentait un nombre considérable de divisions mitotiques bien étalées, dont les Fig. 4—8 donnent quelques exemples. Le tableau suivant résume les nombres de chromosomes trouvés dans 17 cinèses:

	Nombre de chromosomes			
	40	41	42	43
Nombre de cinèses . . .	1	1	14	1

Comme on le voit, il y a une certaine et faible variabilité numérique de part et d'autre de la valeur 42, que je considère comme typique et qui caractérise toutes les figures parfaitement claires. Les chiffres excep-

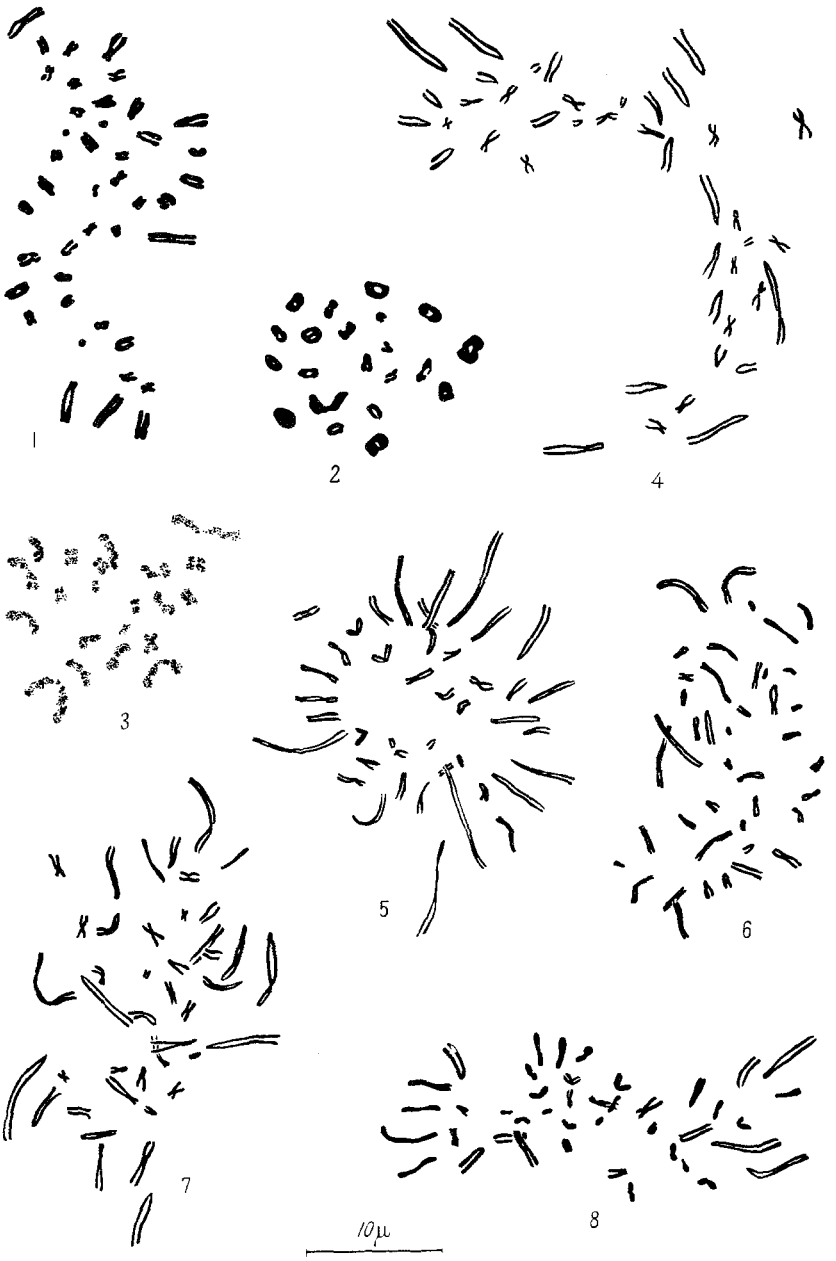


Fig. 1—8. *Caiman sclerops*. Fig. 1: métaphase spermatogoniale. Fig. 2: métaphase I du ♂. Fig. 3: métaphase II du ♂. Fig. 4—8: divisions diploïdes trouvées dans la rate de la ♀

tionnels se trouvent tous dans des métaphases où l'interprétation demeure un peu difficile. Il est donc douteux que cette variabilité soit

objectivement établie. Quant aux caractères morphologiques des chromosomes femelles, les caryogrammes (Fig. 9) montrent la sériation et l'appariement des éléments de quatre cinèses. Dans une telle série de chromosomes de taille graduellement décroissante, tout appariement est évidemment arbitraire. Dans la plupart des noyaux les dix premières paires sont de forme acro- ou télocentrique. Les onze paires suivantes

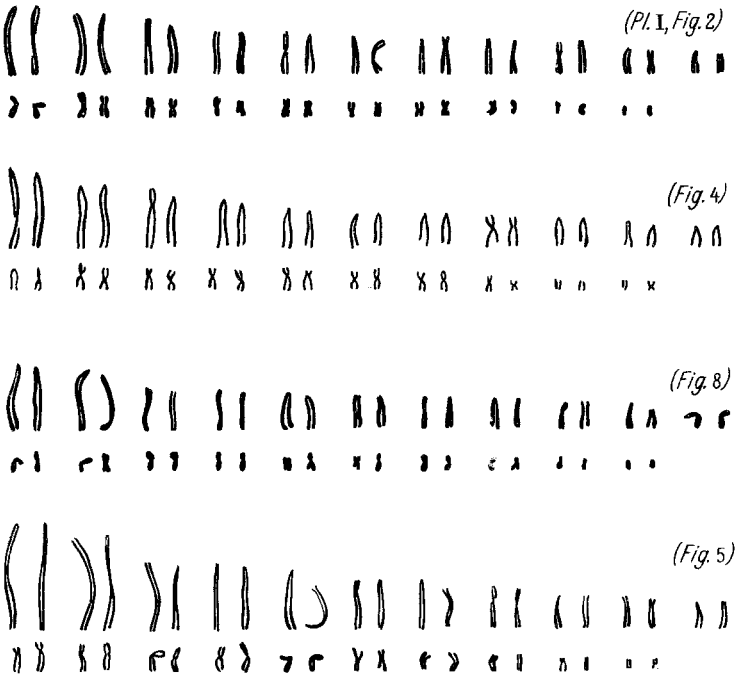


Fig. 9. *Caiman sclerops.* Caryogrammes de cinèses femelles

sont en bonne partie métacentriques bien qu'il ne soit pas toujours possible de déterminer exactement la position du centromère. Si parmi les dix premières paires il se présente parfois (Fig. 4, paire no. 8) des éléments qui semblent métacentriques, cette apparition est inconstante et nous pouvons l'attribuer à une torsion de chromatides, simulant un centromère médian ou submédian, phénomène fréquent dans les stades prométaphasiques (MATTHEY 1957d).

Le caractère métacentrique des chromosomes des paires 12—21 paraît peu douteux, d'autant moins que des torsions sont moins probables pour des chromosomes courts. La onzième paire pourrait soulever quelques doutes: dans la plupart des figures, elle paraît acrocentrique, mais la Fig. 8 présente à l'emplacement de la onzième paire deux éléments

à constrictions médianes très prononcées. Si l'orientation des chromosomes dans la plaque métaphasique peut être considérée comme un critère indiquant la position du centromère, il faut attacher une valeur spéciale aux cinèses où l'arrangement radiaire des chromosomes métaphasiques est respecté, et ceci est le cas dans les cinèses de Fig. 5 et pl. I, Fig. 2. Dans ces deux cinèses on ne peut parler de chromosomes métacentriques qu'à partir de la douzième paire. L'exception apparente que constitue la cinèse de la Fig. 8 est donc probablement explicable par l'aspect massif de ses chromosomes, dont dix seulement présentent la fissuration habituelle en chromatides. Dans de telles conditions une torsion de chromatides, entraînant une constriction apparente, ne peut être reconnue.

Ainsi arrivons-nous à la conclusion que, morphologiquement aussi bien que numériquement, les équipements chromosomiques du mâle et de la femelle de *Caiman sclerops* ne montrent aucune différence: tous deux possèdent 42 chromosomes, dont 11 paires de grands acro(télo- ?)-centriques et 10 paires de petits métacentriques.

Discussion. La reconnaissance du sexe des deux jeunes spécimens a été malaisée. S'il est parfois difficile de trouver, dans la morphologie externe, des caractères permettant de distinguer mâles et femelles adultes, la dissection renseigne sans ambiguïté. Dans des Crocodiles nouveau-nés, par contre, on ne trouve à première vue rien qui ressemble à une gonade. Les données de la littérature concernant le développement des organes sexuels chez les Crocodiles sont extrêmement pauvres, sinon inexistantes.

Dans le plus grand de mes deux jeunes animaux (qui a fourni les cinèses des Fig. 4 et 7) l'ovaire était déjà typiquement développé. Il n'en était pas de même pour l'autre individu, qui mesurait 21 cm, et chez lequel j'avais trouvé le plus grand nombre de mitoses utilisables. A l'emplacement correspondant à l'ovaire de la plus grande femelle se trouve une couche de follicules assez irréguliers, l'ovocyte supposé ayant un diamètre dix fois plus grand que celui des cellules qui l'enveloppent. La nature ovarienne de cet organe est à première vue conjecturale. Aussi n'ai-je pu me prononcer avec certitude sur le sexe de cet individu qu'en comparant les coupes de la région gonadique avec des préparations d'un embryon ♂ de la même espèce, se trouvant dans la collection du «Hubrecht Laboratorium voor Embryologie» à Utrecht, coupes dans lesquelles les testicules sont nettement reconnaissables; les sections étant transversales, ils montrent un contour circulaire, et contiennent un grand nombre de tubes séminipares typiques, et leur taille est telle que dans un jeune mâle du même âge que les deux animaux que j'ai examinés, on les aurait certainement trouvés et reconnus sans peine. Il est donc certain que mes sujets étaient bien de sexe femelle.

Chromosomes et hétérochromosomes des Crocodiliens

Le cas de *C. sclerops* a fait l'objet d'une note préliminaire de MATTHEY et VAN BRINK (1957). Il n'y a que deux autres espèces de Crocodiles à considérer: *Alligator mississippiensis* a été étudié par MATTHEY (1942, 1947) et par RISLEY (1942). Ces deux auteurs comptent 32 chromosomes, soit «10 grands V et 22 I assez semblables entre eux et relativement courts». Si l'on compare cette formule à celle du Caïman, soit 22 grands I et 20 petits métacentriques, on pourrait supposer qu'il existe une relation robertsonienne entre ces deux formes: c'est-à-dire que les 10 grands V de l'Alligator seraient selon cette hypothèse homologues aux 20 grands I du Caïman, le passage de l'une de ces formules en l'autre s'expliquant par des fusions centriques, et il resterait 22 petits éléments dans chaque espèce. Que ces derniers soient décrits chez l'Alligator comme des bâtonnets par MATTHEY, tandis que dans mes préparations du Caïman les plus petits chromosomes paraissent métacentriques, à l'exception de la onzième paire, me semble une différence due aux techniques différentes que nous avons utilisées: MATTHEY a fixé son matériel au Flemming-Heitz, et la contraction provoquée par cette méthode, réduisant surtout le diamètre total de la cinèse mais aussi la longueur des bras, donne un aspect plus contracté aux éléments les plus petits. La fixation acétique après prétraitement permet de pousser l'analyse morphologique bien plus loin et de reconnaître les microchromosomes comme étant en majorité des métacentriques. Des observations préliminaires sur l'Alligator m'ont d'ailleurs appris que dans cette espèce il se trouve également nombre de métacentriques parmi les plus petits chromosomes et que chez la femelle (pl. I, Fig. 1), on trouve 32 éléments comme chez le mâle. S'il n'est donc probablement pas justifié d'évaluer le nombre fondamental (N. F. = nombre total de bras) dans les deux espèces à 42, comme le fait MATTHEY pour l'Alligator, il n'en demeure pas moins que les nombres fondamentaux des deux espèces sont très probablement égaux et que ce fait parle en faveur d'une relation robertsonienne entre *Alligator* et *Caiman*. MATTHEY (1954, 1958a) et WHITE (1957) font d'ailleurs remarquer que l'évolution robertsonienne est un phénomène qui ne se manifeste clairement qu'au niveau des grands chromosomes.

Crocodilus niloticus, étudié par HOLLINGSWORTH (1957), possède comme l'Alligator, 32 chromosomes à l'état diploïde mais n'aurait, selon cet auteur, que trois paires de grands V, le N. F. étant donc égal à 38. La morphologie des chromosomes spermatogoniaux, sur laquelle l'auteur base cette conclusion, n'apparaît pourtant pas d'une façon très nette dans les deux métaphases illustrées et la présence, dans les métaphases I, de 5 très grands bivalents annulaires pourrait bien signifier que ceux-ci

se composent de chromosomes métacentriques — ce qui rendrait la ressemblance avec l'Alligator plus grande que ne le considère HOLLINGSWORTH.

Tous les auteurs sont d'accord sur la monogamétie mâle; des femelles n'ont pas été étudiées.

II. Lacertiliens

Lacerta vivipara JACQUIN (Fig. 10—12, 14 et 17; pl. I, Fig. 4)

Mâle: divisions diploïdes et méiotiques. J'ai préparé les testicules de quelques mâles adultes, dont les mitoses spermatogoniales (Fig. 10) et les métaphases I (Fig. 11) confirment le nombre trouvé par OGUMA (1934) et MATTHEY (1934), soit 2 n = 36. Tous les éléments sont télocentriques, souvent fissurés en chromatides jusqu'au centromère qui paraît partout tout à fait terminal.

Femelle: divisions diploïdes. On retrouve chez celle-ci une série d'éléments de forme identique et de taille graduellement décroissante (les plus grands chromosomes atteignent une longueur de 6 à 7 μ dans des mitoses où celle des plus petits chromosomes est de 1 μ environ) et dont l'appariement est rendu arbitraire par la grande ressemblance des chromosomes entre eux, aussi bien dans les mitoses folliculaires que dans celles de la rate (Fig. 12, 14 et 17; pl. I, Fig. 4). Le nombre 2N étant également de 36, l'existence d'une digamétie de type *ZO* est exclue. Et si parmi cet assortiment d'éléments homomorphes se trouve une paire *ZW*, celle-ci ne peut être morphologiquement mise en évidence.

Discussion. Lacerta vivipara est l'un des sujets de la controverse qui existe entre les auteurs japonais (OGUMA 1934) et suisses (MARGOT 1946) concernant la présence d'hétérochromosomes dans la femelle.

Les résultats décrits ci-dessus confirment ceux de MARGOT (1946), fondés sur un matériel beaucoup plus étendu et qui avait été préparé selon une technique différente (fixation au Flemming-Heitz, au Champy; coloration Heidenhain, coupes). Ils sont en désaccord avec ceux d'OGUMA, qui, utilisant la même technique, trouvait un nombre de 35 chez la femelle. Nous reviendrons sur cette controverse dans la discussion relative à l'ensemble des Lacertiliens.

Lacerta muralis LAUR. (Fig. 13, 15 et 16; pl. I, Fig. 3)

Mâle: divisions diploïdes et méiotiques. Le lézard des murailles ne diffère cytologiquement du lézard vivipare que par la possession d'une paire de microchromosomes (MATTHEY 1929), ce qui porte le nombre diploïde à 38 (Fig. 15). A la méiose, 19 bivalents sont présents (pl. I, Fig. 3).

Femelle: divisions diploïdes. Des observations sur les chromosomes de la femelle n'ont jamais été faites chez cette espèce ovipare et difficile

Fig. 10—12, 14, 17. *Lacerta vivipara.* Fig. 10: métaphase spermatogoniale. Fig. 11: métaphase I du ♂. Fig. 12, 14, 17: mitoses diploïdes dans la rate de la ♀
Fig. 13, 15, 16, *Lacerta muralis.* Fig. 15: métaphase spermatogoniale. Fig. 16 et 17: divisions diploïdes de la rate de la ♀

à élever en nombre suffisant (MARGOT 1946). La rate de quelques femelles jeunes et adultes contient des mitoses accessibles à l'analyse (Fig. 13 et 16). Ici comme dans l'espèce précédente aucune différence cytologique entre mâle et femelle ne peut être constatée: il y a 38 chromosomes, télocentriques comme chez *L. vivipara* et la présence d'une paire *ZW* ne peut être décelée.

Chamaeleon vulgaris DAUD. (Fig. 18 et 19; pl. II, Fig. 8 et 9)

Les conditions chromosomiques relativement simples que présente cette espèce ($2N = 24$) en font un objet très favorable à l'observation, ce que MATTHEY a reconnu dès 1931. En 1943, le même auteur a donné une description très détaillée des conditions chromosomiques dans les deux sexes. Je ne puis que confirmer les résultats du cytologiste suisse.

Divisions diploïdes dans les deux sexes. Mâle (pl. II, Fig. 8, mitose spermatogoniale) aussi bien que femelle (Fig. 18 et 19, pl. II, Fig. 9, mitoses lympho- ou myéloblastiques trouvées dans la rate d'une femelle adulte) possèdent la même garniture chromosomique, soit 12 macrochromosomes métacentriques ou submétacentriques, et 12 microchromosomes. Aucune différence morphologique entre les compléments mâles et femelles ne peut être constatée. «Une digamétie de type *ZO* est donc exclue, une digamétie de type *ZW* est improbable et des hétérochromosomes de ce type ne pourraient être représentés que par des microchromosomes» (MATTHEY *l. c.*).

Discussion. La comparaison de mes figures avec celles de MATTHEY illustre à quel point la méthode des «squashes» prétraités facilite l'analyse, surtout celle des micros: si les dimensions des chromosomes sont essentiellement les mêmes dans les deux cas (la longueur totale des plus grands éléments par exemple est de 7—10 μ dans les préparations osmiques de MATTHEY, de 8—15 μ dans les miennes), le diamètre du cercle qui passe par les centromères des macrochromosomes périphériques mesure 10—20 μ dans les préparations écrasées, 3—4 μ dans les coupes de l'auteur suisse. Le décompte des micros ne donne donc guère de difficultés et même leur morphologie apparaît plus nettement: dans la plupart des mitoses les membres des paires no 7 et 8 sont métacentriques, ce qui est surtout bien visible dans les divisions trouvées dans la rate, où la fissuration en chromatides accentue la constriction centromérique. La sixième paire, beaucoup plus petite que la cinquième (MATTHEY donne les longueurs relatives de 15 et 32 respectivement) se trouve souvent à l'intérieur de la couronne périphérique: la septième paire a la moitié de la longueur de la sixième, de sorte que ses constituants peuvent être considérés comme des éléments de transition plutôt qu'appartenant à la catégorie des microchromosomes.

Chamaeleon dilepis LEACH (Fig. 20—24)

Cette espèce, dont une brève description a déjà été donnée par MATTHEY et VAN BRINK (1956b) ressemble beaucoup à la précédente.

Fig. 18 et 19. *Chamaeleon vulgaris.* Divisions diploïdes trouvées dans la rate de femelles adultes

Fig. 20—24. *Chamaeleon dilepis.* Fig. 20: métaphase spermatogoniale. Fig. 21: métaphase II du ♂. Fig. 22 et 23: mitoses de la rate de la ♀. Fig. 24: mitoses folliculaires

Divisions diploïdes dans les deux sexes. Il y a 12 macrochromosomes en forme de V symétriques ou légèrement asymétriques, ainsi que 12 petits éléments dont la longueur est inférieure à 1 μ, mais chez lesquels parfois, comme chez le Caméléon vulgaire, une constriction médiane

peut être observée. Cet assortiment se trouve aussi bien chez les mâles (Fig. 20 et 21), que dans les divisions somatiques de la rate des femelles adultes (Fig. 22 et 23) et les cinèses folliculaires de l'ovaire (Fig. 24). Dans les deux sexes macro- aussi bien que microchromosomes se laissent apparier sans difficultés: ni parmi les grands éléments, ni parmi les petits ne trouvons-nous une paire qui puisse être interprétée comme hétérochromosomique.

La Fig. 21 se rapporte à une métaphase II.

Chamaeleon bitaeniatus ellioti FISCH. (Fig. 25—38; pl. II, Fig. 10—14)

Si chez les deux espèces de Caméléons que nous venons de décrire le décompte des micros porte encore sur une douzaine d'éléments dont les dimensions sont en-dessous d'un micron, la situation chromosomique de *C. bitaeniatus* est encore plus avantageuse pour l'analyse cytologique: ce caméléon ne possède en effet que 4 microchromosomes, tout en ayant le même nombre diploïde que *C. vulgaris* et *dilepis* (MATTHEY et VAN BRINK 1956a, 1956b). Voici une analyse développant celle donnée dans les deux notes préliminaires.

Mâle: divisions diploïdes et méiotiques. Le mâle possède 24 chromosomes, dont quatre seulement peuvent être désignés comme microchromosomes, les 20 autres étant relativement grands. Dans certaines cinèses les quatre micros paraissent punctiformes, dans d'autres (p. e. pl. II, Fig. 10) on reconnaît plus ou moins nettement une constriction médiane; celle-ci s'observe également dans les anaphases méiotiques (pl. II, Fig. 14) et les métaphases II (Fig. 30). Les diacinèses (Fig. 28) et les métaphases I (Fig. 29; pl. II, Fig. 13) ont toutes 12 bivalents; le nombre de chiasmas est de 4 ou 5 dans les plus grands, de 2 dans les plus petits des macrobivalents, tandis que les deux bivalents formés par les micros sont trop petits pour que leur structure puisse être résolue.

Femelle: divisions diploïdes. Une quantité de très grandes métaphases et prométaphases a été trouvée dans la rate de 9 femelles adultes. Les dimensions en sont comparables à celles des divisions goniales du mâle et très supérieures à celles qu'on trouve d'habitude dans des cellules somatiques. Les Fig. 31—37 et pl. II, Fig. 11 et 12 en montrent un choix.

Les caryogrammes (Fig. 38) présentent la sériation des chromosomes chez le mâle et chez la femelle. Dans les deux sexes nous voyons d'abord cinq paires d'acrocentriques, la première ayant deux fois la longueur de la cinquième. Dans quelques-unes des cinèses le bras court de la première paire paraît plus long que dans les quatre suivantes; dans d'autres il a la même longueur pour les dix éléments, si bien que le rapport des bras long et court décroît de la valeur 6/1 (première paire) à celle de 3/1 (cinquième paire). Des entrecroisements de chromatides rendent sou-

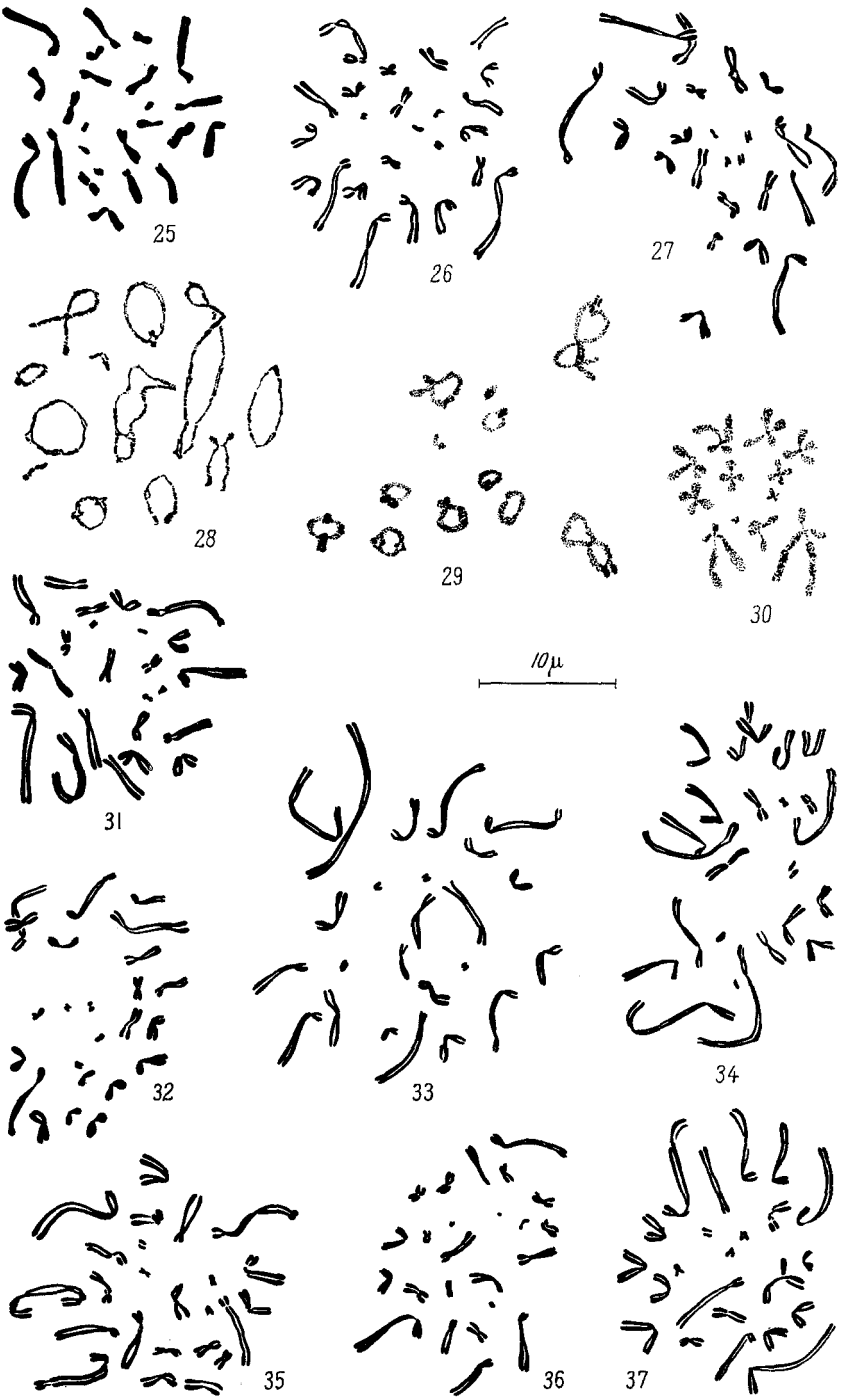


Fig. 25—37. *Chamaeleon bitaeniatus ellioti*. Fig. 25: métaphase spermatogoniale. Fig. 26 et 27: mitoses de la rate du ♂. Fig. 28: diacinèse du ♂. Fig. 29: métaphase I du ♂. Fig. 30: métaphase II du ♂. Fig. 31—37: mitoses provenant de la rate de ♀♀ adultes

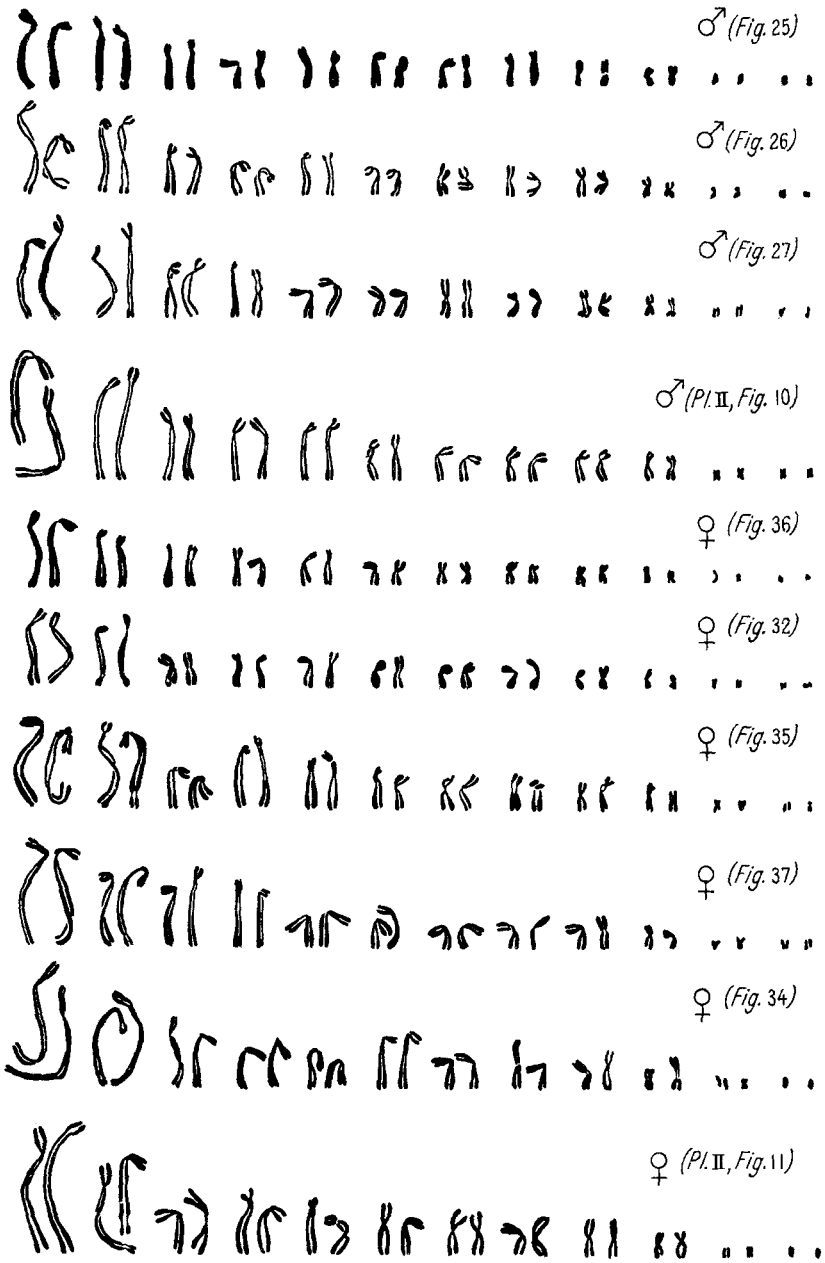


Fig. 38. *Chamaeleon bitaeniatus ellioti.* Caryogrammes de cinèses mâles et femelles

vent difficile la localisation du centromère, ce qui fait que le rapport des bras ne peut être établi d'une façon très exacte. Viennent ensuite

cinq paires de métacentriques, la première de taille égale à celle de la dernière paire d'acrocentriques, la dernière de longueur moitié moindre. Les quatre micros, métacentriques eux-aussi, sont de dimensions inférieures à celles des bras courts des grands éléments.

Les nombres chromosomiques égaux dans les deux sexes prouvent qu'il n'est pas question d'une hétérogamétie de type *Z-O*. Y a-t-il des indications de la présence d'un autre type d'hétérogamétie chez la femelle ? Nous avons vu qu'il était assez facile de grouper les chromosomes métaphasiques et prométaphasiques par paires et ceci chez le mâle comme chez la femelle. Si parfois les membres d'une paire semblent présenter une différence de longueur, une telle irrégularité n'affecte ni un couple particulier ni l'un des sexes seulement. Nous devons donc l'attribuer, soit à de légères différences normales dans le degré de spiralisation, soit à la technique utilisée, dont il est aisé de concevoir qu'elle engendre des tensions et des déformations locales. Par contre, dans la majorité des cas il est possible d'identifier les membres des cinq plus grandes paires, lesquelles diffèrent nettement par leur longueur: or, on trouve que ces cinq paires sont exactement semblables chez le mâle et chez la femelle. On peut donc conclure que des hétérochromosomes éventuels ne se trouvent pas en tout cas parmi ces cinq paires de chromosomes acrocentriques. Et pour les autres éléments (métacentriques de longueur décroissante) nous revenons à l'argumentation présentée précédemment à propos des Lézards: la présence d'une paire hétéromorphe ne peut être prouvée, ni parmi les éléments métacentriques, ni parmi les micros.

Les hétérochromosomes des Lacertiliens

Les Lacertiliens présentent un intérêt spécial dans le cadre de nos études, en raison du nombre relativement élevé d'espèces (soit 13) où nous disposons de données cytologiques relatives à la femelle: ces 13 espèces représentent 5 familles différentes *(Agamidae, Anguidae, Chamaeleontidae, Geckonidae, Lacertidae)*.

Lacerta vivipara, la première espèce chez laquelle une digamétie femelle a été trouvée, est aussi la seule qui ait été étudiée par les deux écoles cytologiques japonaise et suisse, et la première au sujet de laquelle la controverse concernant les hétérochromosomes se soit élevée. OGUMA (1934) analyse l'équipement chromosomique dans des cinèses goniales et méiotiques du mâle et dans des cinèses ovogoniales embryonnaires. L'homogamétie mâle est — comme chez tous les Reptiles jusqu'alors étudiés — incontestable, les métaphases I possédant toutes 18 bivalents symétriques, et les métaphases II, 18 dyades. D'après les dessins d'OGUMA les plus grands éléments mesurent 2 μ, les plus petits 0,25 μ. La différence moyenne entre deux éléments consécutifs est donc de

0,05 μ, soit inférieure au pouvoir résolvant du microscope. Il est donc techniquement impossible de déterminer sans ambiguïté la place d'un élément donné dans le caryogramme et, par conséquent, d'identifier un hétérochromosome dans le sexe digamétique. Mais ceci n'exclut pas à priori la possibilité de constater une différence numérique entre les deux sexes, en cas de digamétie de type *Z-O*.

Les auteurs japonais trouvent en effet ce type de digamétie femelle: selon OGUMA la femelle de *L. vivipara* possède 35 chromosomes, le mâle en ayant 36. Les éléments sexuels ont même été identifiés comme les membres de la dixième paire du mâle. MAKINO et ASANA (1948) arrivent à des conclusions analogues chez deux *Agamidae: Calotes versicolor* possède 12 grands V dans les deux sexes, mais les micros seraient au nombre de 22 chez le mâle, de 21 dans les cinèses ovogoniales d'embryons femelles; la première paire de micros (♂) serait la paire *ZZ*. *Sitana ponticeriana*, dont le caryogramme contient 46 éléments télocentriques, serait en relation robertsonienne avec *Calotes:* les 12 grands métacentriques de celui-ci seraient homologues aux 24 plus grands bâtonnets de *Sitana*. C'est sans doute en raison de cette relation que les Japonais ont identifié la treizième paire de *Sitana* — homologue avec la septième de *Calotes* — comme la paire d'hétérochromosomes; ils assurent avoir déterminé, dans les deux cas, l'identité de l'élément impair chez la femelle par le fait que «the serial arrangement of chromosomes after the mating up of the homologous pairs reveals the fact that the chromosome ranking first in size in the microchromosome group remains without a mate of corresponding size». Cette assertion, dans le cas des Agamides comme dans celui des Lacertides, est techniquement inacceptable: les chromosomes de *Sitana* forment une série parfaitement graduelle (la distinction macros-micros étant probablement suggérée par la relation robertsonienne avec *Calotes*, chez lequel les 12 grands éléments ont en effet le double de la longueur des acrocentriques de *Sitana*), la différence moyenne entre deux chromosomes étant de 0,05 μ. Chez *Calotes* l'identification d'un des 22 micros, variant de 1 à 3 mm sur le dessin ($\times$ 4200), donc de 0,25—0,75 μ, est tout aussi illusoire.

A ces trois cas les auteurs japonais ont encore ajouté un quatrième Lacertilien à digamétie femelle: le Geckonidé *Gehyla variegata ogasawarasimae*, où MAKINO et MOMMA (1949) ont analysé 4 divisions ovogoniales, dont chacune possédait 63 chromosomes, tous à centromère terminal et de longueur graduellement décroissante, comme chez le Lézard. Ce cas ne semble pas très convaincant, moins en raison du nombre limité de cellules examinées et de l'absence de données relatives au mâle, que par les conditions cytologiques défavorables, découlant d'un nombre chromosomique très élevé: les deux cinèses figurées montrent en effet de nombreuses superpositions parfois très compliquées, et l'on peut se

demander si une interprétation objective de tous les points litigieux a été possible.

D'autre part, MATTHEY (1943) ne trouve, chez *Chamaeleon vulgaris*, aucune différence entre mâle et femelle, numériquement ni morphologiquement. Comparé aux espèces précédentes, le Caméléon constitue un matériel très favorable à l'analyse: il a une dizaine de chromosomes de moins que *Calotes*, le plus simple des quatre Lacertiliens étudiés par les auteurs japonais, et cette différence porte sur le nombre de microchromosomes, dont le dénombrement est le plus délicat. Dix-huit très belles cinèses dont 9 provenaient d'embryons de sexe inconnu, 5 de jeunes femelles et 4 de jeunes mâles (♂♂ et ♀♀ ayant été traités par des gonadostimulines hypophysaires), montraient toutes des équipements chromosomiques identiques, ce qui a permis à l'auteur suisse de conclure que «ces observations excluent catégoriquement l'existence de chromosomes sexuels à l'échelle morphologique», conclusion qu'il se déclare enclin à généraliser à l'ensemble des Reptiles. En 1946 son élève MARGOT, s'attachant à vérifier si cette généralisation était légitime, arrive à des conclusions analogues chez deux autres Sauriens: *Lacerta vivipara*, où — contrairement à OGUMA — elle trouve 36 chromosomes chez le mâle aussi bien que chez la femelle, et *Anguis fragilis*, où elle compte 20 macrochromosomes et 24 micros dans les deux sexes.

Ce dernier cas est particulièrement intéressant en ce que l'analyse de MARGOT a résolu un ancien problème: MATTHEY (1931), comme DALCQ (1921), avait trouvé un nombre diploïde de 19 macros et 24 micros chez le mâle; ce nombre diploïde impair s'expliquerait, pour DALCQ, par une hétérogamétie mâle, pour MATTHEY par un attachement temporaire de deux macrochromosomes pendant les divisions diploïdes: en effet, si DALCQ avait décrit un *XO* à la métaphase I, MATTHEY avait reconnu que toutes les tétrades se scindaient normalement en deux dyades. L'analyse détaillée de MARGOT, basée sur un grand nombre de divisions très claires et d'un étalement parfait, a rendu l'hypothèse de MATTHEY inutile: chez les macros «le nombre 20 est fondamental — le nombre 19 n'apparaît que secondairement et exceptionnellement» (MARGOT *l. c.*), dans des cinèses de fixation moins satisfaisante. Mais nous voyons que des nombres impairs peuvent s'observer sans qu'il soit question de digamétie: en effet si le matériel femelle de MARGOT avait été moins bien fixé, elle aurait pu y trouver également des cinèses à 19 macrochromosomes — pour ne pas parler de ce que seraient devenus les 24 micros — et la conclusion: digamétie femelle, aurait été inévitable, quoique erronée.

La fixation correcte des 36 chromosomes du Lézard vivipare étant encore plus difficile à réussir que celle des 20 macrochromosomes de l'Orvet, il n'est pas étonnant de constater que les résultats obtenus chez

cette espèce par deux auteurs, utilisant la même technique de fixation et analysant des cinèses de dimensions comparables (dans les figures d'OGUMA aussi bien que dans celles de MARGOT le diamètre du cercle passant par les centromères des macrochromosomes périphériques est de l'ordre de 4—5 μ) puissent être discordants, d'autant plus que, dans tous les cas d'interprétation délicate, les idées préconçues, dont aucun chercheur n'est complètement libre, prennent une importance très grande, comme MATTHEY *(passim)* l'a souvent souligné.

Il importe donc, en premier lieu, de trouver un matériel d'analyse aussi simple que possible. Pour cette raison on peut avoir plus de confiance en des résultats obtenus chez les espèces à nombres chromosomiques peu élevés, et à garnitures chromosomiques différenciées, permettant l'appariement. C'est ainsi que *Gehyla*, *Sitana*, *Lacerta* se révèlent plutôt impropres à une analyse où une différence numérique portant sur un seul élément est décisive. Ils ne possèdent qu'un seul type de chromosomes, et ni chez OGUMA, ni chez MAKINO et ASANA, ni chez MARGOT ne trouvons-nous dans les figures, relatives à ces trois espèces, une seule cinèse exempte de superpositions! *Anguis*, *Calotes* et *Chamaeleon*, surtout le dernier, s'y prêtent déjà beaucoup mieux: il y a en effet parmi les macrochromosomes de formes diverses, constituant la couronne périphérique, très peu de superpositions difficiles à résoudre. En second lieu, il importe que la technique utilisée permette une dispersion suffisante des éléments à dénombrer: de ce point de vue nous avons fait de grands progrès depuis l'introduction des «squashes», et il est satisfaisant de constater que la conclusion, tirée il y a quinze ans par MATTHEY au sujet du matériel le plus favorable, le Caméléon vulgaire, a pu être confirmée à l'aide de la technique la plus appropriée, chez cette même espèce ainsi que chez *C. bitaeniatus*, où même les erreurs dans le dénombrement des micros sont impossibles.

D'ailleurs, d'autres cas d'absence de digamétie femelle ont récemment été rapportés par MATTHEY (1957) chez les *Chamaeleontidae* suivants — analysés à l'aide de «squashes»: *Brookesia stumpffi*, où la femelle a 12 macros méta- ou submétacentriques et 24 m très petits, «le nombre de chromosomes étant pair et les homologues macrochromosomiques faciles à identifier»; *Chamaeleon campani*, dont les cinèses somatiques de l'ovaire renferment «12 M en V, plus ou moins symétriques et seulement 14 m parmi lesquels deux couples relativement grands», soit encore un nombre pair; *C. brevicornis*, dont mâles et femelles possèdent 18 grands éléments, tous méta- ou submétacentriques et 14 m; enfin chez *C. nasutus*, la rate d'une femelle livrait des mitoses à 16 M en forme de V et 18 m. Dans tous les cas il s'agit de nombres relativement bas de macro- aussi bien que de microchromosomes, de sorte que dans l'analyse numérique des cinèses de Caméléons la possibilité d'une erreur

dans le décompte des éléments de chacune des deux classes est pratiquement exclue.

En résumant nous pouvons dire que chez les Lacertiliens la présence d'hétérochromosomes à l'échelle morphologique n'a pu être démontrée dans aucun cas.

III. Ophidiens

Natrix rhombifera HALLOWELL (Fig. 39—47; pl. I, Fig. 6 et 7)

Mon matériel consistait en une femelle portante, contenant 25 embryons, dont 23 vivants, lesquels se trouvaient au stade de neurula avancée. Tous les embryons de sexe évidemment inconnu étaient encore très riches en mitoses somatiques et l'état hydraté des tissus embryonnaires rendait l'écrasement facile. Aussi m'a-t-il été possible de trouver un grand nombre d'excellentes divisions dans chacun des embryons: au total 176 cinèses ont été analysées, le nombre minimum pour chaque embryon étant de 5.

Divisions diploïdes. L'analyse de ces mitoses aboutit invariablement au décompte de 36 chromosomes comme le montrent les Fig. 39—46 et pl. I, Fig. 6 et 7, représentant des cinèses de dix embryons différents. Il est donc impossible d'établir deux groupes à nombres chromosomiques différents comme ce serait le cas si la détermination du sexe chez les Serpents relevait du schema *ZZ-ZO*. A moins que les 23 embryons n'aient été tous du même sexe (en cas de sex-ratio normale, la probabilité pour qu'une telle descendance soit unisexuée est de 2^{-22}) il faut donc conclure que mâles et femelles ne diffèrent pas numériquement. S'ils diffèrent morphologiquement — donc en cas d'hétérogamétie *ZZ-ZW* — on doit trouver une paire hétéromorphe. L'analyse des caryogrammes (Fig. 47) n'apporte aucun argument en faveur d'une telle supposition. Chez tous les individus on trouve la sériation suivante:

1.—5. cinq paires de grands acrocentriques, à bras court à peu près de la même longueur, les bras longs étant de longueur décroissante, compte tenu de l'incertitude habituelle concernant la localisation du centromère);
6.—7. deux paires d'acrocentriques moyens;
8.—17. dix paires de métacentriques de taille décroissant graduellement jusqu'à un minimum équivalent à peu près à la longueur du bras court du plus grand chromosome;
18. une paire de très petits métacentriques, paraissant souvent punctiformes.

Cette analyse se rapproche beaucoup de celle que nous avons faite chez *Chamaeleon bitaeniatus:* les plus grands éléments sont de forme acrocentrique, les plus petits sont sans exception des métacentriques.

Le nombre total plus élevé rend pourtant la reconnaissance individuelle de chaque paire beaucoup moins aisée dans le cas du Serpent: si pour certains couples (voir caryogrammes) la différence de longueur entre

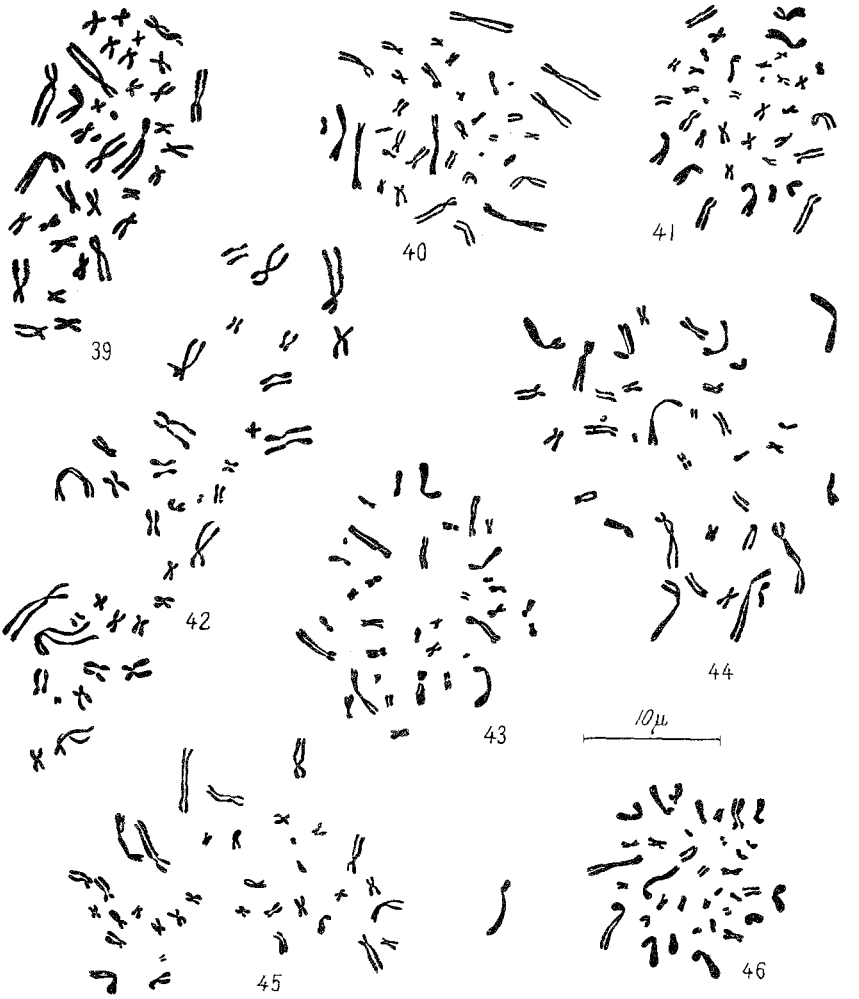


Fig. 39—46. *Natrix rhombifera.* Mitoses somatiques provenant de huit embryons différents

deux paires successives est plus grande que la variabilité de la longueur individuelle, ceci n'est pas général. Il s'ensuit que, comme chez *C. bitaeniatus*, l'apparente hétéromorphie qu'on croit parfois constater, ne peut pas être considérée comme une preuve décisive de l'existence d'une paire *ZW* puisqu'elle n'est pas caractéristique d'une certaine paire.

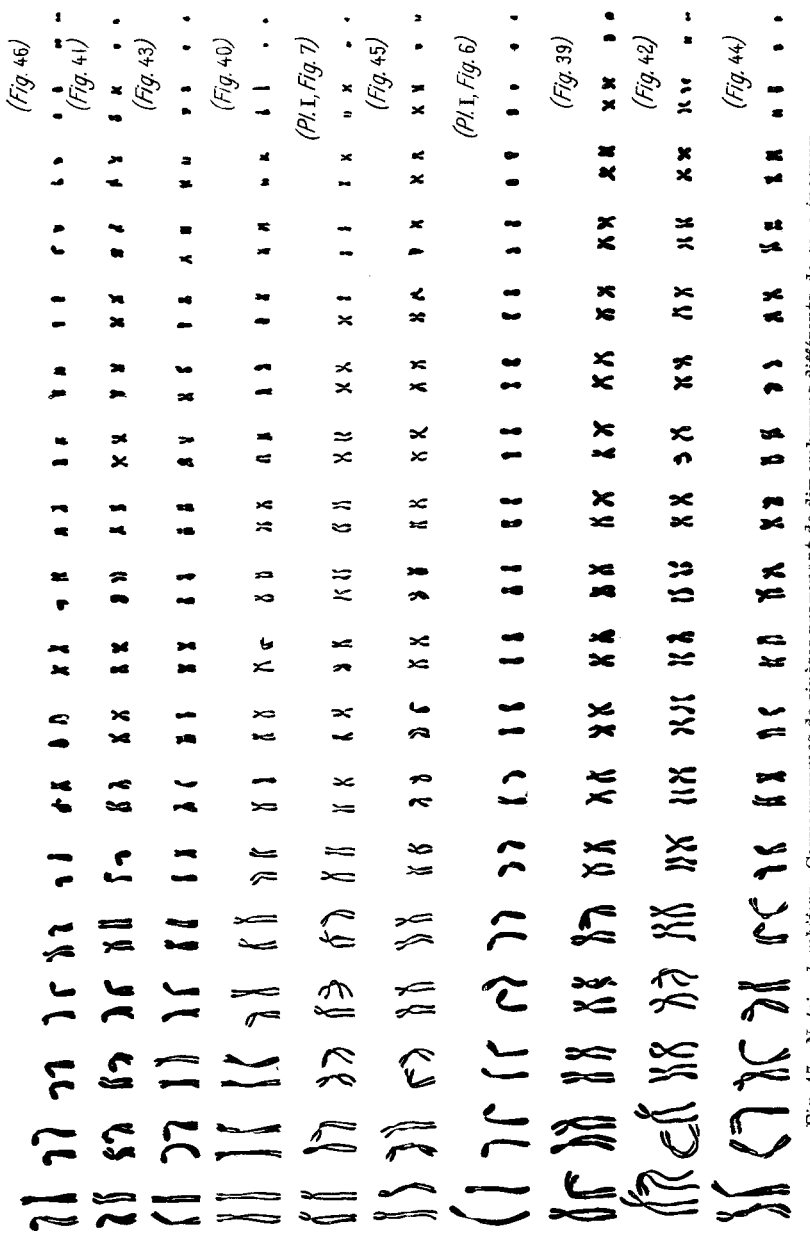


Fig. 47. *Natrix rhombifera*. Caryogrammes de cinèses provenant de dix embryons différents de sexe inconnu

Les hétérochromosomes des Ophidiens

La validité du raisonnement ci-dessus dépend en grande partie de la probabilité que les 23 embryons aient été tous du même sexe. La sex-

ratio chez les Serpents peut-elle s'écarter significativement du rapport 1:1 ? Dans la littérature je n'ai pas trouvé des cas de pontes unisexuées chez les Serpents ou même chez les Reptiles en général. Il me semble d'ailleurs fort improbable que ce phénomène puisse se produire chez une espèce dont les œufs télolécithes subissent chacun leur propre division réductionnelle et sont fécondés par des spermatozoïdes différents; la possibilité d'un développement parthénogénétique chez les Reptiles semble exclue (ROSTAND 1950).

En ce qui concerne les chromosomes sexuels, les données de la littérature ne contiennent aucun renseignement: toutes les formes décrites par les divers auteurs (MATTHEY, NAKAMURA, MULDAL) n'ont été étudiées que dans le sexe mâle qui est le sexe homogamétique.

L'espèce que nous avons étudiée cytologiquement ne l'avait jamais été. [Les résultats de notre analyse ont été publiés dans une note préliminaire (MATTHEY et VAN BRINK 1957).] La forme connue qui s'en rapproche systématiquement le plus est *Tropidonotus natrix* (= *Natrix natrix*), chez laquelle MATTHEY (1931) a trouvé également un nombre diploïde de 36 (chiffre confirmé par MULDAL 1948). Mais la distribution de la longueur chromosomique est ici rigoureusement bimodale, le nombre de microchromosomes étant de 20, et les macrochromosomes paraissant tous métacentriques. Il y a donc une différence morphologique très grande entre ces deux formes. *Natrix tigrina* (NAKAMURA 1928), possède 40 chromosomes, dont 5 paires de V, 1 paire de bâtons, deux paires de bâtonnets et 12 paires de micros.

Le nombre fondamental de *N. rhombifera* est 70 ou 72, selon qu'on considère les deux éléments les plus petits comme des acrocentriques ou des métacentriques, un certain nombre de cinèses suggérant fortement cette seconde éventualité. Le N. F. de *Natrix natrix* a été évalué par MATTHEY à 46 (10 V + 6 I + 20 m); celui de *N. tigrina* est égal à 50. Etant donné la similitude des nombres chromosomiques totaux des premières deux espèces ceci pourrait signifier que la relation entre *N. natrix* et *N. rhombifera* n'est pas de nature robertsonienne mais que, au contraire, il faut invoquer des translocations partielles de bras pour passer d'un type à l'autre. Nous avons d'ailleurs vu le même type de relation entre les Caméléons du type *vulgaris, dilepis*, d'une part, et *C. bitaeniatus*, d'autre part.

IV. Chéloniens

Ici se posait de nouveau le problème d'obtenir un nombre suffisant de cinèses chez la femelle. Il n'y a pas de Tortues vivipares et il est très difficile, sinon impossible, d'élever des œufs au laboratoire et d'obtenir ainsi un nombre suffisant de divisions dans les gonades embryonnaires.

Emys orbicularis L. (Fig. 48—50, 53, pl. I, Fig. 5)

Femelle: divisions diploïdes. La rate m'a fourni bon nombre de mitoses. Comme chez les Caméléons les divisions trouvées dans cet organe se distinguent des divisions somatiques habituelles par leurs dimensions: à ce point de vue elles sont tout à fait comparables à des divisions de gonades embryonnaires, c. à. d. bien plus grandes que celles qu'on trouve dans des testicules d'animaux adultes.

Chaque cinèse contient 50 chromosomes. Comme dans tous les cas décrits jusqu'ici il n'y a donc pas de nombre impair chez la femelle. Le diamètre des cinèses étudiées était de l'ordre de 30—50 μ, les plus grands chromosomes atteignant une longueur de plus de 10 μ dans quelques cinèses.

Les chromosomes peuvent être divisés en deux groupes de macro- et de microchromosomes. Le nombre total est pourtant plus élevé chez les Chéloniens que chez les autres Reptiles, et les deux catégories ne sont pas nettement séparées: il y a des éléments de taille intermédiaire dont l'attribution à un groupe donné est exclue. Mais ces éléments de transition sont bien moins nombreux que ceux appartenant aux classes extrêmes; la distribution de la longueur des chromosomes est donc bimodale.

Les caryogrammes (Fig. 53) montrent la sériation suivante:

1. une paire de grands submétacentriques (rapport des bras de 2/1 ou 1,5/1);
2. une paire de submétacentriques dont la longueur est à peu près égale aux 3/4 de celle de la première paire (rapport des bras de 2,5/1);
3. et 4. deux paires d'acrocentriques, à bras courts très réduits; la longueur de la 3^{me} paire est égale aux 5/8 de celle de la première, celle de la 4^{me} en est la moitié;
5. une paire de télocentriques (longueur 1/3 de celle de la première);
6.—12. sept paires de métacentriques;
13.—25. douze paires d'éléments de morphologie incertaine, encore que dans certaines cinèses les paires 20 et 21 pourraient être formées de chromosomes métacentriques.

La longueur totale des éléments de la 6^{me} paire est à peu près égale à celle de la 5^{me}; jusqu'à la 10^{me} paire la longueur décroît graduellement. Les membres des paires 11 à 15 pourraient être désignés comme intermédiaires entre macros et micros, et tous les éléments suivants comme microchromosomes.

L'appariement de tous ces éléments se fait sans peine; il n'y a pas trace d'une paire *ZW*, et la digamétie de type *ZO* est, comme nous l'avons vu, exclue par le nombre diploïde pair dans le sexe femelle.

Fig. 48—50. *Emys orbicularis*. Divisions diploïdes trouvées dans la rate d'une femelle adulte
Fig. 51 et 52. *Chrysemys bellii bellii*. Divisions diploïdes provenant de la rate d'un mâle (Fig. 51) et d'une femelle (Fig. 52)

Chrysemys bellii bellii GRAY (Fig. 51, 52 et 54)

Mâle: divisions diploïdes. La rate de quelques mâles adultes s'est révélé plus riche en cinèses que les testicules; malheureusement les

chromosomes sont souvent trop éparpillés pour être attribués avec certitude à une cinèse plutôt qu'à une autre. Dans les cas favorables le décompte aboutit au nombre diploïde de 50 (Fig. 51).

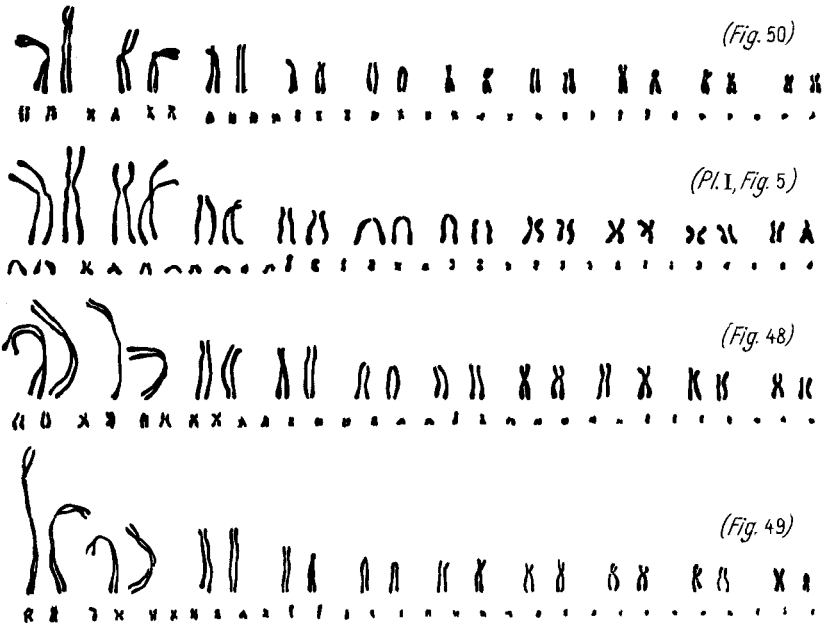



Fig. 53. *Emys orbicularis.* Caryogrammes de cinèses femelles

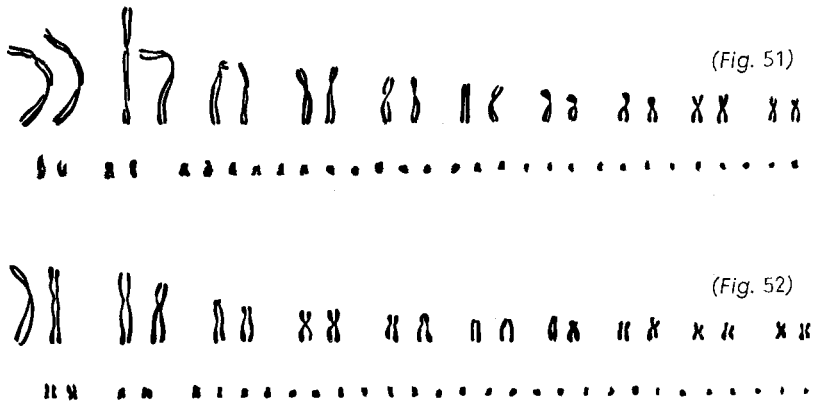


Fig. 54. *Chrysemys bellii bellii.* Caryogrammes du ♂ et de la ♀

Femelle: divisions diploïdes. Provenant également de la rate d'animaux adultes, elles ne se distinguent de celles du mâle, ni par le nombre total de 50, ni par les caractères morphologiques (Fig. 52).

L'analyse des caryogrammes (Fig. 54) montre la grande ressemblance qui existe entre cette espèce et *Emys orbicularis:* la description de la

sériation donnée pour celle-ci est valable pour *Chrysemys*, à condition qu'on fasse permuter les paires 4, 5 et 6. Les chromosomes appartenant à la quatrième paire de *Chrysemys* sont en effet submétacentriques, tandis que ceux de la cinquième paire ont le centromère probablement subterminal, bien que les torsions des chromatides imposent une interprétation prudente.

Discussion. Emys orbicularis a été étudié par MATTHEY (1931), qui trouve 50 chromosomes dans le sexe mâle. En comparant aux nôtres les figures de cet auteur, faites d'après des préparations fixées dans des fixateurs osmiques, on voit de nouveau la différence de technique déjà signalée: dans notre Fig. 48 on reconnaît jusqu'à la 14^{me} paire comme ayant une constriction centromérique; chez MATTHEY le caractère métacentrique ou submétacentrique des deux plus grandes paires est très claire, mais à partir de la troisième tous les éléments sont de forme assez peu définie; MATTHEY les considère comme des bâtonnets. Chez le mâle également, le chiffre $2N = 50$ est encore confirmé par WICKBOM (1945) qui présente une diploténie et une métaphase I, toutes les deux à 25 bivalents. La femelle n'a jamais été étudiée. — Un bref rapport du cas décrit a été donné dans une note préliminaire (MATTHEY et VAN BRINK 1957).

Les hétérochromosomes des Chéloniens

Des femelles de Chéloniens ont été étudiées par l'école japonaise: OGUMA (1937) trouve chez *Amyda japonica* 56 chromosomes dans le sexe mâle, 55 chez la femelle, l'élément manquant à cette dernière étant un des membres de la 16^{me} paire. Notons que cette paire n'est pas, dans le caryogramme d'OGUMA, la première de la catégorie des microchromosomes (pour autant qu'une distinction entre macros et micros puisse être faite), mais qu'elle est la 10^{me} d'une série de paires de micros qui, même dans le dessin, ne se distinguent pas significativement les uns des autres.

NAKAMURA (1949), dans un article sur la cytologie de 5 espèces de Chéloniens décrit la formule de *Caretta caretta olivacea:* la femelle serait dotée de 57 chromosomes, il lui manquerait un des microchromosomes du mâle, soit un des premiers éléments punctiformes du caryogramme.

MAKINO (1952) trouve une hétérogamétie femelle chez *Chelonia japonica*; après six paires de métacentriques et sept paires de bâtonnets suit un élément impair chez la femelle.

Enfin, SUSUKI (1950) rapporte des chromosomes sexuels de type *ZO-ZZ* chez *Amyda maacki*; ce seraient des macros en forme de J qui représenteraient les hétérochromosomes. Faute de dessins, il est impossible de se prononcer sur la valeur de ce cas.

En somme, ces résultats obtenus chez les Chéloniens, s'accordent avec les résultats que les auteurs japonais trouvent chez les Lézards: c'est partout un des très petits et très nombreux microchromosomes qui joue le rôle de chromosome sexuel. Nous avons vu quels arguments pourraient être invoqués contre l'opinion japonaise dans le cas des Lézards. Ces arguments sont valables, et à plus forte raison, pour les Chéloniens: les chromosomes sont ici plus nombreux et les micros plus petits encore que chez les Lacertiliens. La technique des coupes, si excellente que soit la fixation, ne permet pas un décompte certain: en effet, comme dans le cas des Lézards, il y a une forte différence de grandeur entre les métaphases trouvées dans des préparations classiques et celle des préparations écrasées. OGUMA dessine des métaphases dont la plus grande (Fig. 1a, OGUMA 1937) atteint un diamètre intercentromérique de 8 μ (les deux autres travaux japonais cités n'indiquent pas le grossissement), tandis que dans nos cellules écrasées ce diamètre est de 15—30 μ. La méthode des squashes procure donc un matériel dont l'analyse est infiniment plus facile et plus sûre. L'étalement des chromosomes est ici si parfait que les superpositions sont absentes ou rares. — Il est inutile d'insister sur le fait que dans le cas des Chéloniens la démonstration de l'existence d'un chromosome W se heurterait aux mêmes obstacles que chez les autres Reptiles.

B. Oiseaux

Chez les Reptiles nous ne disposions d'aucune indication génétique de l'existence d'une digamétie dans un des deux sexes. Chez les Oiseaux par contre la digamétie femelle est connue depuis 1908, lorsque SPILLMAN le premier a expliqué l'hérédité liée au sexe du caractère «barring» chez le Poulet par la localisation du gène en question dans un chromosome, impair chez la femelle, présent en deux exemplaires chez le mâle. La démonstration définitive d'une digamétie femelle à l'échelle cytologique s'est cependant toujours heurtée à des difficultés techniques presque insurmontables, résultant des particularités chromosomiques des Oiseaux. Les chromosomes sont, dans ce groupe, beaucoup plus nombreux que dans la plupart des autres groupes d'animaux ($2N = 50$ à 86); une grande partie d'eux ne dépasse pas une longueur de 1 μ. La fixation de si petits éléments est une chose extrêmement délicate, parce que la surface totale des tous ces petits corpuscules (au nombre de 30 à 60 selon l'espèce), est très étendue et que le risque de blocage avant ou pendant la fixation est par conséquent considérable. Aussi n'est-il pas étonnant de constater qu'au fur et à mesure que la technique de fixation s'est perfectionnée, le nombre total rapporté par divers auteurs chez le Poulet a passé de 12 (LOYEZ 1906) à 78 (YAMASHINA 1944, MATTHEY 1934, 1939, 1949, 1950).

Si les résultats obtenus dans le domaine de la cytologie aviaire par les auteurs japonais tels que SUZUKI, OGUMA et YAMASHINA paraissent mériter le plus de confiance, certaines conclusions de l'école japonaise ne sont pas généralement acceptées. MATTHEY considère qu'une détermination exacte du nombre total de chromosomes (dont une trentaine au moins sont en-dessous de 1 μ) est une chose impossible, pour des raisons techniques: si bon nombre des plus petits éléments se trouve pratiquement à la limite de la visibilité, il est concevable que dans certains cas quelques-uns d'entre eux, de taille plus faible encore, échappent à l'observation ou puissent être dissimulés par des éléments plus grands; ces phénomènes, comme le blocage, tendant à abaisser le nombre apparent. D'autre part, la fissuration longitudinale des macrochromosomes existe très probablement aussi chez les petits, et il est donc possible que deux points très proches l'un de l'autre représentent deux chromatides, alors qu'on les prend pour deux chromosomes. Une erreur comparable peut être commise si la constriction centromérique d'un petit métacentrique est très accusée: on compte alors comme deux chromosomes ce qui, en réalité, correspond aux deux bras d'un seul petit V. Dans ces deux éventualités le nombre apparent sera plus élevé que le nombre réel. Dans toute numération subsiste ainsi un élément d'incertitude, qui élimine d'emblée tout argument d'ordre numérique dans l'identification d'éventuels hétérochromosomes. En outre l'analyse morphologique des macrochromosomes n'est pas moins difficile que dans le cas des Reptiles, la différence entre acrocentriques à chromatides enlacées et métacentriques étant souvent difficile à apprécier, ce qui rend l'appariement incertain.

Dans de telles conditions on pouvait s'attendre à ce que la technique des squashes prétraités eût au moins deux avantages importants: premièrement, le plus grand étalement des chromosomes devra permettre de compter les micros avec plus de certitude, le blocage étant prévenu par le gonflement osmotique du fuseau; en second lieu des superpositions seront moins nombreuses et l'analyse morphologique des grands éléments sera facilitée. Nos premiers essais, exécutés sur le Moineau, confirmèrent pleinement ces prévisions optimistes et montrèrent en outre que le nombre de cinèses utilisables était bien plus élevé dans les «squashes» que dans les coupes.

Gallus gallus L. (Fig. 55—80; pl. III, Fig. 16—19)

Le matériel comprend des gonades embryonnaires, prélevées dès le 9-ième jour de l'incubation; en outre la rate de l'embryon a été fixée et se montre également riche en divisions. Dès le huitième jour la différence anatomique entre les deux sexes est très nette, le volume de la gonade gauche de la femelle atteignant le triple ou le quadruple de celui

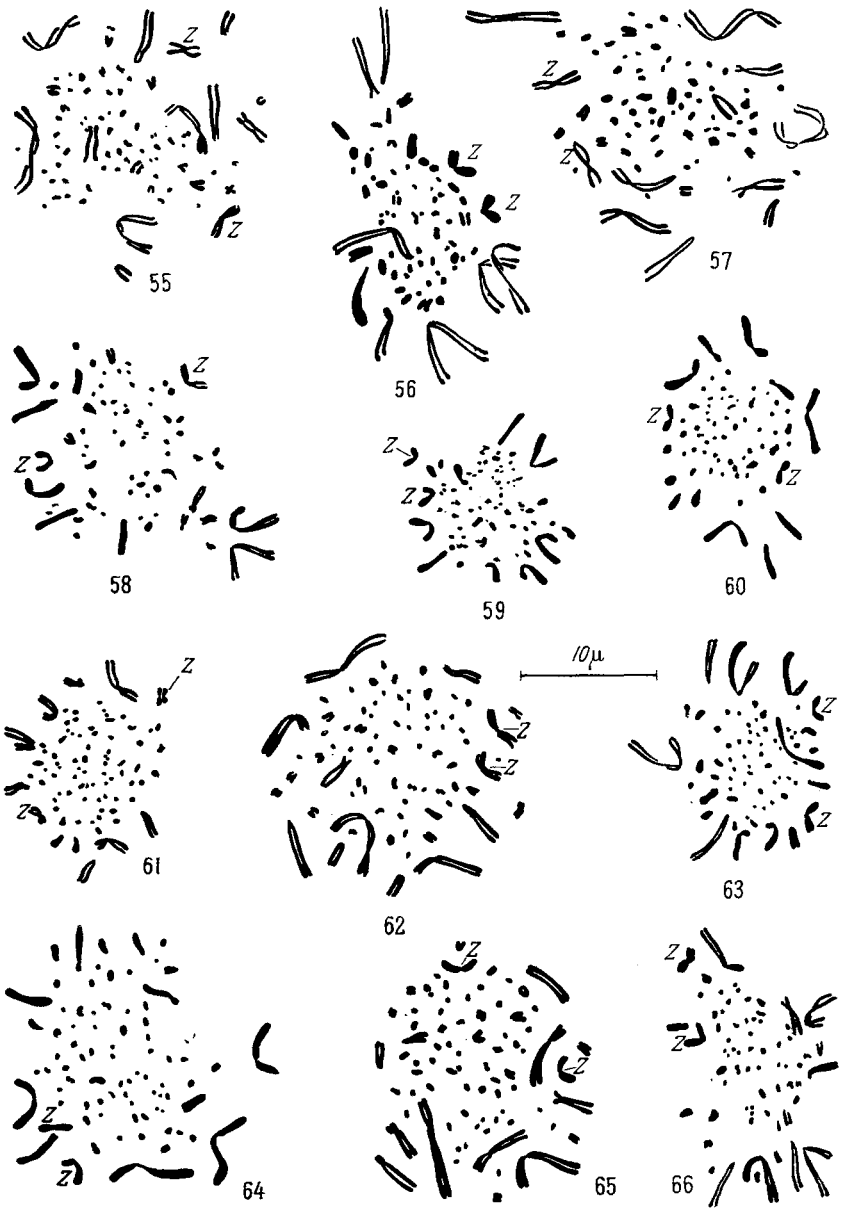


Fig. 55—66. *Gallus gallus* ♂. Fig. 56 et 66: mitoses spermatogoniales embryonnaires
Fig. 55, 57—65: mitoses de la rate embryonnaire. *Z:* hétérochromosome

de la gonade droite; il est donc possible de déterminer le sexe de tout embryon avec certitude.

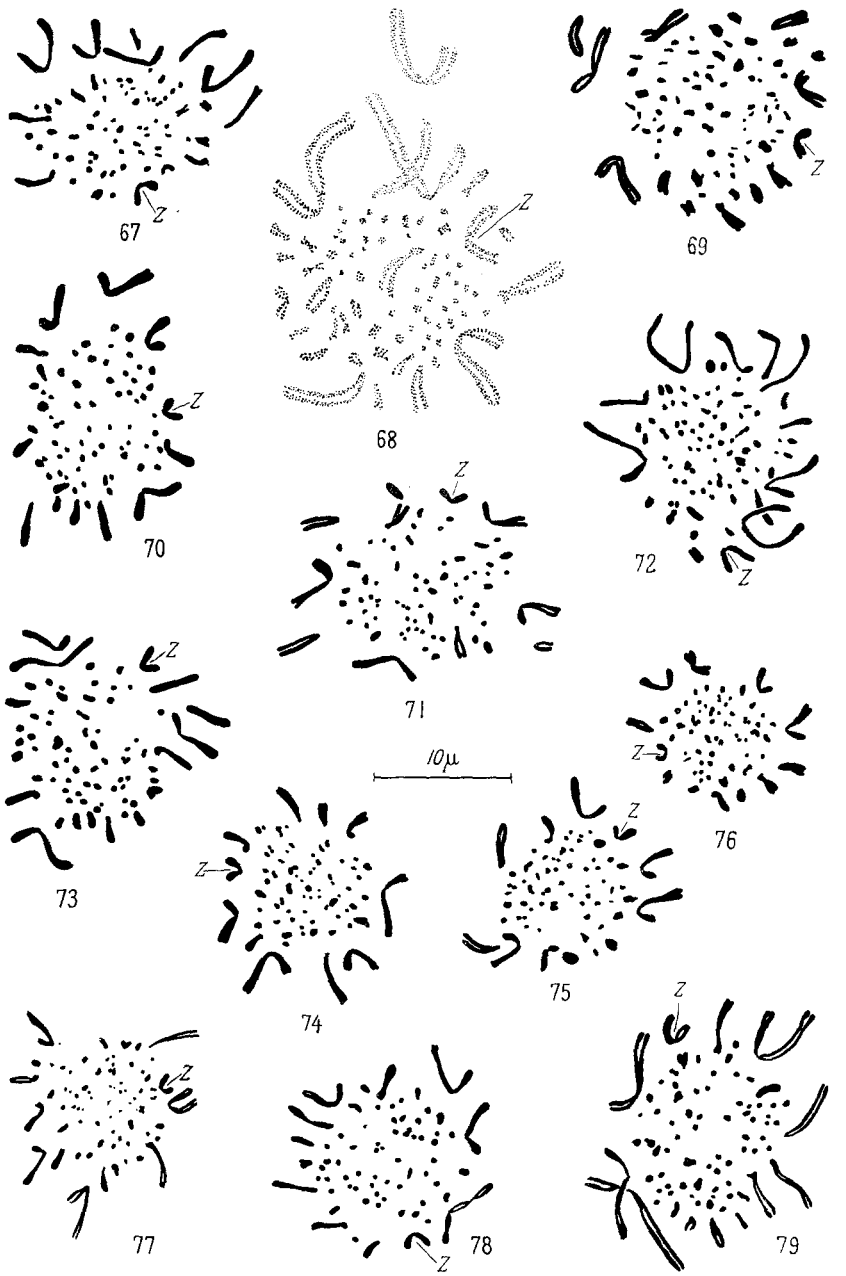


Fig. 67—79. *Gallus gallus* ♀. Mitoses ovogoniales. *Z:* hétérochromosome

Vingt embryons examinés m'ont valu un total de 93 cinèses mâles et de 83 cinèses femelles répondant à mes exigences, c. à. d. sans super-

positions et bien étalées. Je mentionne ce chiffre parce qu'il illustre le grand rendement de la technique des squashes et la valeur d'une méthode permettant de multiplier les observations. Parmi ces 176 divisions j'ai choisi, pour en faire une analyse détaillée, une trentaine de cinèses de fixation particulièrement réussie.

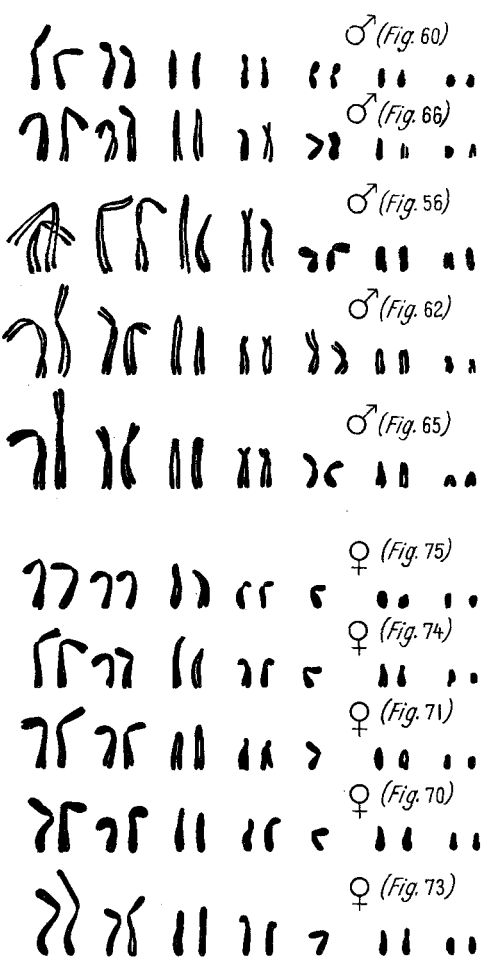


Fig. 80. *Gallus gallus*. Caryogrammes de cinèses mâles et femelles

Mâle: divisions diploïdes. Les figures montrent un choix de ces cinèses, provenant en majorité de la rate, parfois du testicule. Partout on observe l'aspect que montre toute cinèse aviaire bien fixée: un certain nombre de grands chromosomes entourent un champ central constellé d'éléments extrêmement petits et la distribution bimodale de la longueur des chromosomes est évidente au premier coup d'œil. On ne saurait cependant tracer une démarcation franche entre macros et micros: dans chaque cinèse il se trouve un certain nombre de chromosomes de taille intermédiaire et que l'observateur pourrait attribuer à l'une ou l'autre des classes; il s'ensuit que, d'une figure à l'autre, le nombre de M est apparemment variable, mais à partir de la 7^{me} paire seulement.

Les caryogrammes (Fig. 80) des mâles montrent la sériation suivante des six premières paires:

1. une paire de grands métacentriques, le rapport des bras étant approximativement de 1,6/1;
2. une paire de métacentriques dont le bras court est relativement plus petit que dans la première paire (rapport 1,8 à 1 ou 2 à 1 environ);
3. une paire d'éléments à centromère terminal, un bras court n'étant jamais visible;

4. une paire de petits acrocentriques (rapport des bras de 4/1);
5. une paire de petits métacentriques, dont les bras sont à peu près égaux;
6. une paire d'acrocentriques ou télocentriques, dont le centromère est difficile à localiser exactement mais paraît le plus souvent terminal.

De la première paire jusqu'à la sixième la longueur totale décroît très fortement; les éléments de la sixième paire ont une longueur totale inférieure à celle du bras court des chromosomes de la première paire. Tous les éléments qui suivent la sixième paire sont de dimensions très exiguës, et la série décroissante se perd bientôt dans une poussière de microchromosomes.

Femelle: divisions diploïdes. Provenant surtout des ovogonies, elles montrent une sériation des premières six paires de macrochromosomes tout à fait semblable à celle du mâle (Fig. 80); cependant la cinquième paire, constituée chez le mâle de deux métacentriques de taille intermédiaire, est réduite à un élément chez la femelle. Notons tout de suite qu'aucun autre appariement n'est possible: chacune des six plus grandes paires peut être identifiée sans hésitation. Les quatre plus grands éléments sont facilement reconnaissables à leur taille et à leur centromère submédian; la troisième paire à sa télocentrie. La quatrième paire, qui est de taille nettement inférieure à la troisième (le rapport des longueurs des deux paires étant de 3 à 4 environ), est pourvu d'un centromère subterminal. La cinquième paire, dont les membres sont de longueur égale à ceux de la quatrième paire, peut être aisément reconnue à son centromère médian, dans toutes les cinèses examinées. La sixième paire, beaucoup plus courte que toutes les paires précédentes, est elle-aussi facile à identifier. Tous les chromosomes suivants sont, en raison de leurs faibles dimensions, inaccessibles à l'analyse morphologique, encore que dans quelques rares cas (Fig. 68) on puisse désigner comme métacentriques les chromosomes de la septième paire.

Discussion. L'analyse morphologique des macrochromosomes nous mène donc à la conclusion de l'existence d'une digamétie femelle, qui trouve son expression au niveau de la cinquième paire. Les conditions morphologiques que nous venons de décrire sont dans le cas du Poulet extrêmement favorables: chacun des douze premiers macrochromosomes peut être reconnu individuellement et s'il en manque un dans un des deux sexes, on peut le constater avec une certitude absolue. La digamétie est-elle de type *Z-O* ou *Z-W* ? Pour trancher cette question il faudra examiner le reste du caryogramme, c'est-à-dire, les microchromosomes, qui se trouvent chez le Poulet au nombre de 60 environ.

La présence énigmatique des si nombreux micros, dont les dimensions sont souvent en dessous de celles des micros de la plupart des espèces reptiliennes bimodales, a conduit certains auteurs à des hypothèses révolutionnaires, ce que nous verrons plus bas. Le nombre total de ces éléments est très difficile à déterminer en raison des différentes sources

de variabilité numérique que nous avons indiquées au début de ce chapitre. La technique des squashes prétraités permet d'aborder le problème numérique sous un angle nouveau, en ce qu'elle permet d'analyser un grand nombre de di isions d'un même fragment de tissu, souvent dans une même préparation. En faisant une statistique des nombres $2N$ trouvés dans des cinèses dont l'apparence régulière témoigne d'une fixation bien réussie, on arrive à réduire la variabilité d'un certain degré, mais non pas à l'éliminer tout à fait, comme il a été remarqué par VAN BRINK et UBBELS (1956). Le tableau suivant rassemble les nombres chromosomiques qui ont pu être déterminés dans une sélection de 40 cinèses très bien fixées:

	Nombre de chromosomes															
	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82
Nombre de cinèses ♀♀	1	—	—	—	—	2	3	2	2	2	3	1	1	1	—	2
Nombre de cinèses ♂♂	—	2	1	1	1	2	—	—	—	2	4	3	1	2	1	—

Comme on voit, la variabilité numérique est assez forte et l'on ne peut dire qu'un nombre moyen s'impose comme étant le plus probable. Cette variabilité provient-elle de différences inhérentes aux cellules examinées, ou de différences dans les conditions sous lesquelles elles ont été préparées et qui peuvent avoir provoqué différents degrés de blocage, de décoloration etc. ? Les divers accidents possibles, portant sur une soixantaine de petits corpuscules, exigeraient un nombre encore bien plus élevé de cellules parfaitement conservées que celui dont j'ai disposé, pour que l'analyse statistique puisse imposer l'une des deux explications. Cependant, signalons une des causes possibles de l'étalement de notre statistique: celle-ci est basée sur un petit nombre de préparations particulièrement réussies. Or, dans une seule préparation excellente on trouve généralement plusieurs cinèses, chez lesquelles la grandeur de la plaque métaphasique, la longueur des éléments homologues et leur degré de spiralisation (rigidité ou flexuosité plus ou moins prononcées) sont remarquablement semblables, et dont les nombres totaux de chromosomes sont très voisins, souvent les mêmes (Fig. 62 = pl. III, Fig. 16, où $2N = 78$, et Fig. 65 = pl. III, Fig. 19, où $2N = 77$). La statistique ne constitue donc pas un échantillon de valeurs prélevées au hasard et indépendantes entre elles, mais se compose de groupes de valeurs provenant chacun d'une préparation différente. Si l'une des préparations utilisées contient par hasard des cellules à nombre aberrant, celles-ci seront donc présentes en nombre relativement élevé dans la statistique, ce qui tendra à aplatir la courbe de fréquences et à faire ressortir moins nettement le nombre moyen.

Mais les nombres presque identiques dans une même préparation, comment s'expliquent-ils ? — cette question est le pendant logique de celle concernant les causes de la variabilité. Est-ce par l'ascendance commune des cellules d'un petit fragment de tissu, issues d'une même cellule-mère, et cela dans un passé si récent, que des accidents mitotiques, provoquant des déviations du nombre chromosomique primitif (non-disjonction, perte de chromosomes) n'ont pas encore eu beaucoup d'occasions de se produire ? Ou faut-il invoquer les conditions de fixation, qui, dans une espace limitée, ont été identiques ? Les partisans de la variabilité inhérente au matériel choisiront certainement la première explication. Il me semble pourtant que la technique ne nous permet pas encore de trancher la question en faveur de l'une ou de l'autre des hypothèses: accidents mitotiques et accidents de fixation, tous les deux peuvent avoir joué un rôle, et, tant que la technique n'est pas encore capable d'éliminer les derniers, nous n'avons pas le droit d'attribuer aux premiers une importance excessive: «la courbe de variation observée n'est qu'une courbe d'erreurs, et ces erreurs elles-mêmes résultent des changements de forme et de dimensions qui affectent les chromosomes au cours de la division, changements dont les conséquences sont particulièrement graves lorsqu'il s'agit d'éléments très petits situés à la limite du pouvoir résolvant de nos microscopes» (VAN BRINK et UBBELS 1956).

Deux différentes opinions ont été défendues au cours du temps en ce qui concerne l'identité des hétérochromosomes du Poulet: si pour SUSUKI (1930), UNGER (1936), SOKOLOW *c. s.* (1936), MILLER (1937), OGUMA (1938), YAMASHINA (1944) la cinquième paire est la paire hétérochromosomique, pour SHIWAGO (1924), HANCE (1926), AKKERINGA (1927), GOLDSMITH (1927), WHITE (1932) et POPOFF (1933) c'est la première paire qui jouerait ce rôle. A l'exception des trois travaux japonais mentionnés, tous ces études sont d'une valeur technique discutable, comme il a été amplement démontré par MATTHEY (1939, 1940, 1950). Mais pourquoi les résultats japonais n'ont-ils pas été acceptés par ce dernier auteur ? MATTHEY présente les arguments suivants:

1. L'argument numérique des Japonais (selon lesquels la femelle aurait un chromosome de moins que le mâle, le nombre total étant rigoureusement constant dans chacun des sexes) est sans valeur parce que les micros sont trop petits et trop nombreux pour être dénombrés avec certitude.

2. L'argument morphologique n'est pas très solide non plus, car nombre d'excellents cytologistes, parmi lesquels WHITE, se sont trompés en identifiant comme sexuel le plus grand chromosome du lot. Si un élément aussi caractéristique a paru a ces auteurs n'être représenté qu'une fois chez la femelle, c'est qu'il n'est pas toujours possible de

reconnaître la forme exacte de chacun des grands éléments; aussi «l'affirmation du caractère impair d'un petit V est très hasardeuse» (MATTHEY 1950). La première de ces critiques est certainement justifiée comme nous l'avons montré. Mais si la deuxième est légitime dans des cas où l'on a affaire à un grand nombre d'éléments semblables, comme chez certains Reptiles, les conditions morphologiques sont, chez le Poulet, infiniment plus favorables: aucun des éléments des six plus grandes paires ne peut être pris pour un des autres. Aussi je confirme pleinement la première des conclusions de YAMASHINA (1944): c'est la cinquième paire, formée de métacentriques de taille moyenne, qui représente les chromosomes *Z*. En revanche je dénie formellement qu'il soit possible de choisir entre *ZO* et *ZW*, donnant sur ce point raison à MATTHEY.

Melopsittacus undulatus SHAW (Fig. 81—105; pl. III, Fig. 20 et 21)

Les gonades embryonnaires de la Perruche ne contiennent des mitoses qu'à partir du 7-ième jour après l'éclosion; chez les oiselets plus jeunes et les embryons j'ai préparé la rate, qui fournit en abondance des cinèses somatiques. Les testicules de quelques mâles adultes m'ont permis d'étudier les stades méiotiques, mais ne contenaient que très peu de divisions goniales. Au total, 50 cinèses mâles ainsi que 59 cinèses femelles ont été retenues pour l'analyse numérique et morphologique. Finalement, et à la suite d'une seconde sélection, voici les chiffres obtenus:

	Nombre de chromosomes										
	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
Nombre de cinèses ♂♂	1	—	—	3	2	2	4	1	1	—	—
Nombre de cinèses ♀♀	2	3	2	1	4	6	2	?	1	1	1
Nombre total de cinèses	3	3	2	4	6	8	6		2	1	1

Les cinèses femelles à 53 et 54 chromosomes ont té trouvées dans les préparations colorées à l'hématoxyline; il se peut que celles-ci aient été trop fortement différenciées. La variabilité numérique est chez la Perruche plus faible que chez le Poulet: les nombres 57, 58 et 59 sont nettement plus fréquents que les autres. Ceci n'a rien d'étonnant puisque le nombre de microchromosomes est chez la Perruche moitié moindre qu'il n'est chez le Poulet et que les difficultés de numération se présentent essentiellement au niveau de ces petits éléments.

Des divisions méiotiques mâles à 28 et 29 bivalents (Fig. 91 et 92) confirment la prédominance du nombre diploïde de 58, encore qu'à la méiose comme à la mitose une certaine variabilité ne puisse être niée.

Mâle: divisions diploïdes et méiotiques. L'analyse morphologique aboutit aux résultats suivants: contrairement au Poulet, la Perruche est

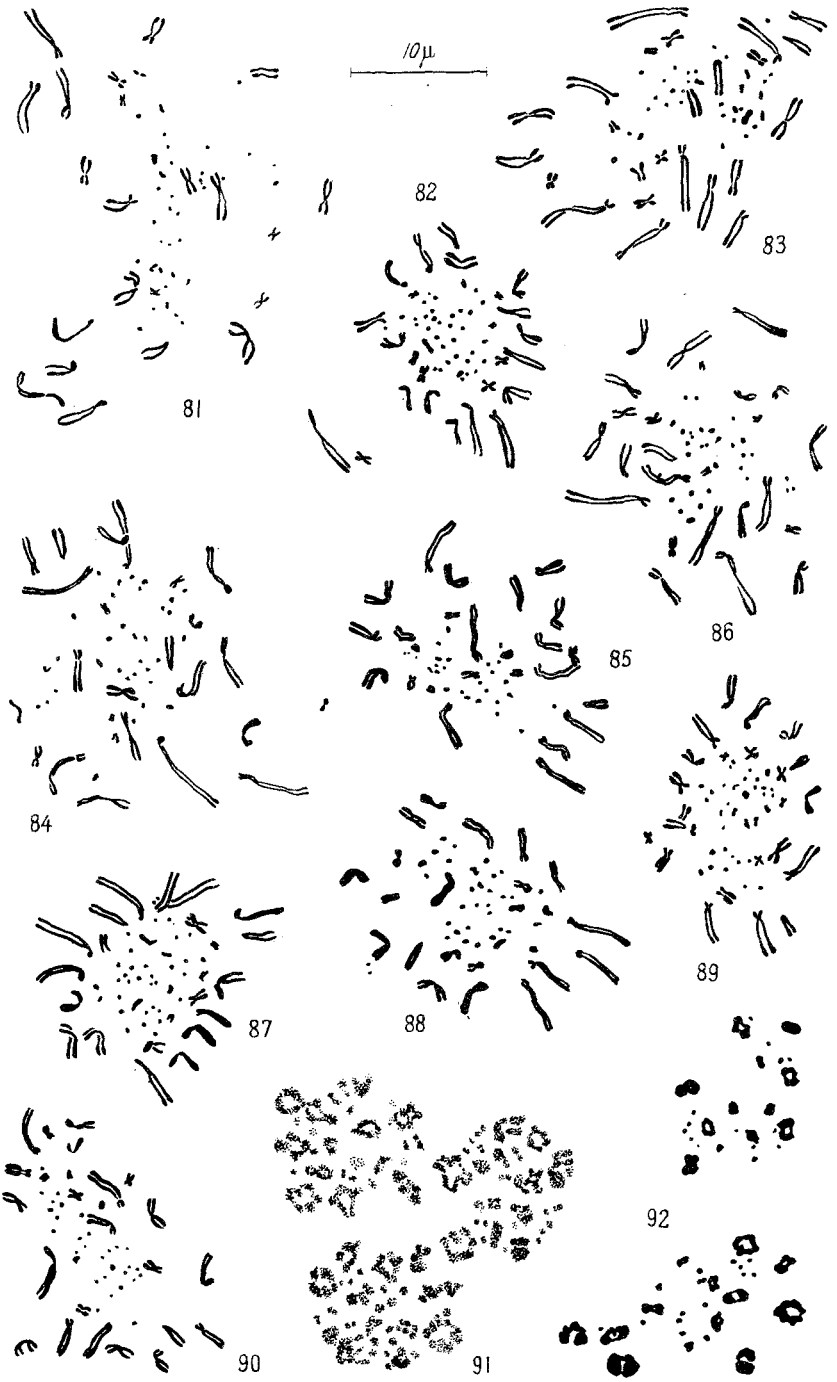


Fig. 81—92. *Melopsittacus undulatus* ♂. Fig. 83, 85, 88: mitoses spermatogoniales. Fig. 91: trois diacinèses. Fig. 92: deux métaphases I. Les autres: mitoses de la rate embryonnaire

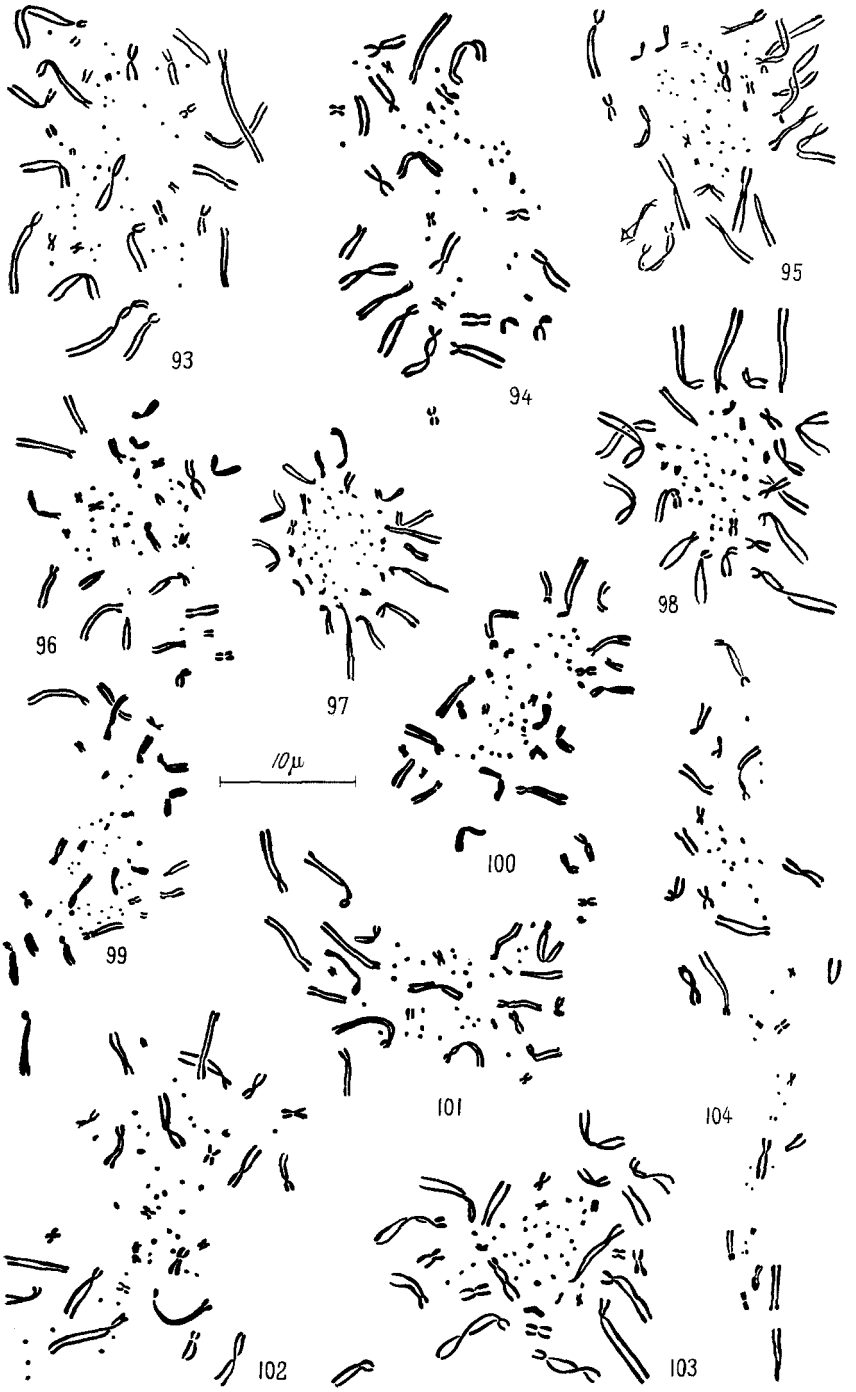


Fig. 93—104. *Melopsittacus undulatus* ♀. Fig. 96, 99—101: divisions ovogoniales. Les autres: mitoses de la rate embryonnaire

Fig. 105. *Melopsittacus undulatus*. Caryogrammes de cinèses mâles et femelles

dotée d'un nombre assez considérable de macrochromosomes. On en compte jusqu'à 24 ou 26 ayant encore une forme reconnaissable (Fig. 105) :

1. une paire d'acrocentriques, plus grands que tous les autres (rapport des bras de 5/1 ou 6/1 environ).

2. et 3. chromosomes acrocentriques assez semblables (rapport des bras de 4/1 dans la plupart des cas).

4. une paire de métacentriques, à bras le plus souvent égaux.

5. — 7. éléments acrocentriques ou submétacentriques de taille graduellement décroissante jusqu'à une longueur qui est environ la moitié de celle de la première paire.

8. une paire de chromosomes télocentriques ou acrocentriques, dont la longueur est la même que celle des éléments du couple précédent. L'existence d'un bras court est douteuse.

9.—12. ce sont des métacentriques de longueur régulièrement décroissante.

Si cette garniture est beaucoup moins caractéristique que celle que nous avons trouvée chez le Poulet, il y a pourtant deux paires faciles à repérer: seule, la quatrième est formée de deux grands éléments métacentriques, alors que la huitième est caractérisée par la télocentrie de ses constituants. Ces huit premières paires de macros forment un groupe bien distinct, les couples venant ensuite étant métacentriques.

Femelle: divisions diploïdes. Si dans le mâle l'appariement ne rencontre pas de difficultés importantes, il n'en est pas de même chez la femelle. Notons cependant que les deux paires typiques, soit la quatrième et la huitième, se retrouvent ici comme chez le mâle et ce n'est donc pas dans ces deux couples qu'il faut chercher un hétérochromosome. En revanche, on constate que le nombre total des macrochromosomes précédant la première paire de petits métacentriques (la paire no. 9 du mâle) est impair chez la femelle, soit quinze. Il est d'ailleurs malaisé de former correctement les paires et par là d'identifier l'élément dépourvu de partenaire.

Cette constatation a pu être faite dans une vingtaine de cinèses femelles, résultant d'une sélection sévère exigeant deux qualités rarement réunies: d'une part l'absence d'un enroulement relationnel, masquant l'emplacement précis des centromères, d'autre part un degré de contraction suffisamment peu accusé pour que les différences de longueur demeurent appréciables. Ces deux conditions opposées ont naturellement fait éliminer un grand nombre de cinèses qui auraient été utilisables pour une analyse moins poussée. Si nous tenons compte du fait que le caryogramme de la Perruche est formé d'éléments morphologiquement plus homogènes que ceux du Poulet, il paraît quand même vraisemblable que parmi les 8 plus grandes paires de la femelle il se trouve un élément impair, le chromosome Z; son identification certaine n'est, pour les raisons exposées plus haut, pas possible.

Discussion. Melopsittacus undalatus a été l'objet d'analyses de KOLLER (in CREW et LAMY 1935) et de JENTSCH (1935), que MATTHEY (1939, 1949) a critiquées en insistant sur l'insuffisance de la technique; puis il a été étudié par YAMASHINA (1946) qui compte 58 chromosomes chez le mâle et donne une sériation des macrochromosomes qui est en assez bon accord avec la mienne. En indiquant les types métacentrique, acrocentrique et télocentrique par les lettres V, J et R respectivement, la sériation que propose YAMASHINA est la suivante:

aJ bJ cV dj ev fv gr hr iv

Les principales différences entre sa sériation et la mienne sont la position de la paire de grands métacentriques, que j'ai mise à la 4me place et qui pour l'auteur japonais est la troisième par ordre de grandeur; puis YAMASHINA considère les membres des paires 5 et 6 comme des submétacentriques, tandis que dans mon matériel elles présentent parfois l'aspect d'acrocentriques. On peut attribuer cette dernière divergence à la technique différente dont nous avons fait usage. Quoi qu'il en soit, YAMASHINA donne des chiffres assez exacts pour les rapports de longueurs des différentes paires; il ne mentionne pas le nombre de cinèses qu'il a utilisées pour arriver à ces valeurs.

La femelle n'a été étudiée par aucun des auteurs cités et pour le moment nos résultats concernant la présence de chromosomes sexuels ne peuvent donc être comparés à d'autres.

Passer domesticus L. (Fig. 106—125; pl. IV, Fig. 24—29)

Mâle: divisions diploïdes et méiotiques. Des mâles adultes du moineau domestique, ont en hiver (décembre-janvier) des gonades en repos, mais qu'il est possible de stimuler. Parmi les différentes méthodes en usage pour l'activation artificielle des gonades d'oiseaux (injections hormonales, DE FREMERY 1941, BENOIT 1950; éclairement artificiel supplémentaire, ROWAN 1925, BURGER 1949, BENOIT 1950) nous avons finalement choisi la dernière qui nous a donné des résultats satisfaisants.

RILEY (1939) a constaté que l'activité mitotique dans les testicules du Moineau présente une périodicité quotidienne assez nette, la plus grande fréquence de divisions se produisant vers 2 h. du matin. Pour éviter le travail nocturne nous avons combiné les indications de RILEY avec l'éclairage artificiel, de façon que les oiseaux fussent éclairés à partir de 17 h. jusqu'au lendemain à 8.30 h.; les fixations ont été faites au cours de l'après-midi suivant la troisième ou la quatrième nuit d'éclairage.

Dans les testicules des mâles ainsi traités un bon nombre de mitoses goniales et de divisions méiotiques se rencontrent. Le tableau suivant réunit les nombres chromosomiques trouvés dans une sélection de 20 cinèses bien fixées:

	Nombre de chromosomes												
	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78
Nombre de cinèses ♂♂	1	—	—	1	3	1	1	5	1	1	3	2	1

J'estime que c'est parmi les nombres les plus élevés qu'il faut localiser le nombre diploïde correct parce que la fissuration prophasique des macrochromosomes n'étant qu'à peine indiquée dans mon matériel, la probabilité d'interpréter à tort deux très petits éléments, soit deux

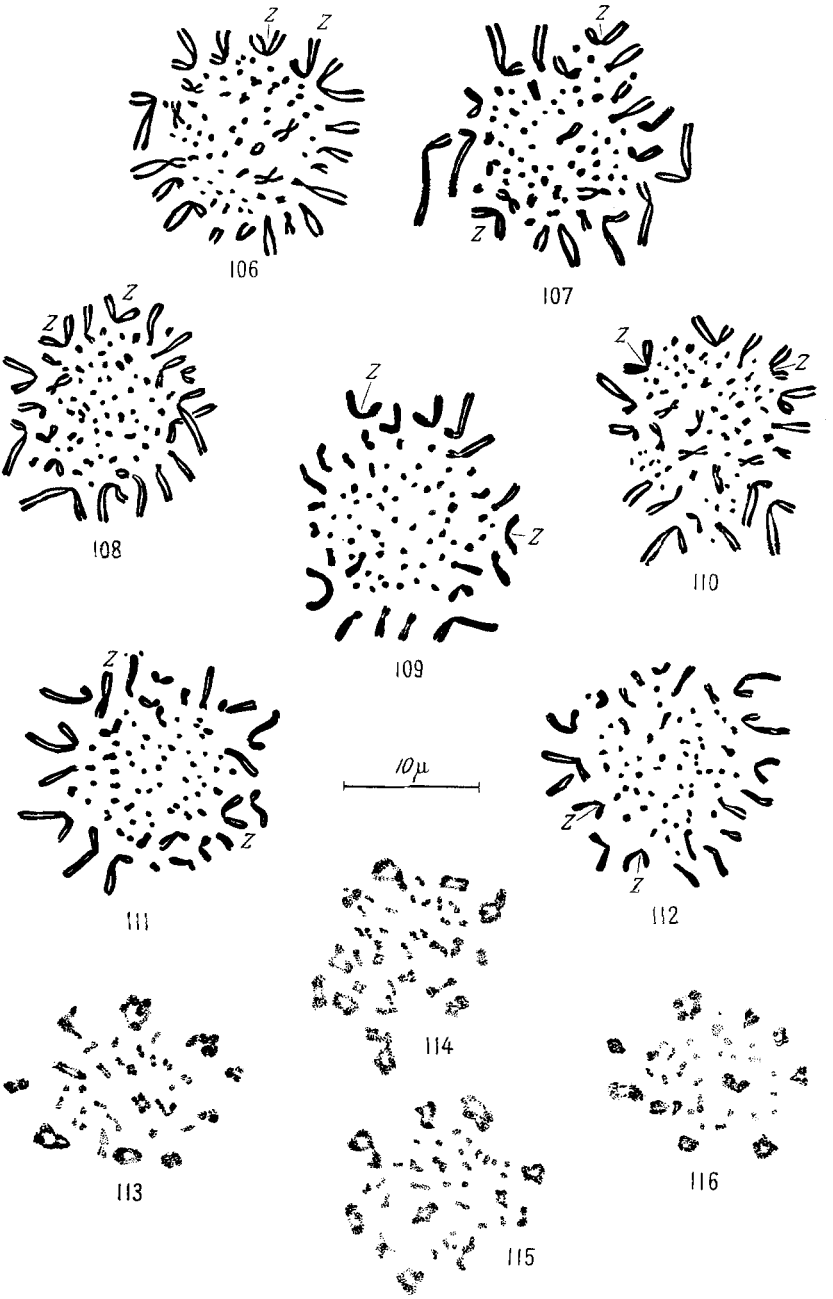


Fig. 106—116. *Passer domesticus* ♂. Fig. 106—112: mitoses spermatogoniales. Fig. 113 à 116: métaphases I

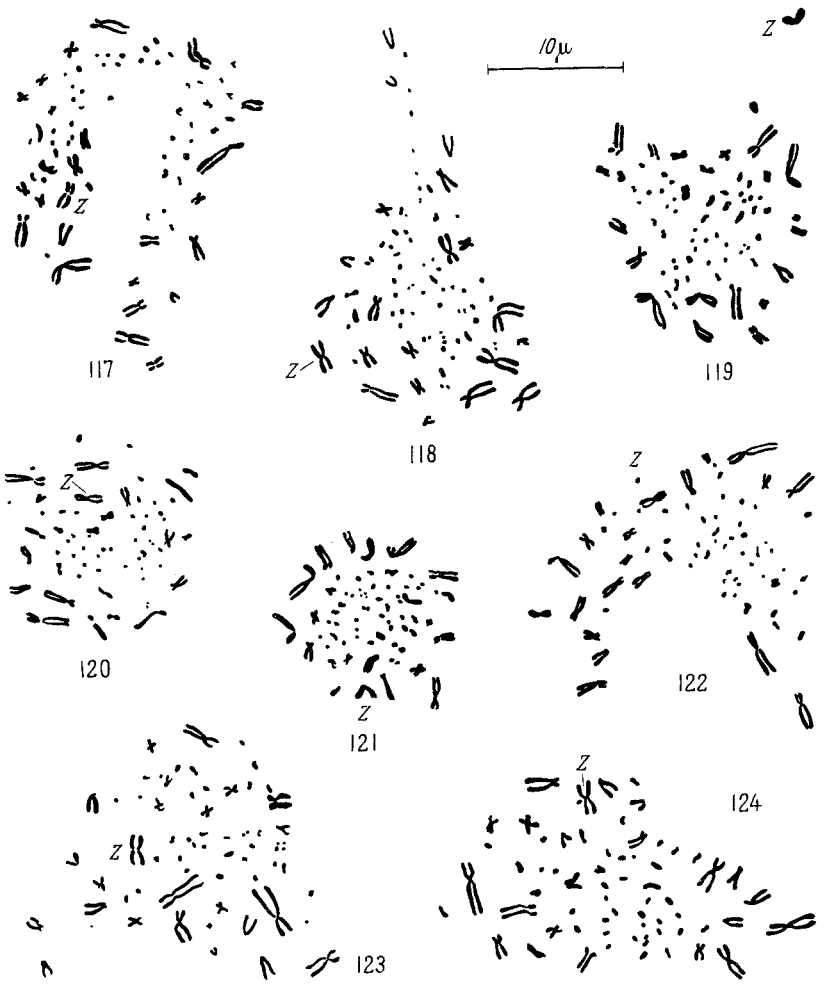


Fig. 117—124. *Passer domesticus* ♀. Divisions diploïdes trouvées dans la rate embryonnaire

chromatides, comme deux micros est faible. La majorité des métaphases I montre 38 ou 39 bivalents, ce qui correspond à un nombre $2N$ égal à 76 ou 78. Il ne m'est pas possible de choisir entre ces deux valeurs.

	Nombre de bivalents					
	34	35	36	37	38	39
Nombre de métaphases I	—	1	—	2	4	4

Les caryogrammes (Fig. 125) montrent la sériation des macrochromosomes, qui se trouvent au nombre de 20 à 24 dans la plupart des cinèses étudiées:

Fig. 125. *Passer domesticus.* Caryogrammes de cinèses mâles et femelles

1. une paire de submétacentriques (rapport des bras 2/1 environ);
2. une paire d'acrocentriques (rapport des bras 4/1 environ);
3. une paire de métacentriques (rapport des bras 1,5/1 environ);
4. une paire de métacentriques (rapport des bras 1/1);
5. une paire d'acrocentriques, chez lesquels le rapport des bras est difficile à déterminer, le bras court étant souvent très réduit;
6. une paire d'acrocentriques, dont le bras court semble parfois manquer;
7. une paire d'acrocentriques;

8.—10. trois paires de métacentriques, la longueur totale de chacun des éléments n'atteignant que la moitié de celle d'un chromosome de la paire 1.

Femelle: divisions diploïdes. Je n'ai disposé que de quelques embryons ♀♀ d'âge inconnu, mais qui très probablement avaient été incubés pen-

dant 8—10 jours. Les gonades étaient très pauvres en divisions et j'ai surtout étudié les très nombreuses divisions somatiques que livrait la rate, lesquelles étaient pourtant beaucoup plus petites que les mitoses spermatogoniales et dont les chromosomes présentaient un aspect plus contracté; le nombre de macrochromosomes morphologiquement reconnaissables paraît pour cette raison souvent inférieur à 24. Le dénombrement des chromosomes dans les cinèses des Fig. 117—124 aboutit aux nombres diploïdes de 72, 75, 70, 61, 64, 68, 61 et 65. En comparant les caractères morphologiques des macrochromosomes des deux sexes (Fig. 125), on peut constater que les trois premières paires que nous avons décrites chez le mâle se retrouvent chez la femelle, encore que l'état généralement plus contracté des chromosomes, surtout sensible pour les bras longs, donne au rapport bras long/bras court une valeur inférieure à celle que nous avons observée chez les mâles. La quatrième paire, représentée par deux V chez le mâle, est incomplète chez la femelle: on reconnaît facilement un élément métacentrique impair parmi un assortiment de chromosomes en majorité submétacentriques; les membres de la cinquième et de la sixième paire se distinguent clairement par leurs constrictions centromériques terminales ou subterminales. Si, chez la Perruche, nous avons pu tracer une ligne de démarcation à la suite des 16 plus grands chromosomes, la chose n'est ici pas possible, le déclin de taille étant parfaitement graduel. L'isolement morphologique de l'élément métacentrique décrit rend pourtant son rôle d'hétérochromosome très probable.

Discussion. Passer domesticus a été étudié par POGOSSIANZ (1937) — travail qui m'était inaccessible, mais dont MATTHEY donne un résumé ainsi que la reproduction d'une des figures — et par RILEY (1938). L'auteur russe trouve 40 à 48 chromosomes, RILEY compte 54—60 chromosomes, un élément métacentrique de taille moyenne manquant chez la ♀; POGOSSIANZ lui aussi constate une digamétie de type *ZZ-ZO*.

Bien que la fixation utilisée par ces deux auteurs n'ait pas permis le déblocage parfait des microchromosomes, on retrouve, aussi bien dans la figure de POGOSSIANZ que dans celle de RILEY une sériation des macrochromosomes très semblable à la nôtre. Celle de RILEY ne diffère de cette dernière que par l'ordre des éléments de taille intermédiaire: notre paire no. 8 se trouve chez RILEY après les métacentriques de la quatrième paire; mais dans cette région du caryogramme tous les chromosomes sont à peu près de la même longueur et la sériation est donc assez arbitraire. Selon RILEY ce serait, chez le ♂, la paire de métacentriques occupant la quatrième place qui représente les hétérochromosomes, ce qui est en accord avec notre conclusion.

Chromosomes et hétérochromosomes des Oiseaux

Au point de vue systématique les Oiseaux sont l'un des groupes zoologiques les mieux connus. MAYR (1942) estime le pourcentage d'es-

pèces encore non-décrites à moins de 2% de la totalité des espèces aviennes; «in consequence taxonomic interpretation has reached a degree of refinement which is not equaled in any other group». (*l. c.* p. 5). Si néanmoins la cytologie aviaire, au lieu de profiter de cette occasion unique de confronter les données de la cytologie comparée avec celles de la taxonomie, n'est que peu développée, ceci tient en premier lieu aux difficultés techniques devant lesquelles se trouve le cytologue. Le seul fait que le Poulet ait été l'objet d'une série ininterrompue d'investigations cytologiques, de 1910 jusqu'à 1957 témoigne déjà de la difficulté du problème.

L'enquête fut pendant longtemps presqu'exclusivement limitée aux oiseaux de basse-cour et de volière (Phasianidés, Pigeons, Canards, Perruche) ou à des espèces très communes. Cependant, l'école japonaise ayant mis au point une technique qui assurait des résultats constants, des études plus extensives purent être entreprises et porter sur diverses familles (OGUMA 1937; YAMASHINA, à partir de 1940; UDAGAWA, depuis 1952; MAKINO 1954). Mais ces résultats n'ont pas pu être reproduits par d'autres chercheurs; en particulier MATTHEY, dans ses discussions de 1949, 1950 et 1951, témoigne de son scepticisme à l'égard de certaines conclusions des auteurs japonais — tout en reconnaissant d'ailleurs leur maîtrise technique — et fonde ses doutes sur sa propre expérience dans le domaine de la cytologie des Reptiles, où ses résultats et ceux de ses collaborateurs en ce qui concerne les chromosomes sexuels sont en désaccord avec ceux de l'école japonaise. Selon cet auteur (1951) la question de la digamétie femelle ne peut être considérée comme résolue tant que les divisions réductionnelles de la femelle n'ont pas été étudiées, et, pour ce qui est des problèmes de morphologie comparative, les données dont nous disposons aujourd'hui sont entièrement insuffisantes pour permettre une discussion générale. Depuis 1951 le nombre des publications de YAMASHINA et ses élèves a pourtant considérablement augmenté: elles portent maintenant sur des représentants de 24 familles et sur un nombre d'espèces qui approche la centaine. Nous avons donc à considérer les tendances générales que révèlent ces études.

La principale source de difficultés techniques et, par conséquent, de désaccords entre les divers cytologistes, est constituée par la présence des très nombreux microchromosomes, qui, tant par leur nombre que par leurs dimensions sont un caractère singulier de la garniture chromosomique des Oiseaux, et ont donné lieu à diverses interprétations. Dès les premiers travaux on peut distinguer deux opinions différentes:

1. le nombre de chromosomes est constant, bien que difficile à déterminer exactement: cette opinion a été défendue par OGUMA (1927) pour le Pigeon, par WERNER (1931) pour le Dindon, par SUZUKI (1930), WHITE (1932) et UNGER (1936) pour le Poulet, par JENTSCH (1935) pour la Perruche, par PAINTER et COLE (1943) pour le Pigeon, et puis par tous

les cytologistes japonais, qui vont jusqu'à prétendre qu'ils n'observent jamais de nombres aberrants: «that the number of chromosomes of the fowl is never variable, contrary to the views of the former authors, was decidedly established by the present author» (YAMASHINA 1944).

2. le nombre de chromosomes, en particulier le nombre de microchromosomes, n'est pas constant, par suite d'irrégularités foncières dans le comportement de ces derniers. Ainsi SHIWAGO et PESCHKOWSKAJA (1936) décrivent des fluctuations numériques de l'effectif microchromosomique des *Struthionidae* pendant l'ontogénèse; CREW (1932) décrit chez le Poulet des variations numériques qu'il explique par des phénomènes de non-disjonction au niveau des grands aussi bien que des petits éléments; SOKOLOW et TROFIMOW (1933) rapportent des phénomènes analogues. Aujourd'hui les partisans les plus convaincus d'une variabilité inhérente au matériel sont NEWCOMER et BRANT, que leurs observations sur la méiose du Poulet (1954) ainsi que sur les mitoses des gonades embryonnaires (NEWCOMER 1957) ont conduits à des hypothèses révolutionnaires. En utilisant comme fixateur un mélange d'acide propionique, d'alcool isopropylique, de dioxane, d'éther de pétrole et d'acétone (NEWCOMER 1953), ces auteurs arrivent à des résultats qui se laissent résumer ainsi:

Le Poulet possède 6 paires de macrochromosomes et un nombre variable de petits éléments. Ces derniers prennent naissance pendant la prophase à partir de masses hétérochromatiques et on les trouve alors associés aux parties hétérochromatiques des macrochromosomes. Les macros, absorbant une partie des masses hétérochromatiques, laissent un nombre variable de petits corpuscules — les microchromosomes des auteurs précédents — que NEWCOMER (1957) préfère appeler des «chromosomoïdes». Non seulement par leur origine mais aussi par leur comportement, par leur structure et par leur fonction, les chromosomoïdes diffèrent, selon NEWCOMER, des vrais chromosomes. A l'anaphase leur séparation a lieu, ou bien avant, ou bien après celle des grands et, en fusionnant les uns avec les autres, ils produisent des ponts hétérochromatiques; à la télophase ce sont les «chromosomoïdes» qui se déspiralisent les premiers et disparaissent avant les macros. Mais l'argument le plus important en faveur de leur nature non-chromosomiale est constitué par leur réaction aux divers prétraitements que NEWCOMER a utilisés: la colchicine, appliquée avant la fixation, réduirait fortement le nombre de micros, ce qui serait une preuve en faveur d'une hypothèse avancée par NEWCOMER et relative à la fonction de ces petits éléments: ils ne seraient qu'une réserve d'acides nucléiques, consommée par les macros en cas de «starvation» (comme dans le cas du prétraitement à la colchicine), ce qui permettrait à ces derniers la duplication de leurs chromatides. Génétiquement ils n'auraient aucune importance; NEWCOMER considère que le Poulet possède un nombre diploïde effectif de

$2N = 12$, soit un des nombres les plus bas que l'on connaisse chez les Vertébrés.

Quant aux macrochromosomes, ils seraient souvent très difficiles à identifier et à homologuer. «The classical regularity of these chromosomes, depicted in the drawings of previous investigators has rarely been observed in this study, and this allometry was common with all techniques» (c. à. d. également dans des essais avec des fixateurs osmiques). Par conséquent, l'identification des chromosomes sexuels est impossible à ces auteurs, qui sont d'avis que, pour des raisons génétiques, (grand nombre de gènes liés au sexe et ségrégation indépendante de beaucoup d'entre eux) ce serait plutôt aux membres de la plus grande paire que reviendrait ce rôle: la ségrégation indépendante pourrait alors s'expliquer par les grandes distances entre les gènes en question, d'où des crossing-over doubles. Notons tout de suite que le nombre de gènes sex-linked est, selon HUTT (1947), égal à onze; bien que ce nombre soit plus élevé que ceux qui sont connus pour les cinq groupes de linkage autosomaux (WARREN 1949), il n'est pourtant pas trop grand pour que les chromosomes de la cinquième paire ne puissent s'en accommoder: si les gènes liés au sexe sont plus nombreux que les gènes autosomaux connus, ceci s'explique sans doute en partie par la reconnaissance plus aisée d'un gène récessif dans le sexe hémizygote, et, plus généralement, par le plus grand intérêt que les chercheurs ont toujours porté aux gènes permettant la distinction précoce des sexes.

Les autosomes ne peuvent pas être identifiés non plus: ils seraient tous trop variables de longueur et de forme. Ce polymorphisme serait causé par la présence de segments intercalaires d'hétérochromatine et en corrélation avec les fluctuations numériques des «chromosomoïdes». Des prétraitements au versène, à la colchicine, au p. dichlorobenzène, à la coumarine et à l'eau distillée «stabiliseraient» la morphologie des grands chromosomes, en rendant visibles les centromères, et ceci permettrait de les distinguer des «chromosomoïdes», qui sont dépourvus de ces organelles. «That they possess a localized centromere is hardly credible, but that they divide is obvious», écrivent NEWCOMER et BRANT (1954), qui sont alors d'avis que les centromères des microchromosomes sont du type diffus, connu chez les insectes Hémiptères et certaines plantes telles que *Luzula*. Mais NEWCOMER (1957) refuse aux micros tout caractère chromosomial: «No known definition of chromosomes will fit these elements and it seems clear that they belong to a different category or order of nuclear constituents. While many of their properties are shared with various types of accessory chromosomes, they show no evidence of possessing either diffuse polycentric or localized kinetochores and their addiction to fusion and fragmentation further diminishes their chromosomal status although they share the general property of ectopic pairing in meiosis with certain heterochromatic chromosomes».

Les arguments génétiques selon lesquels les auteurs américains n'attribuent d'importance génétique qu'aux seuls macrochromosomes ne sont pas convaincants; VAN BRINK et UBBELS (1956) ont déjà constaté que « . . . l'argument génétique de six groupes de linkage, correspondant à un maximum de six paires de chromosomes génétiquement actifs est contredit par les auteurs eux-mêmes qui signalent l'existence de gènes se ségrégeant indépendamment des six groupes principaux ». NEWCOMER (1957) cependant répond à cette objection que ce dernier phénomène s'explique «by the limitation of our knowledge of linkage data or the disparate results of some of these studies ». Mais pourquoi alors utiliser des arguments génétiques pour trancher des questions de cytologie ?

Au lieu de critiquer en détail les hypothèses cytologiques des auteurs américains, il me semble plus utile de donner brièvement quelques considérations dont l'ensemble constitue un faisceau d'arguments militant en faveur de la nature chromosomique des micros.

1. La variabilité numérique foncière des microchromosomes n'est pas prouvée tant qu'il n'existe pas de méthode excluant la possibilité d'expliquer les fluctuations par des défauts techniques: comme nous l'avons déjà dit, les constrictions médianes prononcées, ainsi que les fissurations longitudinales en chromatides tendent à élever le nombre observé. En outre il y a encore la possibilité qu'une petite inclusion cellulaire non-chromosomiale soit prise pour un chromosome. Inversément, le blocage facile de chromosomes petits et nombreux, leurs superpositions, la décoloration précoce qu'ils subissent probablement pendant la déshydratation des préparations, ainsi que leur contraction métaphasique tendent à réduire le nombre apparent. Malgré cela, la technique de MAKINO-MATTHEY donne des résultats raisonnablement constants, et, à en juger d'après les résultats japonais, la fixation osmique de même. Si la méthode de NEWCOMER et BRANT ne permet pas d'obtenir des résultats reproductibles, ceci milite en premier lieu contre la qualité de cette technique et ne prouve pas l'existence de processus tels que «fragmentation », «fusion », «coalescence » ou «incorporation des petits chromosomes aux grands ».

2. Une certaine variabilité numérique peut se constater dans tout matériel examiné soigneusement, souvent dans les cellules d'un même tissu: MATTHEY (1956a) discute le cas d'*Allactaga williamsi*, Mammifère dont les divisions spermatogoniales, lesquelles comparées aux divisions somatiques sont généralement d'une grande constance numérique, lui montraient soit 47, soit 48 chromosomes; il attribue cette anomalie à des accidents arrivés pendant la confection de la préparation. Un tel phénomène n'a rien à faire avec la nature chromosomiale ou non chromosomiale des éléments en question, mais nous avertit que «dans un cas de complication moyenne, la détermination cytologique du nombre diploïde n'est pas toujours certaine » (MATTHEY *l. c.*).

3. S'il est difficile de bien fixer une métaphase, surtout quand le nombre de chromosomes est élevé, les prophases et les anaphases qui se prêtent à l'analyse sont encore bien plus rares. La photographie 24 de la planche IV montre une prophase mitotique et celle de Fig. 28 une diploténie du Moineau; toutes deux semblent normales et pleinement comparables aux stades correspondants d'un Mammifère à nombre chromosomique élevé. Pl. IV, Fig. 27 représente un début d'anaphase: macros et micros viennent de commencer leur ascension polaire et l'aspect est tout à fait régulier. Les phénomènes aberrants que décrit NEWCOMER dans ces stades de la division cellulaire n'ont pas d'existence objective et ne sont pas autre chose que la description de cellules mal fixées.

4. Les métaphases I ont un nombre de bivalents qui est environ la moitié du nombre diploïde trouvé dans les mitoses. Ici encore le comportement des petits chromosomes paraît normal, l'observation étant cependant limitée par les dimensions réduites de l'objet observé (Pl. IV, Fig. 29).

5. Dans des espèces comme la Perruche, où le nombre de micros est peu élevé comparé au nombre total, la variation numérique est aussi plus petite: le tableau suivant réunit les nombres les plus probables, aussi que les nombres extrêmes, trouvés dans les trois cas que j'ai examinés le plus à fond:

	Nombre minimum	Nombre probable	Nombre maximum	Nombre de macros	Nombre de micros	Ecart maximum — minimum
Perruche . .	53	58	63	24	34	10
Moineau . .	62	76	78	24	52	16
Poulet . .	62	78	84	14	64	22

Ceci est bien en accord avec l'hypothèse que les anomalies numériques seraient causées par des accidents de fixation arrivés aux micros. Comment l'hypothèse de NEWCOMER pourrait-elle rendre compte de cette corrélation ?

6. Pour trouver des cas analogues à celui des Oiseaux en ce qui concerne la présence de nombreux chromosomes de taille extrêmement petite, il n'est pas nécessaire de recourir aux chromosomes accessoires de certains Vers, Orthoptères ou même aux chromosomes supernuméraires des plantes. Nous avons rencontré des cas comparables chez les Reptiles: en particulier les Chéloniens, tout en possédant en général des nombres totaux inférieurs à ceux des Oiseaux, montrent très souvent un grand nombre de microchromosomes dont les dimensions sont aussi exiguës que celles des micros des Oiseaux (Fig. 49, *Emys orbicularis*). Même chez les Lacertiliens bimodaux, tels que certaines espèces de Caméléons, on peut parfois trouver des microchromosomes à peine visibles [Pl. II, Fig. 15: *Chamaeleon pumilus* DAUDIN (MATTHEY et VAN BRINK 1956b)]. Tous les auteurs sont pourtant d'accord que la con-

stance numérique essentielle chez ces formes est incontestable, bien que l'existence même de la controverse concernant les hétérochromosomes témoigne des écueils techniques qui menacent le cytologiste même dans les cas relativement simples. Toute hypothèse concernant l'origine et la nature des microchromosomes des Oiseaux devra en premier lieu prendre en considération les cas comparables des Reptiles bimodaux, possédant des microchromosomes: chez aucun des Reptiles étudiés jusqu'à ce jour ne trouvons-nous des indications d'une nature non-chromosomiale des microchromosomes.

7. Rappelons enfin que nous n'avons aucun motif pour abandonner l'idée que le DNA est caractéristique des chromosomes. Or, macros et micros se colorent avec la même intensité par la technique de Feulgen.

Ceci dit, considérons les données de la littérature concernant les chromosomes sexuels chez les Oiseaux; nous laissons ainsi de côté tous les travaux où il n'est question que d'analyses chromosomiques du mâle.

Podicipitidae. YAMASHINA (1950) compte chez *Podiceps ruficollis* 80 chromosomes chez le mâle, 79 chez la femelle; la différence serait due à l'absence d'un membre de la quatrième paire de métacentriques. Le dessin montre des différences de taille appréciables entre les paires no. 4, 5, 6 et 7 et le cas paraît assez convaincant.

Ardeidae. La femelle de *Gorsakius goisagi* a été étudiée par UDAGAWA (1953). La figure de l'auteur japonais permet de dénombrer 77 chromosomes. Bien que le texte ne mentionne pas cette particularité, la 5me paire n'est représentée que par un individu; les membres de la quatrième paire, indiqués par «d», sont pourtant très inégaux entre eux et l'un d'eux paraît plus grand que l'élément désigné par e. Suivent les paires f et g, en *V* symétriques, puis h, dont les constituants sont déjà assez petits et inégaux entre eux. Ce cas semble moins démonstratif que le précédent.

Anatidae. Pour *Anas platyrhyncha* et *Cairina moschata*, je renvoie à la critique que MATTHEY (1949) a donnée des travaux d'OGUMA (1938) sur la première de ces deux espèces, ainsi que de celui de YAMASHINA (1942) sur les deux espèces et sur leurs hybrides. Ces Canards ont des garnitures chromosomiques se composant de deux paires de grands *V*, suivies par un grand nombre d'acro(télo ?)centriques de longueur décroissante: la cinquième paire serait la paire *ZZ*. Les différences entre les paires de taille moyenne sont pourtant si graduelles que «l'attribution à une paire donnée du chromosome solitaire chez la femelle n'est possible qu'avec une imprécision totale (de la 3e à la 7e paire au moins)» (MATTHEY *l. c.*). Pour des raisons analogues on peut douter de l'assertion de YAMASHINA selon laquelle la paire f de *Anas* est plus longue que la paire f de *Cairina*, l'inégalité étant manifeste chez l'hybride.

Phasianidae. YAMASHINA (1943) trouve chez *Phasianus colchicus* 82 chromosomes dans le sexe mâle, 81 chez la femelle; l'élément impair de cette dernière serait un des membres de la cinquième paire; or, cette 5e paire est constituée par des métacentriques, caractère qui ne se retrouve que chez les éléments de la 1re paire, immédiatement reconnaissable à leur taille. L'absence d'un partenaire au niveau du 5me couple est donc facile à constater. En 1946 YAMASHINA étudie trois autres espèces de la même famille: chez *Gennaeus swinhoi* et *Meleagris gallopavo*, les éléments sexuels métacentriques constituent la quatrième paire du caryogramme; ici encore, il n'y a pas d'autres chromosomes en *V* que ceux de la 1e et de la 4e paire. La sériation est différente chez *Numida meleagris*; les paires 1, 2, 5 et 6 sont formées de métacentriques, et ce serait la 5e qui serait hétérochromosomique. Cependant,

YAMASHINA n'a pas donné de dessins relatifs à la femelle et ce dernier cas est moins démonstratif que les précédents. Les observations faites sur *Gallus gallus* ayant été présentées antérieurement, je passe au cas de *Pavo cristatus* (YAMASHINA 1951); la garniture chromosomique de cet Oiseau ressemble beaucoup à celle du Poulet, dont elle se distingue par la métacentrie des éléments de la sixième paire, acrocentriques chez *Gallus*; la cinquième paire serait la paire d'hétérochromosomes, mais comme elle ne se distingue en rien de la sixième, l'identification précise de l'élément impair est donc arbitraire, bien que l'absence de l'un des 4 V des paires 5 et 6 soit démontrée d'une façon convaincante. Ajoutons encore que selon YAMASHINA les relations entre les différentes formes décrites sont de nature robertsonienne, et les nombres diploïdes qu'il donne pour chaque espèce sont en accord avec cette hypothèse.

Rallidae. Fulica atra (YAMASHINA 1950) est caractérisée par un complément chromosomique dont presque tous les macrochromosomes sont métacentriques: le caryogramme commence en effet par six paires de *V*, suivies par deux paires de *I*. Le nombre *2N* est égal à 86 chez le mâle; à 85 chez la femelle où manque un élément de la 5e paire. Les dessins publiés montrent des métaphases assez petites (diamètre 5 à 6 μ), où les chromosomes d, e et f ne se distinguent guère les uns des autres, mais sont de longueur nettement supérieure à celle des éléments qui leur succèdent; la digamétie femelle apparaît d'une façon évidente.

Columbidae. Le travail de YAMASHINA et MAKINO (1946) sur *Columba livia domestica, Streptopelia o. orientalis* et *S. decaocto risoria* a été examiné par MATTHEY (1949), qui exprime ses doutes quant à la possibilité d'identifier un chromosome *Z* métacentrique parmi trois paires de *V* moyens. PAINTER et COLE (1943) — travail dont MATTHEY ne fait pas mention — avaient formulé la même conclusion que YAMASHINA *c. s.* concernant l'identité du chromosome *Z*; la fixation au Bouin-Allen qu'ils ont utilisée donne pourtant des images moins convaincantes, surtout au niveau des éléments moyens et petits. S'il est exact que l'identification des chromosomes d comme hétéros est arbitraire et que l'argument numérique est ici, comme partout ailleurs, illusoire, il faut d'autre part admettre que, surtout dans les dessins relatifs aux cinèses de *Streptopelia o. orientalis* ♀, le nombre de *V* de taille moyenne est impair, et, quoiqu'il soit exact que «les petits métacentriques des Oiseaux sont difficiles à dépister», la critique de MATTHEY me paraît trop sévère; nous avons affaire ici à un cas parallèle à celui de la Perruche: il est difficile de savoir quel élément manque, facile de constater qu'il y a un absent.

Alaudidae. L'alouette, *Alauda arvensis*, possède d'après UDAGAWA (1952) un nombre *2N* égal à 78 dans le sexe mâle, 77 dans le sexe femelle. Le caryogramme commence par deux paires de *V*; suit une paire de télocentriques, puis une paire de petits métacentriques, qui serait incomplète chez la femelle. Les quatre paires de *I* qui suivent les prétendus hétéros ont les mêmes dimensions et ne s'en distinguent pas par leur forme: l'élément indiqué par d est plutôt acro- que métacentrique et orienté radialement dans la plaque métaphasique. Sa place dans la série de chromosomes paraît incertaine et sa solitude insuffisamment démontrée.

Turdidae. Chez *Turdus chrysolaus* YAMASHINA (1951) compte 84 chromosomes chez le mâle, 83 chez la femelle. Une paire de grands *V* et trois paires d'acrocentriques sont suivies par une paire d'hétérochromosomes métacentriques. Viennent ensuite trois paires de *J* moyens et deux paires de petits métacentriques. Ayant disposé d'un matériel très riche, YAMASHINA donne des valeurs précises pour les longueurs des divers éléments ainsi que pour le rapport des bras chez chacun d'eux. La présence de nombreux *J* grands et moyens souligne la solitude des *V* de la 5e paire dont ce contraste rend l'identification assez certaine. UDAGAWA (1957) décrit des conditions analogues chez *T. aureus* et *T. sibiricus davidsoni*.

Notons encore que les travaux de UNGER (1936) sur *T. merula*, et de POGOSSIANZ (1937) sur *T. pilaris* (in MATTHEY 1949), quoique fondés sur des préparations

techniquement insuffisantes, ont conduit leurs auteurs à des conclusions analogues en ce qui concerne l'identité des hétéros, attribuée à la 4e ou à la 5e paire.

Icteridae. Un travail de MAKINO et BALDWIN (1954) nous renseigne sur deux espèces de cette famille: *Xanthocephalus xanthocephalus* et *Agelaius phoeniceus* ont des équipements chromosomiques identiques, soit 76 chromosomes chez le mâle, 75 chez la femelle. Les chromosomes sexuels seraient représentés par la quatrième paire, formée de J moyens. Seule, la première paire est formée de métacentriques; tous les autres chromosomes sont acro- ou télocentriques et malaisés à classer. La valeur démonstrative du cas est faible.

Sylviidae. Acrocephalus bistrigiceps et *Horeites cantans* (UDAGAWA 1952, 1955) diffèrent par leurs formules chromosomiques: $2N = 72$ et 84 chez le mâle, la femelle ayant un chromosome en moins. *Acrocephalus* n'a que des éléments acro- et télocentriques, à l'exception de la sixième paire où le centromère est médian. Le texte mentionne les chromosomes e comme représentant les hétéros, mais ceci doit être une erreur, car ces e sont pairs dans la métaphase femelle figurée; c'est plus vraisemblablement la sixième paire qui pourrait être qualifiée de sexuelle. Les figures ne montrent d'ailleurs pas tous les détails décrits dans le texte, et l'inégalité qui existe entre les membres de la plupart des paires rend la valeur de cette analyse difficile à apprécier. *Horeites cantans* a presque la même formule: quatre paires de *J*, une paire de *Z* en *V*, quatre paires de *J* moyens, puis une paire de petits métacentriques. La cinèse illustrée est très grande mais malgré cela l'identification de l'élément impair (orienté dans le sens tangentiel mais sans constriction médiane apparente et comparable par ses dimensions aux membres des trois paires suivantes) n'entraîne pas la conviction.

Laniidae. YAMASHINA (1951) étudie *Lanius cristatus superciliosus*; $2N$ est égal à 72 chez le mâle, à 71 chez la femelle. Les macros diffèrent assez fortement les uns des autres par leur forme: une paire de grands *V*, une paire d'acrocentriques, une paire de télocentriques, une paire de *V* moyens, une paire de chromosomes sexuels en *J*, ensuite des bâtonnets moyens et petits. Les figures paraissent assez convaincantes, quoique la cinquième et la sixième paire soient difficiles à distinguer.

Fringillidae. Emberiza spodocephala, étudiée par YAMASHINA (1951), possède 83 chromosomes dans le sexe femelle. Le mâle n'a pas été examiné. Le chromosome Z serait encore un petit *V*, identifiable à sa forme parmi un ensemble de chromosomes acrocentriques de dimensions voisines. Les éléments de la seconde paire sont aussi des *V*, mais beaucoup plus grands. Notons que les données anciennes de UNGER (1937) sur *Linotta cannabina*, quoique fondées sur des préparations médiocres, sont en accord avec celles de YAMASHINA: chez ces deux *Fringillidae* ce seraient les petits métacentriques de la 4me paire, qui seraient les chromosomes *Z*.

Ploceidae. Le cas de *Passer domesticus* a déjà été discuté au cours de l'exposé de nos observations sur cette espèce.

Corvidae. SUSUKI (1949) a donné les formules suivantes pour *Pica pica sericea:*

$$\delta = 2V + 2J + 10I + 66m + 2X(v) = 82$$
$$\varphi = 2V + 2J + 10I + 66m + X(v) = 81$$

En absence de tout dessin, il est difficile de se prononcer sur la valeur de l'identification des chromosomes *Z* qui seraient métacentriques.

Faisons, pour finir, le bilan de toutes les espèces où une digamétie femelle a été rapportée:

1. Chez *Podiceps, Fulica, Phasianus, Meleagris, Gallus, Pavo, Columba,* les deux *Streptopelia, Melopsittacus, Turdus chrysolaus, Lanius* et *Passer* les cinèses spermatogoniales et ovogoniales ont été comparées et la présence d'un élément impair chez la femelle paraît certaine.

2. *Gennaeus* et *Emberiza*, dont les cinèses ovogoniales ont été seules étudiées peuvent, avec quelques réserves, être inclus dans cette liste.

3. Il en est probablement de même pour *Numida*, *Linotta* et *Turdus merula*, en raison de leur parenté avec des espèces des catégories 1 et 2.

4. Chez *Anas*, *Cairina*, *Agelaius* et *Xanthocephalus*, à caryotype peu varié, la catégorie d'éléments de taille moyenne est tellement homogène que l'identification d'un élément *Z* est exclue aussi bien que la délimitation d'un nombre impair de macrochromosomes parmi lesquels ce dernier devrait se trouver.

5. Les conclusions relatives à *Gorsakius*, *Acrocephalus*, *Horeites* et *Alauda* sont fondées sur un matériel dont la qualité est insuffisante pour permettre une décision.

6. Rien ne peut être dit sur la valeur des données relatives à *Pica*, faute de publications accessibles.

En somme, des 29 espèces dont il a été fait mention, il y en a 18, appartenant à 8 familles différentes, auxquelles on peut attribuer une digamétie femelle s'exprimant au niveau chromosomique. Chez les 11 autres il est impossible de se prononcer avec certitude. Etant données les conditions défavorables à l'analyse que présentent les Oiseaux — caryotype compliqué, méiose inaccessible dans le sexe présumé digamétique — il me semble qu'il est de bonne méthode de retenir le cas le plus clair, celui du Poulet, et d'admettre la généralité du schéma *ZW* ou *ZO* chez les femelles des Oiseaux. Notre démarche est donc celle que nous avons adoptée en retenant particulièrement, chez les Reptiles, le cas du Caméléon.

C. Monotrèmes

Tachyglossus aculeatus SHAW (Fig. 126—130; pl. III, Fig. 22 et 23)

Les rares données cytologiques qui existent sur ce groupe indiquent une ressemblance avec les Oiseaux et les Chéloniens plutôt qu'avec les formes primitives des Mammifères, telles que les Marsupiaux (MATTHEY 1949). Il est donc intéressant de savoir si la ressemblance entre Monotrèmes et Sauropsidés se manifeste également dans le type de chromosomes sexuels, ou bien si, de ce point de vue, les Monotrèmes sont de vrais Mammifères, à hétérogamétie mâle. Le matériel dont on a disposé jusqu'ici a été insuffisant pour trancher la question (MATTHEY 1949; WHITE, in MATTHEY 1949).

Mâle: divisions diploïdes. J'ai étudié un mâle adulte d'Echidné, provenant d'Australie. La dissection a eu lieu à la fin de juillet, époque présumée coïncider à peu près avec la fin de la période des divisions goniales, les jeunes éclosant en septembre (GRASSÉ 1955). Les testicules étaient cependant très petits (± 1 cm de longueur) et paraissaient au repos. Il y avait un petit nombre de mitoses goniales, dont les Fig. 126—129 illustrent les quatre plus claires. On y trouve des nombres chromosomiques qui sont respectivement de 62, 64, 63 et 63. La Fig. 126

représente la mieux étalée des quatre divisions et semble par cela même présenter les conditions les plus favorables à la numération. La Fig. 127

Fig. 126—129. *Tachyglossus aculeatus* ♂. Mitoses spermatogoniales

se rapporte à une mitose dont l'arrangement métaphasique est mieux respecté, ce qui favorise l'étude morphologique des chromosomes. Les

divisions qui ont servi de modèle pour les Fig. 128 et 129 sont d'une qualité inférieure aux précédentes et données ici à titre documentaire.

Les caryogrammes (Fig. 130) ont été faits d'après les Fig. 126, 127 et 128. Au premier coup d'œil il est clair que nous avons affaire à un

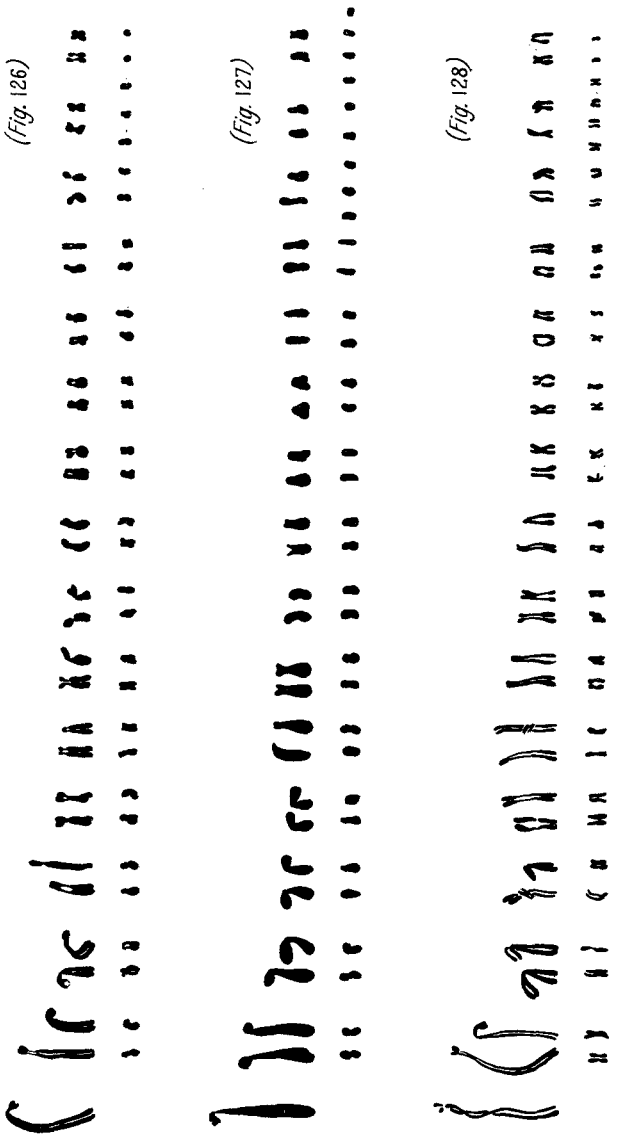


Fig. 130. *Tachyglossus aculeatus*. Caryogrammes de cinèses mâles

cas d'hétérogamétie mâle incontestable: le plus grand chromosome (*X* dans les figures) est dépourvu de partenaire et représente donc un chromosome sexuel. Il est assez arbitraire, sauf pour les premières 5 ou

6 paires, de tenter des appariements, la forme et la taille d'une grande partie des chromosomes étant extrêmement uniformes.

Dans les trois cinèses représentées la longueur du plus grand chromosome est supérieure d'environ 1/4 à celle des éléments de la seconde paire et il ne pourrait être apparié avec aucun élément de la série. Il est acrocentrique, le rapport des bras étant de 10/1. Pour la paire suivante, elle-aussi facilement reconnaissable dans chacune des trois cinèses, ce rapport est de 7/1 environ. La troisième paire, qui dans la cinèse Fig. 126 est formée de deux chromosomes assez semblables, comprend dans les deux autres des éléments qui paraissent hétéromorphes, l'un étant acrocentrique, l'autre plus ou moins métacentrique. Je rappelle ici la discussion relative à la sériation des chromosomes chez les Serpents et combien est délicate la localisation précise du centromère. On peut donc considérer le métacentrique de la troisième paire de la Fig. 128 (cinèse prométaphasique plutôt que métaphasique et où les chromosomes n'ont donc pas encore atteint la rigidité de la métaphase) comme un acrocentrique déformé, la région centromérique étant souvent très souple en raison de sa plus grande minceur. Seule la cinèse Fig. 127 représentant une métaphase proprement dite, pourrait fournir un argument en faveur d'une conception d'une troisième paire hétéromorphe: l'orientation radiaire des chromosomes dans les métaphases régulières indique comme centromérique la partie du chromosome qui est tournée vers le centre du cercle métaphasique, et si l'on accepte ce critère on pourrait en effet distinguer un chromosome en forme de J et un chromosome en forme de V. Mais même dans cette cinèse régulièrement arrangée la mobilité de la région centromérique peut avoir causé l'apparente asymétrie de la troisième paire et une hétéromorphie de cette paire n'est pas prouvée par ce cas exceptionnel. La quatrième et la cinquième paire, à chromosomes de forme submétacentrique et métacentrique dans les Fig 127 et 128, présentent une irrégularité dans la Fig. 126: l'un des membres de la quatrième paire est beaucoup plus étiré que l'autre. Je n'attache pas une grande importance à cette irrégularité, qui ne se présente pas du tout dans la Fig. 127, où les membres de la quatrième paire sont remarquablement semblables.

Ensuite, la sixième et la septième paire, de taille à peu près égale, sont formées de deux acrocentriques et de deux métacentriques. Suivent alors de nombreux chromosomes de taille très graduellement décroissante, et qui en grande majorité peuvent être reconnus comme des métacentriques, ce qui implique un nombre fondamental très élevé. La présence d'un chromosome Y ne peut être décelée par une analyse, si soigneuse soit-elle, de l'équipement chromosomique tel qu'il se montre dans les divisions mitotiques. La grande ressemblance des chromosomes à partir de la septième paire, l'indétermination du nombre $2N$ nous

empêchent d'identifier l'Y, s'il existe, ailleurs que dans des métaphases de la méiose. Malheureusement ces stades manquent à mon matériel.

Chromosomes et hétérochromosomes des Monotrèmes

WHITE (1945) mentionne quelques observations fragmentaires de divisions spermatogoniales de l'Echidné, lequel, par ses particularités cytologiques ressemble plutôt aux Oiseaux et aux Reptiles qu'aux Mammifères. Les chromosomes seraient en majorité de très petite taille, quoique quelques-uns d'entre eux soient de grandeur moyenne. MATTHEY (1949) étudie du matériel testiculaire de l'Ornithorhynque, contenant quelques divisions diploïdes insuffisamment fixées et constate lui-aussi que «la ressemblance avec les Oiseaux est fascinante, tant en raison du grand nombre de chromosomes qu'en raison de l'existence de M et d'une abondante constellation de m; le nombre 2N peut être estimé à 70 ± 10». Ce nombre élevé rend improbable l'hypothèse de GREGORY (1947, 1951), qui, se fondant sur des études morphologiques et embryologiques, présume une relation étroite entre Monotrèmes et Marsupiaux. Ces derniers sont en effet caractérisés par des nombres chromosomiques très bas ($2N = 12$ à 28, NF de 22 à 36); tous les éléments sont grands et il n'y a jamais de microchromosomes. «Une dérivation marsupiale récente, comme celle postulée par GREGORY pour les Monotrèmes, est cytologiquement inconcevable, . . . et les faits sont suffisamment nets pour que nous donnions, pour une fois, la prééminence aux critères cytologiques» (MATTHEY *l. c.* p. 235). Ni MATTHEY ni WHITE ne rapportent d'observations sur les hétérochromosomes.

Nos résultats, dont une description brève a été donnée antérieurement (MATTHEY et VAN BRINK 1957) ont confirmé l'impression des deux auteurs en ce sens qu'ils ont révélé un nombre diploïde élevé, quoique pas du tout exceptionnel pour un Mammifère. D'autre part, il y a des différences indéniables d'avec les garnitures chromosomiques des Oiseaux et Chéloniens: en comparant les figures avec les dessins relatifs aux Oiseaux et plus spécialement aux Tortues on voit que les plus petits chromosomes de l'Echidné ont des dimensions bien supérieures à celles des micros des Sauropsidés bimodaux. Des 50 chromosomes d'*Emys* il y en a une bonne vingtaine qui n'atteignent pas une longueur de 1 μ, tandis que l'Echidné n'en possède que dix ou douze qui restent, et de très peu seulement, en dessous de cette longueur; par contre il y a une classe moyenne représentée par une trentaine d'éléments de 1—3 μ chez *Tachyglossus*. En somme on ne peut guère appeler la distribution de la longueur des chromosomes chez l'Echidné une distribution bimodale. Mais c'est surtout la présence d'un grand chromosome X chez le mâle qui, du point de vue cytologique, incorpore définitivement les Monotrèmes aux Mammifères.

Evaluation générale des résultats

Les résultats exposés se rapportent à un nombre très peu élevé d'espèces: des quatre ordres reptiliens, deux ne sont représentés que par une seule espèce, le nombre total des espèces étudiées étant de neuf; des Oiseaux trois espèces seulement ont été examinées. Cet échantillon restreint nous a permis de résoudre la controverse entre les écoles cytologiques suisse et japonaise en ce sens, que les observations de MATTHEY et de MARGOT sur les Lacertiliens, celles de YAMASHINA sur le Poulet ont pu être confirmées. D'un point de vue purement actuel, nous pouvons dire, à condition qu'il soit permis de généraliser nos conclusions, que la solution définitive d'un ancien problème a été apportée. Cette généralisation est-elle licite ? Contre elle, nous pouvons invoquer les arguments suivants:

1. Les Reptiles actuels sont les survivants de plusieurs phylums: Lacertiliens et Ophidiens, étroitement apparentés, dérivent d'une souche diapside éosuchienne, comme les Rhynchocéphales, demeurés plus primitifs; les Crocodiles d'un tronc thécodonte, alors que les Tortues ont évolué a partir des *Eunotosauria*. Et, d'autre part, Oiseaux et Mammifères tirent leur origine, les premiers des Thécodontia, les derniers des Synapsides théromorphes. Tous les Amniotes sont donc primitivement des Reptiles *s. l.* Or, la différenciation des ordres reptiliens actuels se place probablement au Permien et c'est à cette même époque que surgissent les groupes à tendance avienne ou mammalienne. Aussi devons-nous bien admettre que la différenciation des hétérochromosomes observée dans les deux classes supérieures a été acquise au cours du Mésozoïque, d'où la digamétie des femelles d'Oiseaux et des mâles des Mammifères. Dès lors, il serait admissible que, parmi les Reptiles modernes, il existât des cas de transition entre hétérochromosomes identifiables et hétérochromosomes purement génétiques. L'effectif si petit de notre échantillon ne pourrait alors que nous fournir l'un des aspects d'une réalité beaucoup plus riche. D'ailleurs, qu'on ne trouve pas de chromosomes sexuels morphologiquement reconnaissables chez les femelles des Reptiles, ne prouve pas leur non-existence, pour les raisons exposées plus haut.

2. Si les Poissons et les Amphibiens étaient dotés de chromosomes sexuels morphologiquement décelables, nous trouverions, dans une même classe, les deux types opposés de digamétie, puisque la génétique démontre que l'un des sexes peut être, dans une de ces classes, homo- ou hétérozygote. Pourquoi n'en serait-il pas de même pour les diverses classes des Amniotes ?

A ces critiques nous pouvons répondre, en écartant tout d'abord tout argument d'ordre génétique: la cytologie a ses méthodes propres et l'influence de la génétique sur elle n'a pas toujours été heureuse (MATTHEY, de 1934 à 1949). Si notre échantillon est petit, nous pensons

qu'il est représentatif, et ce pour les raisons suivantes: Les Mammifères sont une classe de Vertébrés qui, du consensus unanime, est profondément hétérogène. Et pourtant, sur plus de 250 espèces appartenant aux trois sous-classes et à la plupart des ordres d'Euthériens, il n'a pas été trouvé une seule exception à la règle de la digamétie mâle. Or, les divers ordres de Reptiles sont pauvres en espèces, et relativement homogènes. Conclure d'un serpent à tous les serpents, ne semble pas plus criticable que l'extrapolation d'un physiologiste étendant à tous les Mammifères les données relatives au rôle de la thyroïde obtenues sur cinq ou six espèces. Et les Oiseaux constituent un ensemble si homogène que le raisonnement précédent s'applique à fortiori à cette classe.

Et c'est ici qu'il faut signaler l'intérêt que présente la démonstration de la digamétie chez les mâles des Monotrèmes: on est en effet frappé de constater que, de tous les caractères qui se rapportent au caryotype, le type de digamétie chromosomique est le seul dont la répartition respecte exactement les coupures de la systématique: aucun des autres caractères (nombre total ou fondamental bas ou élevé, distribution bimodale ou non-bimodale de la longueur des chromosomes, prédominance d'éléments acro- ou métacentriques) n'est exclusivement typique d'une des trois classes des Vertébrés supérieurs. En d'autres mots, l'isolement de celles-ci au cours de l'évolution s'est effectué en parallélisme étroit avec la différenciation morphologique des chromosomes sexuels.

Comment interpréter ce parallélisme ? D'une part, il est possible de considérer la differenciation morphologique des hétérochromosomes comme une des causes possibles de l'isolement: étroitement liés — par leur nature même — à la reproduction sexuelle, les chromosomes sexuels, une fois différenciés dans l'un ou l'autre sens, constitueront une barrière efficace entre formes anciennes et nouvelles.

D'autre part, les données de la cytologie comparée, en révélant une certaine différence dynamique entre Reptiles et Mammifères au niveau chromosomial, nous permettent de formuler une autre hypothèse: Chez les Reptiles, groupe ayant, semble-t-il, épuisé son potentiel évolutif, les fusions centriques ont joué un rôle essentiel dans l'évolution caryotypique, et, lorsque toutes les fusions centriques possibles ont été réalisées, un état d'équilibre statique est atteint, comme MATTHEY (1931, 1933) l'a montré clairement dans le cas des diverses familles de Lacertiliens. Chez les Mammifères le rôle des fusions centriques peut être important, par exemple dans le cas des *Microtinae*, où l'évolution robertsonienne s'est manifestement accomplie dans le sens 2 I→ 1 V (MATTHEY 1957d). Par contre, de nombreuses unités systématiques, même restreintes, montrent des formules chromosomiques irréductibles les unes aux autres et dont l'établissement ne peut se concevoir qu'avec le concours de mécanismes très variés: inversions para- ou péricentriques, translocations, «shifts». La sous-famille des *Murinae*, en plein épanouis-

sement (plus de 1500 espèces) est un exemple parfait d'un polymorphisme chromosomique interspécifique trahissant l'abondance et la variété des processus à l'œuvre (MATTHEY 1953—1958).

Nous pouvons alors dire ceci: pour qu'une fusion centrique entraîne la digamétie, il faut qu'elle intéresse le chromosome portant le gène sexuel, et qu'elle reste à l'état hétérozygote comme dans le cas de *Jaera marina* (STAIGER et BOCQUET 1956). Or, les fusions centriques à l'état hétérozygote sont rares (WHITE 1957): chez les Reptiles, seul, *Gerrhonotus scincicauda* présente une telle hétérozygotie structurelle (MATTHEY 1931), dont on peut supposer qu'elle est transitoire; une digamétie de ce type sera donc vraisemblablement réversible. Les mécanismes chromosomiques caractéristiques des Mammifères, par contre, permettront une différenciation progressive et irréversible des hétérochromosomes. Les Oiseaux constituent un groupe cytologiquement très homogène et très spécialisé; les fusions centriques ont probablement joué un rôle dans l'évolution caryotypique (SOKOLOW, YAMASHINA), mais l'acquisition d'une bimodalité si extrême ne saurait s'expliquer qu'en invoquant des remaniements d'une autre nature; ces remaniements à leur tour, pourraient avoir été responsables de la fixation structurelle d'une digamétie génétique primitive dans le sexe femelle.

Les différences qui existent entre les trois classes, quant à leur type de digamétie chromosomique, ne sont donc finalement pas autre chose que la manifestation, au niveau d'une seule paire de chromosomes, des tendances mécaniques différentes qui dominent l'évolution caryotypique dans chacune d'elles.

Summary

1. In nine species of Reptiles (Crocodilians, Lacertilians, Ophidians, Chelonians) no difference between the chromosome sets of male and female could be observed.

2. Morphologically differentiated heterochromosomes thus do not exist in this class.

3. This result agrees with the conclusions of MATTHEY and is in contradiction with those of OGUMA, MAKINO and other Japanese cytologists.

4. In three species of Birds one of the macrochromosomes was found to be without a mate in the female sex; it is impossible to state whether a W chromosome is present.

5. The observation and identification of an unpaired Z chromosome in the female sex of Birds fully justifies the conclusions of OGUMA, YAMASHINA *c. s.*; however, MATTHEY's scepticism remains legitimate in so far as it is impossible to specify the type of female heterogamety (ZO or ZW).

6. Cytological evidence does not support the hypothesis that the microchromosomes of Birds are non-chromosomal particles.

7. In the Spiny Ant Eater *(Monotremata)* an unpaired X chromosome was found in the male; the material at hand did not allow for a decision between XO and XY type of male heterogamety.

8. The type of sex chromosomes is the only cytological character that is exclusively typical of each of the three higher Vertebrate classes.

9. The evidence hitherto obtained concerning the sex chromosomes in the different classes of Vertebrates can be summarized as follows: Fishes: no cytologically recognizable sex chromosomes; Amphibians: no cytologically recognizable sex chromosomes; Reptiles: no cytologically recognizable sex chromosomes; Birds: female heterogamety (ZO, ZW ?); Monotremes: male heterogamety (XO, XY ?); Other Mammals: male heterogamety of the XY type; rarely, multiple sex chromosomes.

Bibliographie

Pour les travaux antérieurs à 1949 qui n'ont pas été mentionnés dans la liste ci-dessous, je renvoie à la bibliographie de MATTHEY 1949.

BEERMANN, W.: Weibliche Heterogametie bei Copepoden. Chromosoma (Berl.) **6**, 381—396 (1954).

BENAZZI, M.: Il sesso negli ibridi di tritoni e la questione della digametia sessuale negli urodeli. Ric. sci. **26**, Suppl., 1—11 (1956).

BENOIT, J.: Reproduction, caractères sexuels et hormones. Déterminisme du cycle sexuel saisonnier. In P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, **XV** Oiseaux. Paris 1950.

BRANT, J. W. A.: A review of literature on chromosome studies of the Fowl. Poultry Sci. **31**, 409—417 (1952).

BRINK, J. M. VAN, et G. A. UBBELS: La question des hétérochromosomes chez les Sauropsidés. Oiseaux. Experientia (Basel) **12**, 162—164 (1956).

BURGER, J. W.: A review of experimental investigations on seasonal reproduction in birds. Wilson Bull. **61**, 211—230 (1949).

CREW, F. A. E.: A case of non-disjunction in the Fowl. Proc. roy. Soc. Edinb. **52**, 89—104 (1932).

DANTCHAKOFF, V.: La différenciation du sexe chez les Vertébrés. Arch. Anat. micr. Morph. exp. **39**, 368—394 (1950).

FREMERY, P. DE: The activity of gonadotropic hormones in the common sparrow. Acta brev. neerl. **11**, 187—189 (1941).

GRASSÉ, P.: L'Ordre des Monotrèmes. In P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, **XVII** Mammifères. Paris 1955.

GREGORY, W. K.: Evolution emerging. New York 1951.

GUÉNIN, H.-A.: Les hétérochromosomes dans l'ovogénèse des Mammifères. J. Genet. **49**, 23—37 (1948).

HOLLINGSWORTH, M. J.: The metaphase chromosomes of *Crocodilus niloticus*. Cytologia (Tokyo) **22**, 412—414 (1957).

HUTT, F. B.: Genetics of the Fowl. New York 1947.

MAKINO, S.: An atlas of chromosome numbers in animals. Ames, Iowa, 1951. — The chromosomes of the Sea Turtle, *Chelonia japonica*, with evidence of female heterogamety. Ann. zool. jap. **25**, 250—257 (1952).

—, and J. J. ASANA: A sexual difference in the chromosomes of two species of Agamid Lizards. Chromosoma (Berl.) **3**, 208—219 (1948).

—, and P. H. BALDWIN: The chromosomes of the American blackbirds, *Agelaius phoeniceus* and *Xanthocephalus xanthocephalus* (Family *Icteridae*). Cytologia (Tokyo) **19**, 217—224 (1954).

—, and E. MOMMA: An idiogram study of the chromosomes in some species of Reptiles. Cytologia (Tokyo) **15**, 96—108 (1949).

—, and I. NISHIMURA: Water pretreatment squash technique. Stain Technol. **27**, 1—7 (1952).

MAKINO, S., T. UDAGAWA and Y. YAMASHINA: Karyotype studies in birds. A comparative study of the chromosomes in the *Columbidae*. Caryologia (Tokyo) **8**, 275—293 (1956).

MARGOT, A.: Démonstration de l'absence d'hétérochromosomes morphologiquement différenciés chez deux espèces de Sauriens: *Anguis fragilis* L. et *Lacerta vivipara* JACQUIN. Rev. suisse Zool. **53**, 555—596 (1946).

MATEUS, A. M.: O problema dos cromossomas sexuais dos Batráquios e o tipo de digametia ♂ de *Chioglossa lusitanica* BOC. An. Fac. Ciências Pôrto **29**, 1—48 (1944). — Contribuição para o estudo dos cromossomas de *Triturus Boscai (Urodela)*. Publ. Inst. Zool. No. **44** (1952). — Contribuição para o estudo dos cromossomas de *Triturus helveticus sequeirai* WOLTERS *(Urodela)*. Publ. Inst. Zool. No. **46** (1953).

MATTHEY, R.: Les chromosomes des Vertébrés. Lausanne 1949. — Les chromosomes des Oiseaux. In P. GRASSÉ, Traité de zoologie, **XV**, Oiseaux, Paris 1950. — The chromosomes of the vertebrates. Adv. Genet. **4**, 159—180 (1951). — Chromosomes de *Muridae (Microtinae* et *Cricetinae)*. Chromosoma (Berl.) **5**, 113—138 (1952). — Les chromosomes des *Muridae*. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs. Rev. suisse Zool. **60**, 225—283 (1953). — Nouvelles recherches sur les chromosomes des *Muridae*. Caryologia (Firenze) **6**, 1—44 (1954). — Nouveaux documents sur les chromosomes des *Muridae*. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les *Microtinae*. Rev. suisse Zool. **62**, 163—206 (1955). — Nouveaux apports à la cytologie comparée des Rongeurs. Chromosoma (Berl.) **7**, 670—692 (1956a). — Cytologie chromosomique comparée et systématique des *Muridae*. Mammalia **20**, 93—123 (1956b). — La formule chromosomique de quelques *Murinae (Muridae-Rodentia-Mammalia)*. Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. **31**, 294—306 (1956c). — Analyse cytotaxonomique de huit espèces de Muridés. *Murinae*, *Cricetinae*, *Microtinae* paléarctiques et nord-américains. Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. **32**, 385—404 (1957a). — Cytologie et taxonomie du genre *Meriones* ILLIGER *(Rodentia-Muridae-Gerbillinae)*. Säugetierk. Mitt. **5**, 145—150 (1957b). — Cytologie comparée et taxonomie des *Chamaeleontidae (Reptilia-Lacertilia)*. Rev. suisse Zool. **64**, 709—732 (1957c). — Cytologie comparée, systématique et phylogénie des *Microtinae* (Rodentia-Muridae). Rev. suisse Zool. **64**, 39—71 (1957d). — Les bases cytologiques de l'hérédité relativement liée au sexe chez les Mammifères. Experientia (Basel) **13**, 341—346 (1957e). — Les chromosomes et la position systématique de quelques *Murinae* africains *(Mammalia-Rodentia)*. Acta trop. **15**, 97—117 (1958a). — Un nouveau type de détermination chromosomique du sexe chez les Mammifères *Ellobius lutescens* TH. et *Microtus (Chilotus) oregoni* BACHM. (Muridés-Microtinés). Experientia (Basel) **14**, 240—241 (1958b).

—, et J. M. VAN BRINK: La question des hétérochromosomes chez les Sauropsidés. I. Reptiles. Experientia (Basel) **12**, 53 (1956a). — Note préliminaire sur la cytologie chromosomique comparée des Caméléons. Rev. suisse Zool. **63**, 241—246 (1956b). — Sex chromosomes in *Amniota*. Evolution **11**, 163—165 (1957).

MAYR, E.: Systematics and the origin of species. New York: Columbia Univ. Press 1942.

NAKAMURA, K.: A study of chromosomes in some Chelonians, with notes on chromosomal formula in the *Chelonia*. Kromosomo **5**, 205—213 (1949).

NEWCOMER, E. H.: A new cytological and histological fixing fluid. Science **118**, 161 (1953). — The mitotic chromosomes of the domestic fowl. J. Hered. **48**, 227—234 (1957).

—, and J. W. A. BRANT: Spermatogenesis in the domestic fowl. J. Hered. **45**, 79—87 (1954).

NOGUSA, S.: Chromosome studies in Pisces. IV. The chromosomes of *Mogrunda obscura (Gobiidae)* with evidence of male heterogamety. Cytologia (Tokyo **20**, 11—18 (1955).

PAINTER, T. S., et L. J. COLE: The genetic sex of pigeon-ring dove hybrids as determined by their sex chromosomes. J. Morph. **72**, 411—439 (1943).

POOLE, H. K., and M. W. OLSEN: The sex of parthenogenetic Turkey embryos. J. Hered. **48**, 217—218 (1957).

PORTMANN, A.: Le développement postembryonnaire. In P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, XV, Oiseaux. Paris 1950. — Zoologie und das neue Bild vom Menschen. Hamburg 1956.

ROSTAND, J.: La parthénogenèse animale. Paris 1950.

ROWAN, W.: Relation of light to bird migration and developmental changes. Nature (Lond.) **115**, 494—495 (1925).

SPILLMAN, W. J.: Spurious allelomorphism: results of some recent investigations. Amer. Naturalist **42**, 610—615 (1908).

STAIGER, H., et CH. BOQUET: Cytological demonstration of female heterogamety in Isopods. Experientia (Basel) **10**, 64—66 (1954). — Les chromosomes de la super-espèce *Jaera marina* (F.) et de quelques autres *Janiridae* (Isopodes Asellotes). Bull. biol. France et Belg. **90**, 1—32 (1956).

SUSUKI, K.: On the chromosomes of the Corean Magpie. Jap. J. Genetics **24**, 90 (1949). — Studies on the chromosomes of the Korean soft-shelled turtle (*Amyda maacki* BRANDT) with special reference to the sex chromosomes. Jap. J. Genetics **25**, 222 (1950).

SWIFT, C. H.: Origin of the definitive sex-cells in the female chick and their relation to the primordial germ cells. Amer. J. Anat. **18**, 441—470 (1915). — Origin of the sex-chords and definitive spermatogonia in the male chick. Amer. J. Anat. **20**, 375—410 (1916).

UDAGAWA, T.: Karyogram studies in birds. I. Chromosomes of five *Passeres*. Cytologia (Tokyo) **17**, 311—316 (1952). — Karyogram studies in birds. II. The chromosomes of three species belonging to the *Columbidae*, *Ardeidae* and *Alcidae*. Ann. zool. jap. **26**, 28—31 (1953). — Karyogram studies in birds. V. The chromosomes of five Passerine birds. Ann. zool. jap. **28**, 19—25 (1955). — Karyogram studies in birds. IX. The chromosomes of five species of *Turdidae*. J. Fac. Sci. Hokkaido Ser. VI, **13**, 338—343 (1957).

WARREN, D. C.: Linkage relations of autosomal factors in the Fowl. Genetics **34**, 333—350 (1949).

WESTERGAARD, M.: The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants. Adv. Genet. **9**, 217—281 (1958).

WHITE, M. J. D.: Animal cytology and evolution. 1st edit. 1945: 2nd edit. Cambridge 1954. — Some general problems of chromosomal evolution and speciation in animals. Survey biol. Progr. **3** (1957).

YAMASHINA, Y.: The chromosomes of some birds belonging to the *Gressores*, *Pygopodes* and *Alectorides*. Kromosomo **7**, 283—288 (1950). — Studies on the chromosomes in twenty five species of birds. Papers f. Coordinating Committee f. Research. Genetics **2**, 27—38 (1951).

YAO, F. S., and M. W. OLSEN. Microscopic observations of parthenogenetic embryonic tissues from virgin turkey eggs. J. Hered. **46**, 133—134 (1955).

YOSIDA, T. H.: Sex chromosomes of the Tree Frag, *Hyla arborea japonica*. J. Fac. Sci. Hokkaido, Ser. VI, **13**, 352—358 (1957). — The sex chromosomes in *Hyla arborea japonica*. Ann. Rep. Nat. Inst. Gen. Jap. **6**, 16—18 (1955).

JANNY VAN BRINK,
Genetisch Instituut van de Rijksuniversiteit Utrecht (Niederlande)

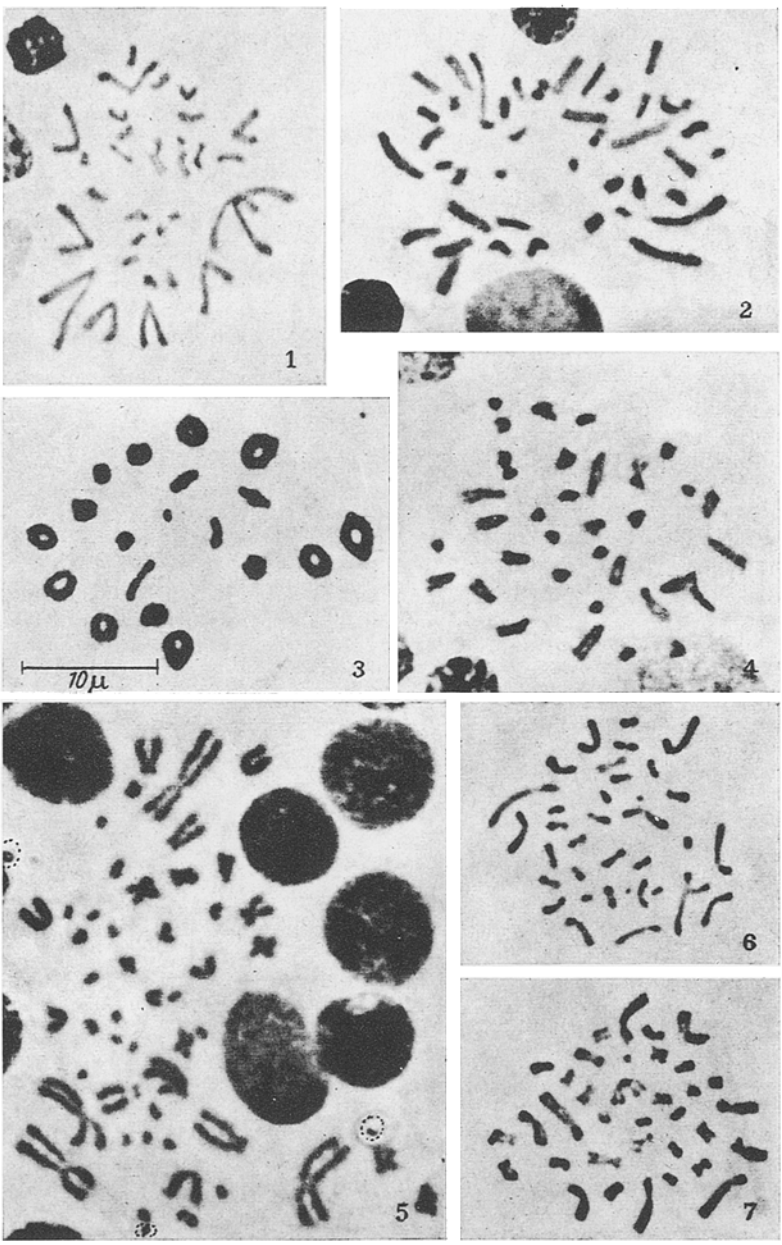


Fig. 1. *Alligator mississippiensis* ♀; division diploïde (rate). — Fig. 2. *Caiman sclerops* ♀*a*; division diploïde (rate). — Fig. 3. *Lacerta muralis* ♂; métaphase I. — Fig. 4. *Lacerta vivipara* ♀; division diploïde (rate). — Fig. 5. *Emys orbicularis* ♀; division diploïde (rate). (Des granules de pigment ont été entourés d'un petit cercle.) — Fig. 6 et 7. *Natrix rhombifera:* divisions somatiques embryonnaires

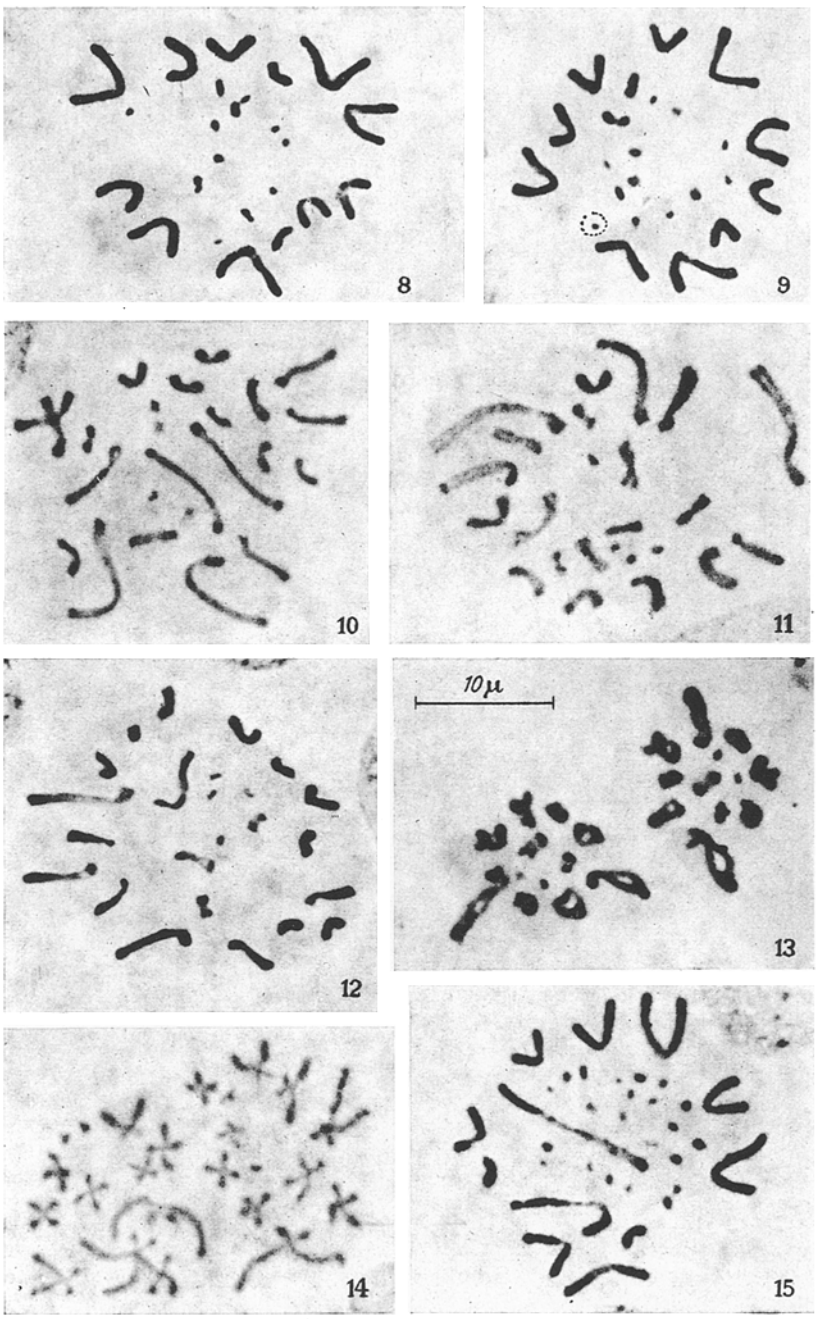
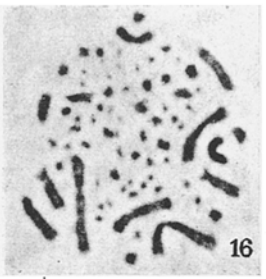
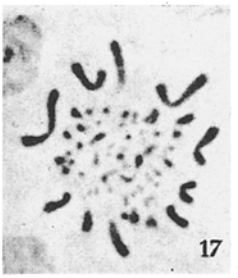
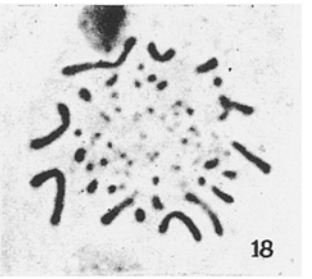
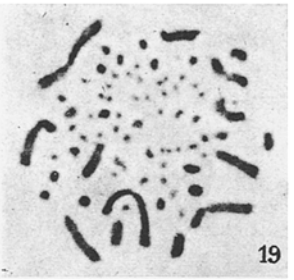


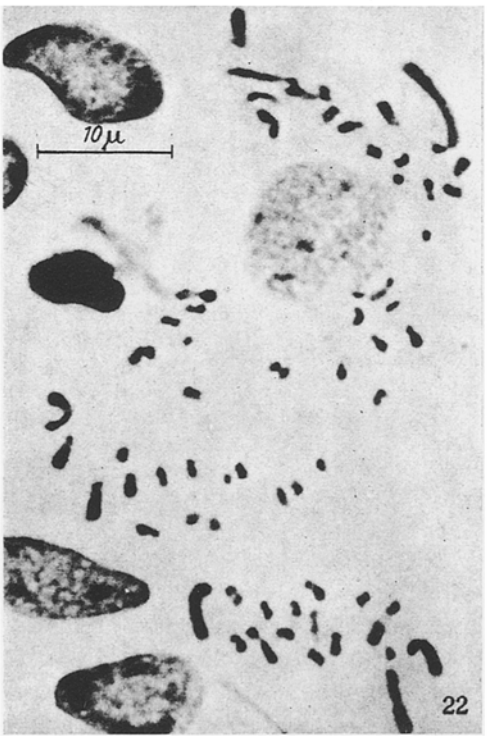
Fig. 8 et 9. *Chamaeleon vulgaris:* Fig. 8, mitose spermatogoniale; Fig. 9, division diploïde de la femelle (rate). (Un granule de pigment a été entouré d'un petit cercle.) — Fig. 10—14. *Chamaeleon bitaeniatus ellioti:* Fig. 10, division diploïde du ♂ (rate); Fig. 11 et 12, divisions diploïdes de la ♀ (rate); Fig. 13, métaphases I du ♂; Fig. 14, anaphase I du ♂. — Fig. 15. *Chamaeleon pumilus:* métaphase spermatogoniale embryonnaire

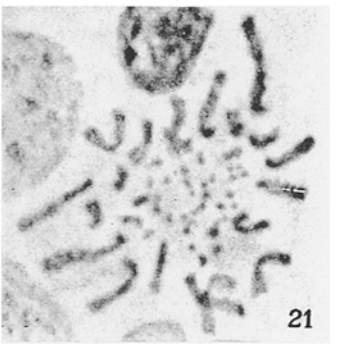












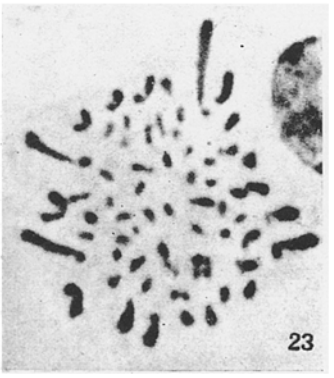


Fig. 16—19. *Gallus gallus:* Fig. 16 (= Fig. 65) et 19 (= Fig. 62), divisions diploïdes d'embryons ♂♂ (rate); Fig. 17 (= Fig. 74) et 18 (= Fig. 78), divisions ovogoniales embryonnaires. — Fig. 20 et 21. *Melopsittacus undulatus:* Fig. 20 (= Fig. 90), division diploïde d'embryon (♂ rate); Fig. 21 (= Fig. 98), division diploïde d'embryon ♀ (rate). — Fig. 22 et 23. *Tachyglossus aculeatus:* mitoses spermatogoniales (correspondant aux Fig. 126 et 127, respectivement)

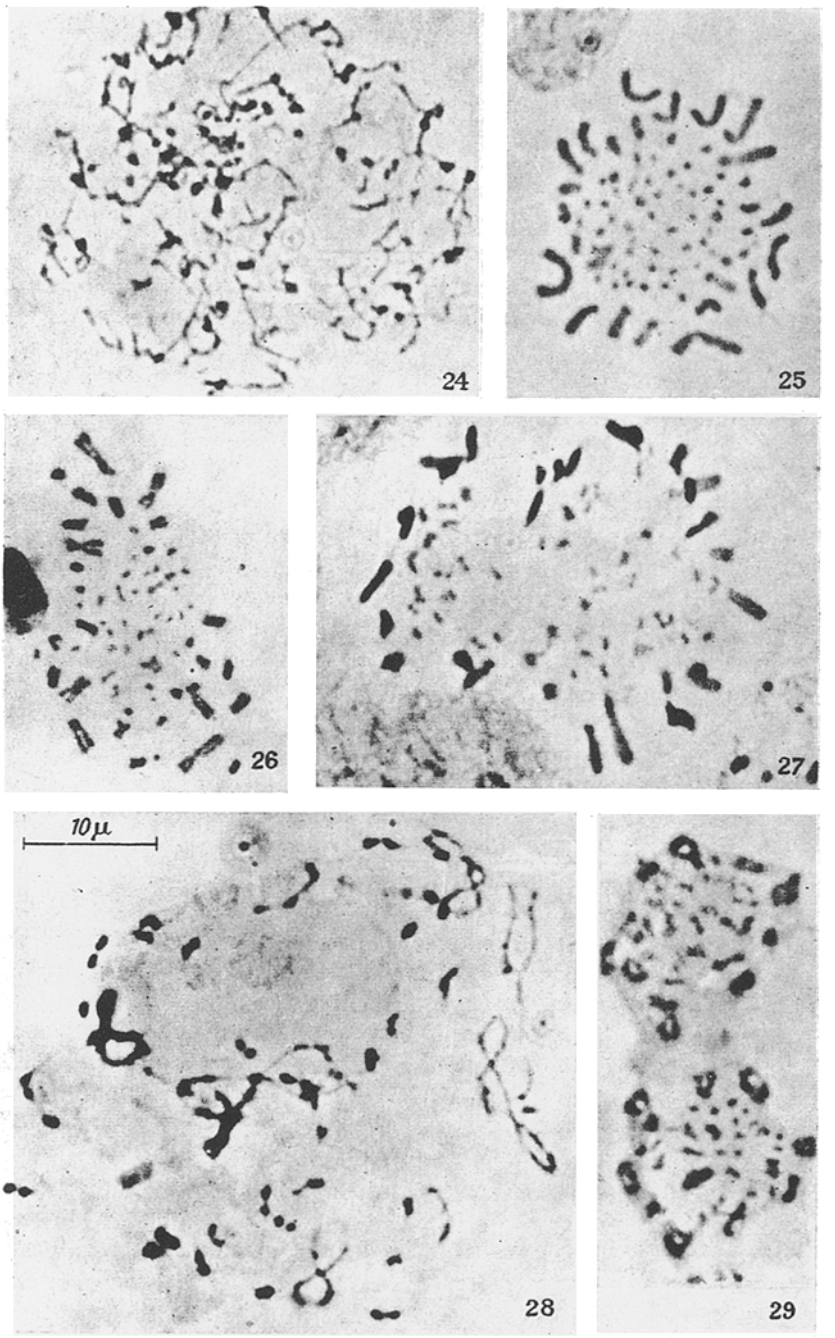


Fig. 24—29. *Passer domesticus:* Fig. 24, prophase spermatogoniale; Fig. 25 (= Fig. 109), métaphase spermatogoniale; Fig. 26 (= Fig. 124), division diploïde d'embryon ♀; Fig. 27, début d'anaphase spermatogoniale; Fig. 28, diploténie du ♂; Fig. 29 (= Fig. 114 et 115), deux métaphases I du ♂