

reichen Wandlungsprozesse, die die Kosmogonie in der Welt festgestellt hatte, nicht völlig ignorieren, sie betrachtete aber das Werden und Vergehen der einzelnen astronomischen Gebilde gewissermaßen sub specie aeternitatis, als einen nie aufgehörenden, sich ständig gleichbleibenden Prozeß, als ein Beharren im Wandel. Durch die Entdeckung der Fluchterscheinung der Außergalaktischen Nebel wurde aber auch für sie die Situation mit einem Schlage eine andere: das Moment des Statischen schien, falls man aus den Erfahrungstatsachen aufs Ganze schließen wollte, aus der Welt überhaupt für immer verbannt zu sein und nur noch zeitlich veränderliche (allenfalls periodische) Lösungen in Frage zu kommen. Die reine Beobachtungstatsache einer allseitigen Flucht der Galaxien konnte und mußte, um als Weltprinzip hingestellt werden zu können und eine Auszeichnung der zufälligen Lage unseres eigenen Galaktischen Systems auszuschließen, als allgemeine Expansion des Systems der Galaxien gedeutet werden. Die Verallgemeinerung dieser Erscheinung auf die ganze Welt, durch die allein sie zur Grundlage für kosmologische Betrachtungen werden kann, stellt das sogenannte Homogenitätsprinzip oder Kosmologische Prinzip dar, auf dem sich alle heute vorgeschlagenen Kosmologien aufbauen und welches die Forderung enthält, daß der gesamte zeitliche Verlauf im Weltsystem, dessen Molekeln die einzelnen Galaxien sind, sich von jeder von ihnen aus gesehen, in genau gleicher Weise ab-

spielen soll. Es ist hier nicht der Platz, auf die wahrhaft großartigen Konzeptionen einzugehen, zu denen die Anwendung dieses Prinzips geführt hat, wie die auf der allgemeinen Relativitätstheorie fußende Theorie des expandierenden Weltalls von FRIEDMANN und LEMAÎTRE, oder die zweite, kinematische, Kosmologie von E. A. MILNE, die allein vom kosmologischen Prinzip und der Forderung der Invarianz gegenüber der LORENTZ-Transformation ausgehend, auf deduktivem Wege eine ganz neue Mechanik, Gravitationstheorie und Elektrodynamik zu begründen unternimmt<sup>1</sup>. Solche Versuche mögen manchem als «phantastisch» erscheinen; wer aber von der segensreichen Wirkung für die Wissenschaft des im tiefsten Inneren des menschlichen Geistes wurzelnden, unwiderstehlichen Dranges zur Synthese überzeugt ist, wird nicht umhin können, mit dem allergrößten Interesse das spannende Wechselspiel zwischen diesen beiden so ungleichen Schwesterwissenschaften zu verfolgen, der an Jahrhunderten jüngeren, aber vorsichtig abwägenden, jeder überstürzten Verallgemeinerung abholden Kosmogonie, und der zwar älteren, doch ewig jungen und begeisterungsfähig gebliebenen Kosmologie.

<sup>1</sup> Eine vorzügliche Darstellung des derzeitigen Standes der kosmologischen Spekulationen hat O. HECKMANN in seiner Monographie «Theorien der Kosmologie» (Fortschritte der Astronomie, Nr. 2, Springer, Berlin [1942]) gegeben, wo auch die gesamte einschlägige Literatur zitiert ist.

## L'évolution de la formule chromosomiale chez les Vertébrés

Par R. MATTHEY, Lausanne

### 1. Les lois générales de l'évolution chromosomique

Fixons tout d'abord la marche des idées au cours de ces vingt dernières années. Dans son magistral traité de Cytologie, somme de la science de son temps, WILSON (1925), examinant comment la formule chromosomiale a varié et varie, d'une espèce à l'autre, invoque les mécanismes suivants:

- 1° Réduction graduelle de taille et disparition.
- 2° Anomalies mitotiques, telles que non-disjonction.
- 3° Polyploidie.
- 4° Fusion (*linkage*) selon le type robertsonien.
- 5° Fragmentation, le meilleur exemple en étant le passage d'un type  $X-O$  à un type  $X-X$  «*compound*».
- 6° Mutation brusque, réduplication.
- 7° Hybridation.

En 1940, WHITE, s'inspirant de MÜLLER (1940), et laissant de côté la polyploidie, propose le tableau que voici:

- 1° Mutation génique.

2° Réorganisation segmentaire, avec les modalités suivantes:

- A) Inversion —
  - a) péricentrique, c'est-à-dire incluant le centromère;
  - b) paracentrique, c'est-à-dire excluant le centromère.
- B) Translocation —
  - a) «*shift*», transport en une position nouvelle d'un segment de chromosome brisé en trois;
  - b) insertionnelle; un segment d'un chromosome brisé en trois, s'intercale entre les deux segments d'un non-homologue brisé en deux;
  - c) mutuelle; les portions terminales de deux chromosomes non-homologues sont échangées après rupture de ceux-ci.

Si nous comparons ces deux tableaux, nous voyons que les cas 4 et 5 de WILSON ont disparu. WHITE, cependant, insiste sur la fusion de deux chromosomes en  $I$  en un chromosome en  $V$  (type robertsonien), ce qu'il conçoit comme un phénomène de translocation mu-

tuelle. D'autre part, en raison des propriétés très spéciales des extrémités chromosomiques (télomères), il doute que les destructions, les inversions et les translocations terminales aient pu jouer un rôle dans l'évolution chromosomiale.

C'est sur l'importance des phénomènes de « fusion-fragmentation » que je désire m'étendre ici. Historiquement et schématiquement, il s'agit d'une notion qui dérive de la constatation suivante: dans un groupe donné, la longueur totale des chromosomes aboutés est approximativement la même; par conséquent, si un animal de ce groupe possède 48 chromosomes et un autre 54, nous fixerons, en nous basant sur tous les critères que peuvent nous fournir la Zoologie systématique, l'Anatomie comparée et la Paléontologie, laquelle de ces formules est vraisemblablement primitive, et nous en déduirons l'autre par fusion (si le nombre le plus élevé a paru répondre aux conditions ancestrales), par fragmentation si, au contraire, c'est le chiffre le plus bas que nous avons été amenés à considérer comme fondamental. Cette conception est basée sur un certain nombre de postulats implicitement admis: le plus important concerne la fragmentation; c'est l'idée que *si un chromosome donne, par exemple, quatre fragments, ces fragments continuent à se comporter comme le chromosome primitif, qu'ils sont capables de se fissurer en chromatides, et que ces chromatides peuvent, au cours de la mitose, être régulièrement distribués aux cellules-filles*.

L'importance des processus de fusion a été mise, dès 1916, en évidence par ROBERTSON. Cet auteur montra que, chez les Orthoptères sauteurs, les chromosomes en *V* devaient être considérés comme résultant de la fusion apicale de deux chromosomes en *I* (bâtonnets) non-homologues. Ce type de variation a été rencontré au sein d'une même espèce ou d'un même genre; et, très souvent; il permet de relier en un schéma commode des catégories systématiques supérieures, par exemple des familles (fig. 1).

Pour l'instant, examinons seulement des exemples proposés par ROBERTSON lui-même: chez les *Tettigoniidae* où le nombre  $2N$  typique est de 32 (♀), il existe des espèces où ce nombre est abaissé à 30. Mais, alors que chez les espèces à 32 éléments, ceux-ci sont tous des « bâtonnets », il y a 2 *V* chez les formes où ne se rencontrent que 30 chromosomes. Il en est de même chez les Acridiens: la plupart des *Stenobothrus* ont 20 chromosomes en *I* (♀); dans les espèces où ce nombre est abaissé à 18, on constate de nouveau l'existence de 2 *V*. D'où la conclusion que chaque *V* se forme par fusion apicale de deux éléments en « bâtonnets ». Cette conception qui s'est vérifiée dans un nombre considérable de cas repose, elle aussi, sur une hypothèse implicite: l'existence de chromosomes à attachement strictement terminal (télomitiques).

Aussi, et malgré l'évidente valeur explicative de l'hypothèse de ROBERTSON, sommes nous contraints,

avant d'examiner dans quelle mesure cette hypothèse peut s'appliquer au cas des Vertébrés, de reprendre les deux postulats énoncés ci-dessus et d'en éprouver la validité. Ces deux postulats,

- des fragments de chromosomes peuvent se comporter comme des chromosomes,*
- l'attachement des chromosomes peut être strictement terminal,*

doivent être étudiés en fonction de l'idée qu'on se fait d'une différenciation essentielle du chromosome, le

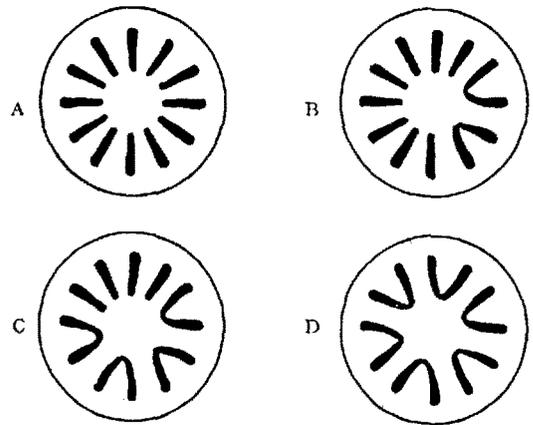


Fig. 1. Comment, selon l'hypothèse de ROBERTSON, peut évoluer la formule chromosomiale d'un animal ayant un nombre diploïde de 12: A) 12 *I*; B) 2 *V* et 8 *I*; C) 4 *V* et 4 *I*; D) 6 *V*.

centromère ou kinétochore, c'est-à-dire le point d'attachement aux fibres fusorielles. Nous savons en effet que cet organite joue un rôle essentiel, non pas dans la division du chromosome qui est un processus autonome, mais dans la distribution des chromosomes-filles aux deux pôles de la cellule: le centromère est le seul dispositif qui assure l'accrochement des chromosomes métaphasiques aux fibres du fuseau et, par conséquent, une répartition anaphasique correcte.

La connaissance de cette fonction nous fait immédiatement rejeter notre premier postulat. Les expériences d'irradiation ont permis, depuis vingt ans, d'étudier le comportement de fragments chromosomiques; ceux de ces fragments qui sont acentriques (dépourvus de centromère) sont, dans la règle, incapables de participer à l'ascension polaire; ils demeurent dans le plan équatorial et sont finalement lysés. Les exceptions à cette règle sont rares bien que CARLSON (1938) ait observé, dans certains cas, un comportement mitotique quasi normal de la part de tels fragments. Nous pouvons d'autre part concevoir que les chromosomes polycentriques dont nous parlerons plus bas puissent, eux aussi, fournir des fragments viables.

Au point de vue morphologique, le centromère est généralement décrit comme un étranglement du chromosome, la « primar constriction » de DARLINGTON, inséré entre deux bras de longueur variable. Mais cet aspect, surtout patent lorsqu'on s'adresse à des cellules

végétales, dépend dans une large mesure du mode de fixation. Nous devons à SCHRADER (1936, 1939) de remarquables investigations d'où il résulte que le centromère figure en réalité un granule logé au fond d'une «coupe commissurale» et en relations de continuité avec le chromonema, filament axial du chromosome (fig. 2).

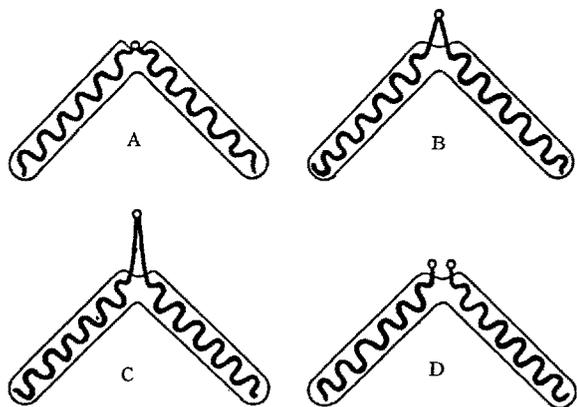


Fig. 2. Les relations du centromère avec le chromosome: A) type *Amphiuma*; B) type *Zea*; C) type *Tradescantia* (d'après SCHRADER, 1939); D) type présumé pour les V à double centromère.

Chimiquement, le centromère se colore par la méthode de FEULGEN (PROPACH, 1940); il se colore en noir par l'hématoxyline ferrique après fixation aux liquides osmiés et différenciation très poussée (MINOUCHI, 1928, MATTHEY, 1936, SCHRADER, 1936); il peut encore être mis en évidence par des méthodes mitochondriales (SCHRADER, 1936). Il possède donc une série de réactions tinctoriales dont l'ensemble lui est propre, mais dont aucune, prise séparément, n'est caractéristique; ce fait atteste, d'une part, l'autonomie du centromère, d'autre part, sa parenté avec d'autres constituants cellulaires, chromomères, centrosomes, composants du chondriome.

*Nombre de centromères par chromosome:* dans la conception actuelle, il y a, typiquement, un centromère par chromosome. Il existe cependant des chromosomes polycentriques, le cas le plus connu étant celui de l'*Ascaris megaloccephala*. WHITE (1936), reprenant une suggestion de PAINTER (1935) et de SCHRADER (1935), a montré qu'il y avait, chez ce Nématode, un grand nombre de centromères distribués dans toute la région centrale du chromosome (fig. 3).

ROBERTSON (1916) a d'autre part soutenu que les «véritables» chromosomes en V possèdent deux centromères séparés par une constriction apicale, ces caractéristiques étant la preuve de la nature bivalente de ces chromosomes. Cette affirmation, étayée par de nombreux dessins, semble avoir été généralement révoquée en doute, ou passée sous silence par les cytologistes modernes: seul, WHITE (1936) s'exprime à ce sujet en disant qu'on ne sait pas très bien si ces éléments en V ont un seul centromère, ou deux centromères très rapprochés. MATTHEY (1938), discutant le

cas du *Gerrhonotus scincicauda* étudié par lui en 1931 et 1933, Lézard qui possède, tantôt 20 éléments dont deux V, tantôt 21 chromosomes dont un seul V, tantôt 22 chromosomes télomitiques, en arrive à la conclusion que l'élément à insertion médiane est doté de deux centromères; ces constatations n'ont pas retenu l'attention, et ce, pour des raisons qui vont apparaître maintenant.

*Position du centromère:* les cytologistes, influencés surtout par les faits tirés de l'étude des végétaux, admettent actuellement que tout chromosome possède deux «bras», ce qui veut dire que le centromère est toujours intercalaire. Il y a là un véritable «credo» qui ne me semble nullement justifié. Dès 1928, MINOUCHI a coloré le centromère des rongeurs par l'hématoxyline et montré que, chez le Rat, tous les chromosomes avaient un attachement terminal. J'ai répété ces observations en 1936 et 1938 et j'ai pu donner, chez la Souris, des figures absolument univoques démontrant le caractère télomitique de l'insertion. En ce qui concerne le Rat, l'inexistence d'un bras court pour les chromosomes sexuels est facile à démontrer à condition que le matériel ait été convenablement fixé (MATTHEY, 1938, *contra* KOLLER et DARLINGTON, 1934). J'ai parlé d'un «credo» et le mot me semble bien choisi: les affirmations relatives à la position intercalaire ont le plus souvent un caractère légèrement

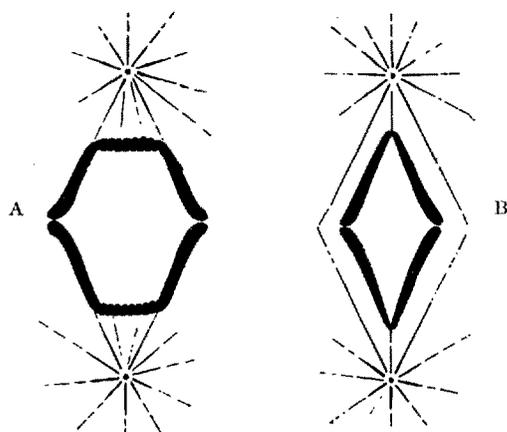


Fig. 3. Comportement anaphasique d'un chromosome atélomitique: A) type polycentrique: *Ascaris* (d'après WHITE, 1936); B) type habituel monocentrique.

dogmatique mais laissent transparaître un doute intérieur plus ou moins fort. C'est ainsi que si, chez GEITLER (1934), le manque de conviction ne se traduit guère que par l'accumulation des «scheinen», comme le montre la citation que voici: «Manche Chromosomen scheinen terminale Insertion zu besitzen, erscheinen also einarmig...; genaue Beobachtungen scheinen aber zu zeigen, daß es wirkliche Endständigkeit der Anheftungsstelle nicht gibt, sondern daß in solchen Fällen ein winziger knopf- oder punktförmiger Arm vorhanden ist...», SHARP (1934) ne nie pas la possibilité

d'un attachement strictement terminal: «It has been held by certain investigators that all chromosomes are probably two-armed, telomitic ones having an extremely minute second arm which easily escapes observation. Supposedly telomitic chromosomes have

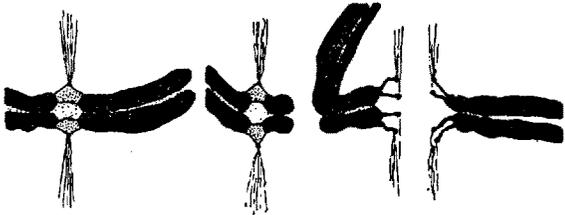


Fig. 4. Attachement submédian, subterminal et «apparement terminal» (!) des chromosomes de *Trillium grandiflorum* (d'après SHARP, 1934).

been seen shown in some instances to have their attachment region slightly back from the end, and in other cases a minute body seen at the end may represent the second arm; but that strictly one-armed chromosomes do not exist is at present improbable.» L'effet de cette dernière phrase me semble pourtant compromis par la double négation qu'elle renferme et surtout par la légende de la figure 63 que je reproduis ici (fig. 4) et où il est question d'un attachement «apparently terminal». Dans son traité de Cytologie, DARLINGTON (1937) parlant de la position du centromère et des autres constriction, s'exprime en ces termes: «Both are usually intercalary, and it is doubtful whether they can ever be terminal.» Mais, plus tard (1938), et au vu des résultats d'UPCOTT, le même auteur écrira: «It is then seen that such misdivision of an intercalary centromere can give rise to two new chro-

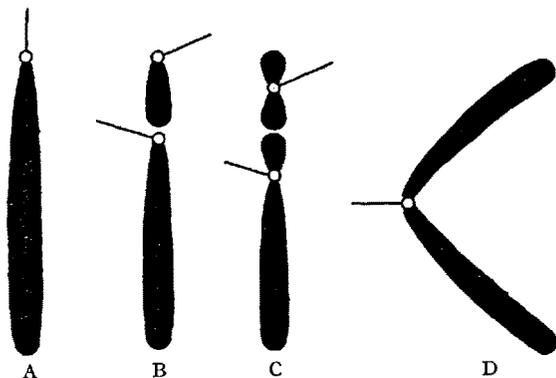


Fig. 5. Position du centromère dans les chromosomes des Mammifères: A) Souris (d'après MATHEY, 1936); B) Rat, hétérochromosomes, d'après MINOUCHI (1928), MATHEY (1938); C) id., d'après KOLLER et DARLINGTON (1934); D) chromosome en V (MINOUCHI, 1928).

mosomes each with a centromere which is of necessity terminal.»

Remarquons que plusieurs auteurs insistent sur le fait que le bras court peut être représenté par un «minute body», par «ein winziger ... punktförmiger

Arm»; ceci veut dire que, dans le cas de la Souris, par exemple, le point noir rigoureusement terminal que j'ai mis en évidence et que je considère comme le centromère, est en réalité le bras court (fig. 5). Telle est, pour ne citer qu'une interprétation de ce type, la description que REISINGER (1940) donne des chromosomes de *Bothrioplana*. Cette conception se heurte à deux objections graves: a) si le «bouton» correspond à un bras court et non au centromère lui-même, pourquoi ne se colore-t-il pas comme le bras long? b) dans les chromosomes en V de divers Mammifères, MINOUCHI (1928) a mis en évidence un centromère médian qui se colore exactement comme la formation terminale des chromosomes télomitiques dont il est, par conséquent, l'homologue. WHITE (1935), dans un intéressant travail, donne des chromosomes de *Locusta migratoria*, apparemment tous télomitiques, le schéma suivant (fig. 6). Il voit dans les points terminaux des trabants

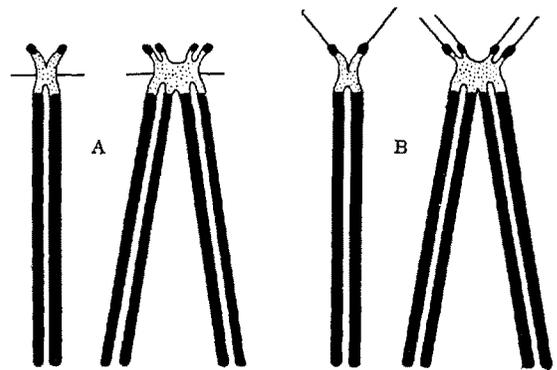


Fig. 6. Chromosomes et diplochromosomes de *Locusta migratoria*: A) d'après WHITE (1935); B) d'après l'hypothèse développée dans le présent article.

(= bras courts) et fait de l'étranglement sub-apical le centromère. Or, après irradiation, WHITE obtient des diplochromosomes: le chromosome s'est divisé, mais non le centromère. Et WHITE donne de ces diplochromosomes en V une représentation identique à celle que ROBERTSON propose pour ses «véritables» V, à condition que nous admettions, ce qui est à mon avis logique, que les trabants de l'auteur anglais sont en réalité les véritables centromères. WHITE aurait donc obtenu expérimentalement des chromosomes en V qui ne diffèrent de ceux de ROBERTSON qu'en ce que les deux bras sont ici homologues et non hétérologues. Et ces chromosomes en V sont munis de deux centromères.

Ceci m'amène tout naturellement à parler des travaux récents de UPCOTT et DARLINGTON. En 1937, le premier de ces auteurs montra que le centromère des univalents pouvait, chez *Tulipa*, se diviser transversalement, ce qui réalise en somme le processus inverse de celui postulé par ROBERTSON, soit la fragmentation d'un V en deux I, l'attachement de ces derniers étant nécessairement télomitique (fig. 7). Le phénomène a été retrouvé chez *Fritillaria*, chez *Pisum*, et donne l'expli-

cation d'une observation de McCLINTOCK (1938) qui, chez *Zea*, avait obtenu, après irradiation, deux fragments mobiles aux dépens d'un seul chromosome, ce qui est incompréhensible si le centromère n'a pas été partagé entre ces deux fragments. Les résultats de UPCOTT et de DARLINGTON ne paraissent pas contestables bien que SCHRADER (1939) et PROPACH (1940) émettent quelques réserves au sujet de l'interprétation des cytologistes anglais.

En somme, et après avoir encore rappelé que, d'après POLLISTER (1939), le centromère peut continuer à exister après s'être totalement débarrassé de matière chromosomique, nous pouvons résumer nos connaissances actuelles par les schémas de SCHRADER (fig. 2)

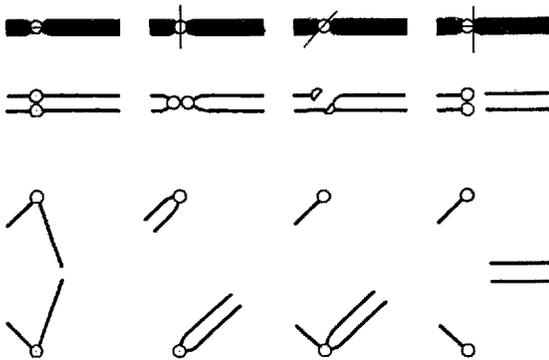


Fig. 7. Les possibilités de division du centromère dans les chromosomes univalents (d'après UPCOTT, 1937).

en les complétant par la représentation d'un «véritable» *V* à deux centromères. Et c'est chez SCHRADER que nous trouverons encore la preuve que tout chromosome atélomitique (à deux bras) n'est pas forcément doté de ce double centromère qui est l'apanage des *V* robertsoniens. En effet, dans les chromosomes à attachement médian d'*Amphiuma*, l'unicité du kinétochore est certaine. Il est donc probable qu'il y a des *V* robertsoniens et d'autres qui ne le sont pas. Et nous verrons tout à l'heure qu'à ces deux types de chromosomes atélomitiques correspondent des mécanismes de genèse différents. Il serait en effet absurde de vouloir rendre compte de l'évolution de la formule chromosomiale en ne se basant que sur la seule hypothèse de ROBERTSON.

Notre enquête préliminaire achevée, nous pouvons formuler deux conclusions:

- Une fragmentation quelconque est inconcevable, sauf dans le cas de chromosomes fortement polycentriques, tels ceux des Nématodes.
- Il existe des éléments télomitiques qui peuvent s'unir pour former des *V*; inversement, un chromosome atélomitique peut donner deux chromosomes en *I*.

## 2. Discredit et réhabilitation de la théorie de Robertson

Nous venons de voir que le mécanisme robertsonien demeure compatible avec les données les plus récentes

de la cytologie. Nous avons alors à nous demander pourquoi, à partir de 1925 environ, les chercheurs se sont visiblement défiés de cette théorie. Il y eut tout d'abord un certain désintérêt: le gène paraissant seul important, l'étude de son substratum morphologique, le chromosome, se voit dédaignée: «the number of chromosomes is per se a matter of secondary significance» (WILSON, 1925); «It is clearly recognized... that neither a fragmentation of the chromosomes nor an end to end fusion of different elements would exert any influence on the evolution of a group» (PAINTER, 1921). Il aura fallu la découverte de l'effet de position par STURTEVANT (1925) et surtout les nombreuses preuves de l'importance de ce processus, preuves accumulées principalement à partir de 1932, pour que l'intérêt de la cytologie comparée se trouvât renouvelé.

Une autre raison, très sérieuse, je la trouve dans la question des homologies: deux espèces peuvent avoir une garniture chromosomique identique morphologiquement et différer profondément au point de vue génétique; quelle est alors la valeur des inductions basées sur une similitude apparente des éléments chromatiques? «Die ... neuen Befunde über die sehr weitgehende Umordnung der Chromosomen im Zusammenhang mit der Artdifferenzierung warnen vor einer Auswertung der Metaphasechromosomen zur Entscheidung über Homologiefragen» (BAUER, 1937).

Enfin, l'étude des mutations chromosomiques vigoureusement poussée depuis une vingtaine d'années a montré le nombre considérable d'inversions et de translocations qui peuvent être expérimentalement produites. Et c'est sur les translocations réciproques que l'attention a surtout été dirigée. J'ai moi-même esquissé (MATTHEY, 1938) le schéma d'une évolution chromosomique des Lacertidés basée sur le mécanisme des translocations. Mais, dans le même travail, je soulignais combien cette hypothèse est moins satisfaisante que la théorie robertsonienne: je montrais en particulier que dans le cadre de l'échange inégal (translocation réciproque, mutuelle), il n'était pas possible de rendre compte d'un fait frappant, soit la conservation d'un nombre basal fondamental, c'est-à-dire exprimé en éléments télomitiques, au sein d'un groupe systématique bien défini.

Les objections que je viens d'énumérer ont perdu beaucoup de leur importance à la suite des travaux récents dont il me reste à parler. HUGHES (1939) a étudié deux races de *Drosophila virilis*, soit *Dr. v. virilis* de Chine, et *Dr. v. americana* de l'Ohio. Ces deux formes, morphologiquement assez voisines pour que leur appartenance à une même espèce ne fasse pas de doute, diffèrent cytologiquement comme le montre la figure 8. Mais HUGHES, par l'examen des chromosomes géants des glandes salivaires, a pu établir les homologies réelles des chromosomes dans les deux formes: ces chromosomes ne diffèrent entre eux que par des inversions! Et HUGHES admet sans autre qu'il y a eu

fusion des centromères terminaux de la sous-espèce chinoise, ce qui est conforme à l'hypothèse de ROBERTSON. BAUER (1941), analysant le cas, pense plutôt à une translocation réciproque, hypothèse que les découvertes de DONALD (1936), STURTEVANT et TAN (1937)

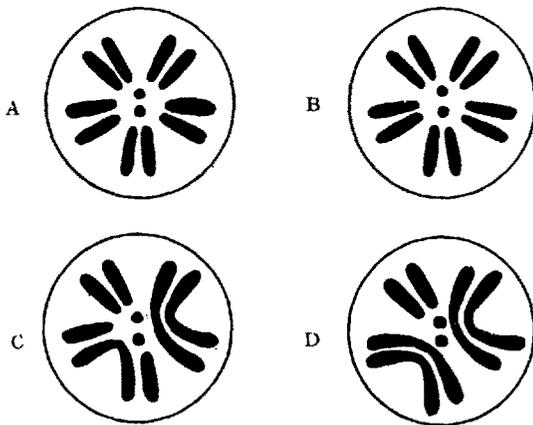


Fig. 8. Les homologues entre «bras» chromosomiques, telles que les révèlent l'étude des chromosomes géants dans les glandes salivaires: A) et B) *Drosophila virilis virilis*, ♂ et ♀; C) et D) *Drosophila virilis americana*, ♂ et ♀. Schémas établis d'après les résultats de HUGHES (1939). Les «bras» homologues occupent des positions géométriques semblables.

rendent bien douteuse. Ces auteurs se sont appliqués à identifier les gènes homologues de *Drosophila melanogaster* et de *Dr. pseudoobscura*, espèces qui diffèrent cytologiquement comme le montre la figure 9. On remarque que dans les deux espèces il existe, abstraction faite des microchromosomes, un nombre fondamental de 10, les deux formules pouvant être schématiquement reliées par la loi de ROBERTSON. Or, sur 63 gènes de *Dr. pseudoobscura*, 49 ont été retrouvés chez

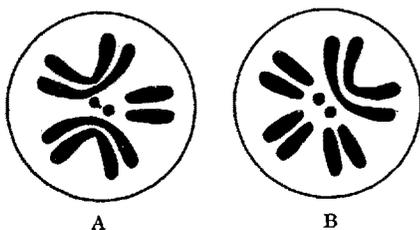


Fig. 9. Les homologues entre «bras» chromosomiques, telles que les révèlent l'étude des gènes à effet phénotypique analogue: A) *Drosophila melanogaster* ♀; B) *Drosophila pseudoobscura* ♀. Schémas établis d'après les résultats de STURTEVANT et TAN (1937). Les bras homologues occupent des positions géométriques semblables.

*Dr. melanogaster*, soit, en moyenne 5 facteurs par bras. Et, c'est là la constatation essentielle, si, chez *Dr. pseudoobscura* nous trouvons dans un même bras les gènes A, B, C, D, E, ces cinq gènes se retrouveront dans un même bras de *Dr. melanogaster*! Certes les rapports spatiaux ne sont plus les mêmes, mais, visiblement, la sélection n'a laissé filtrer que les inversions, le rôle des translocations apparaît comme nul! Cette remarquable découverte, généralisée encore par l'analyse de

*Dr. affinis*, donne un regain d'intérêt aux recherches de cytologie comparée morphologique, en tendant à prouver que les bras, c'est-à-dire les chromosomes en bâtonnets, sont fondamentalement homologues dans un groupe donné, qu'ils renferment les mêmes gènes (ou leurs allèles apparus par mutation), et qu'ils sont, ces bras, doués d'une surprenante autonomie relative, fait qui ressort encore de l'étude de l'interférence, laquelle, comme on le sait, ne s'étend pas, normalement, au delà du centromère (WANNER, 1945).

Bien entendu, je ne prétends pas affirmer, je l'ai déjà dit, que seul interviennent les processus robertsoniens: MILLER (1939), comparant *Dr. algonquin* avec *Dr. azteca*, a montré que des deux espèces diffèrent par une série d'inversions, et que, dans l'autosome B, il existe une inversion dyscentrique (péricentrique de WHITE) ayant pour effet, comme le montre la figure 10, de transformer un chromosome en V en un chromosome en J, mécanisme qui peut faire comprendre l'origine des atélomitiques non-robertsoniens. Ce que j'espère avoir montré ici c'est la réalité de la théorie de ROBERTSON

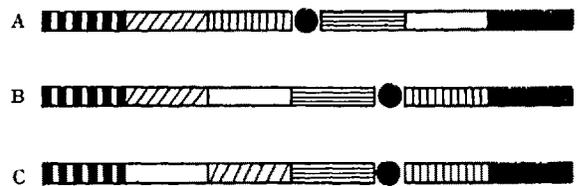


Fig. 10. Déplacement de la position du centromère de l'autosome B, chez *Drosophila algonquin*, par rapport à *Drosophila azteca*: A) type standard; B) après inversion dyscentrique hypothétique; C) après double inversion. Schémas établis d'après les résultats de MILLER (1939). Les divers segments qui ont pu être suivis sont représentés de manières différentes; le centromère est figuré par un cercle.

(ce qui entraîne une réhabilitation des recherches purement morphologiques de cytologie comparée) et, peut être, la surestimation en laquelle on a tenu les phénomènes de translocations, qui, très importants chez les mutations chromosomiques obtenues expérimentalement, n'ont probablement pas joué dans l'évolution chromosomiale le rôle fondamental qu'on leur a confié.

### 3. L'arrangement des chromosomes à la métaphase

La comparaison des formules chromosomiales métaphasiques ne peut être entreprise avec fruit que si nous connaissons les règles qui président à l'arrangement des chromosomes dans la plaque équatoriale. Le précieux travail de MAYER (1879) est demeuré peu connu malgré que CANNON (1923) et KUWADA (1929) en aient vérifié et étendu les conclusions. MAYER a montré que si nous piquons des aiguilles aimantées dans de petits flotteurs et que nous faisons en sorte que ces aiguilles soient verticales (pôle sud en haut) par rapport à la surface de l'eau sur laquelle nous les abandonnons, nous pouvons alors, en plaçant un aimant au dessus du liquide

(pôle nord en bas), observer que nos flotteurs vont se disposer en formant exactement le type de constellation que révèle une plaque équatoriale ayant un nombre de chromosomes égal à celui de nos flotteurs! Je reproduis ici les principales configurations observées par MAYER (fig. 11).

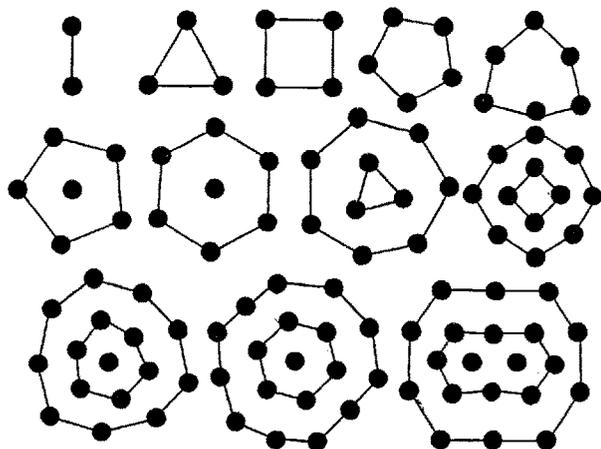


Fig. 11. Constellations d'aimants flottants observées par MAYER (1879): les types 2, 3, 4, 5, 6, 6, 7, 10, 12, 16, 18, 20.

L'identité du modèle magnétique et de la figure naturelle est d'autant plus facile à constater que les conditions chromosomiques sont plus simples; chez les Hémiptères hétéroptères où, le plus souvent, les chromosomes auxocytaires sont égaux entre eux par la forme et le volume, l'observation des cinèses révèle, pour peu que la fixation soit impeccable, les configurations mêmes décrites par MAYER. Lorsque nous avons affaire à des chromosomes de forme et de dimensions variées (ce qui est le cas général des Vertébrés), l'analyse est plus difficile et n'a pas été entreprise par les auteurs précités. Mais mon élève R. BOVEY (inédit) a pu montrer que, dans ce cas aussi, nous obtenons des images de mitoses qui correspondent, dans leur disposition, à celles que la cellule révèle. C'est ainsi que chez beaucoup de Vertébrés la métaphase dessine une couronne périphérique de grands chromosomes encerclant un certain nombre de petits éléments (fig. 12, A), alors

que, dans d'autres cas, la couronne de macrochromosomes existe seule, le centre de la plaque demeurant vide (fuseau creux). Ces deux configurations ont été reproduites par BOVEY et répondent donc aux conditions mécaniques définies par MAYER: les chromosomes se repoussent mutuellement et sont placés dans un champ d'attraction dont les centrosomes figurent les pôles.

Remarquons encore que dans la fig. 12, B, un chromosome se trouve au centre de la plaque; il s'agit incontestablement d'un déplacement artificiel dû à la fixation ou au rasoir du microtome. Il est en effet très intéressant de voir que plus la fixation est parfaite, plus aussi la constellation réalisée s'identifie avec les schémas de MAYER. L'impression esthétique très vive que provoque la contemplation d'une mitose impeccablement conservée dérive certainement de ce que les règles géométriques de l'arrangement normal sont respectées. Pour tout cytologiste un peu entraîné, le moindre défaut de fixation se traduit au contraire par un pénible sentiment de désordre, qui provient, lui,



Fig. 12. Les grands chromosomes forment une couronne autour des éléments plus petits ou bien les petits éléments manquent: A) *Hy-nobius dunni* (d'après MAKINO, 1935); B) *Triton cristatus* (original).

dé la rupture des distances interchromosomiques normales et des déplacements par rapport au plan équatorial: 'Αει ὁ Θεος γεωμετρεῖ.

Nous pouvons aborder maintenant le problème de l'évolution de la formule chromosomiale chez les Vertébrés.

(La suite prochainement)

## Vorläufige Mitteilungen - Communications provisoires Comunicati provvisori - Brief reports

Für die vorläufigen Mitteilungen ist ausschließlich der Autor verantwortlich. - Les auteurs sont seuls responsables des opinions exprimées dans ces communications. - Per i comunicati provvisori è responsabile solo l'autore. - The Editors do not hold themselves responsible for the opinions expressed by their correspondents.

### Über die Wahrscheinlichkeit seltener Erscheinungen

Wenn ein Ereignis, wie etwa bei einem radioaktiven Vorgang, in zeitlich zufälliger Weise, aber mit festbleibender Wahrscheinlichkeit eintritt, so daß mit

einem bestimmten Mittelwert von  $\kappa$  Ereignissen in der Sekunde gerechnet werden kann, so ist die Wahrscheinlichkeit dafür, daß es in einem bestimmten Zeitintervall der Länge  $t$ , also zwischen  $t_0$  und  $t_0 + t$ , nicht eintritt, nach einer Formel von Poisson gleich  $e^{-\kappa t}$ .

Es sei nun die Wahrscheinlichkeit  $w(\kappa; t, T)$  dafür