TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET D'ANATOMIE COMPARÉE
UNIVERSITÉ DE LAUSANNE

Directeur: Prof. Robert MATTHEY

Démonstration de l'absence d'hétérochromosomes morphologiquement différenciés chez deux espèces de Sauriens:

Anguis fragilis L. et *Lacerta vivipara* Jacquin.

par

Alix MARGOT

Avec 78 figures dans le texte et la planche 5

SOMMAIRE:

Introduction	556
Historique	557
Matériel et technique	562
Observations personnelles	567
1. Les chromosomes de l'Orvet (<i>Anguis fragilis</i> L.)	
a) mâle adulte	567
b) divisions réductionnelles	577
c) embryon mâle	577
d) embryon femelle	578
e) stades préméiotiques	580
2. Les chromosomes du Léopard vivipare (<i>Lacerta vivipara</i> Jacquin)	
a) embryon avant la différenciation histologique des gonades	583
b) embryon mâle	583
c) embryon femelle	583
d) stades préméiotiques	588
La formule sexuelle des Reptiles	588
Conclusions	593
Auteurs cités	594

INTRODUCTION

Le sujet de ce travail me fut proposé par le professeur R. MATTHEY, après que celui-ci, en 1943, eût démontré l'inexistence de chromosomes sexuels morphologiquement décelables chez le Caméléon (*Chamaeleo vulgaris*, DAUD.).

MATTHEY, dans la conclusion de son travail, disait « qu'il était enclin à généraliser et à affirmer l'inexistence d'hétérochromosomes morphologiquement identifiables, non seulement chez le Caméléon, mais chez tous les Reptiles, et même chez tous les Vertébrés autres que les Mammifères ».

La justesse, ou, au contraire, l'inexactitude d'une affirmation de ce genre ne pourra être démontrée que par de nombreuses observations nouvelles. Le présent travail a pour but d'élucider la question chez deux de nos Reptiles indigènes, soit l'Orvet et le Lézard vivipare.

L'occasion était d'ailleurs heureuse de reprendre l'étude de la garniture chromosomique de l'Orvet mâle, puisque cet animal semblait, d'après les auteurs qui l'ont étudié jusqu'à maintenant, présenter un comportement aberrant et différent de celui des autres Reptiles.

Mes recherches ont été poursuivies au laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée de l'Université de Lausanne, d'avril 1943 à septembre 1945, sous la direction du professeur R. MATTHEY. Je tiens à remercier celui-ci d'une façon toute spéciale pour l'intérêt soutenu qu'il a témoigné à mon travail. Ses précieux conseils, dictés par sa longue expérience en matière d'études cytologiques, m'ont été d'un grand secours.

Je remercie aussi tous ceux qui, d'une façon ou d'une autre, m'ont permis de mener à chef mes recherches, en particulier le Dr J. DE BEAUMONT, conservateur au Musée zoologique, et M. A. GUÉNIN, assistant au Laboratoire, dont les suggestions m'ont souvent été précieuses.

HISTORIQUE

Pour un historique détaillé de nos connaissances sur les chromosomes des Reptiles, je renvoie le lecteur aux travaux de MATTHEY (1931, 1933, 1939).

Je me contenterai de rappeler ici que, jusque vers 1928, le groupe des Reptiles n'avait fait l'objet que d'un très petit nombre de mémoires, ceux de A. DALCQ et de Th. PAINTER étant de beaucoup les plus significatifs.

PAINTER (1921) établit les formules de quelques *Tejidae* et *Iguanidae*; il remarque la présence de macrochromosomes et de microchromosomes et décrit une hétérogamétie du type **X-X** « compound ».

DALCQ (1921) publie un important mémoire sur la spermatogénèse d'*Anguis fragilis*. Le chapitre qui nous intéresse plus particulièrement concerne la lignée spermatogénétique typique, alors que nous laisserons de côté les parties traitant de la lignée spermatogénétique atypique et du cycle sexuel. C'est donc dans le deuxième chapitre que nous trouvons des précisions sur le comportement chromosomique normal de l'Orvet mâle. Voici, en résumé, les principales constatations de DALCQ à ce sujet:

Les plaques équatoriales spermatogoniales montrent une couronne de grands chromosomes — macrochromosomes ou macrosomes — entourant de petits éléments — microchromosomes ou microsomes. Ceux-ci, au nombre d'une vingtaine (probablement 24), ayant l'aspect de granules, ne sont pas assez grands pour autoriser une analyse morphologique, qui est donc limitée aux macrochromosomes; au nombre de 19, ceux-ci peuvent être classés comme suit: une première paire formée de deux « bâtonnets » très longs, un peu recourbés, une deuxième composée de deux grands **V** à sommet proximal; puis viennent deux « bâtonnets » moyens, à extrémité proximale recourbée en crochet, deux chromosomes en forme de petit **V**, et, enfin, onze chromosomes de taille régulièrement décroissante qu'il serait arbitraire de grouper par couples, et ceci d'autant plus que le nombre total des chromosomes est impair.

Dans une note parue en 1920, DALCQ donnait un arrangement

un peu différent que je tiens à rappeler ici: « une paire de grands éléments en **V**, une paire d'éléments en **V** plus petits, une paire d'éléments à extrémité recourbée en crochet, puis une série de douze bâtonnets de taille variable, enfin, un chromosome plus long que tous les autres, très légèrement recourbé, et se détachant nettement dans la couronne des macrosomes ». A ce moment-là, le cytologiste belge estimait que le grand élément représente un hétérochromosome **X-O**.

En 1921, dans son travail définitif, DALCQ abandonne sa manière de voir de 1920: « Nous nous sommes rendu compte que si l'un des grands chromosomes fait souvent fortement saillie en dehors de la couronne équatoriale, c'est là simplement un effet du hasard; en réalité ce chromosome a son comparse, et c'est sa situation excentrique qui nous avait induit en erreur. Dans ces conditions, il n'est plus possible de préciser quel est, dans les spermatogonies, l'hétérochromosome; il est vraisemblablement représenté par un des bâtonnets de longueur moyenne. » Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de ces deux opinions différentes.

Je continue à citer DALCQ: dans sa note de 1920, il dit que, durant les stades préméiotiques, « on voit, dans la majorité des noyaux, un corps unique, fortement chromatique, généralement de forme allongée. Ce corps a été considéré comme l'hétérochromosome par la plupart des auteurs qui ont observé, chez d'autres espèces, des aspects similaires ».

A la diacinèse, tandis qu'on aperçoit des boucles, des torsades, on ne peut plus reconnaître l'hétérochromosome. « La plaque équatoriale de la première division de maturation se compose de 12 microsomes et de 10 macrosomes: un chromosome très long, un grand **V**, un petit **V**, et 7 bâtonnets de taille décroissante. A l'anaphase, un des macrosomes (et il semble bien que ce soit le grand élément de la plaque équatoriale) se porte en vedette vers l'un des pôles, et l'étude des plaques télophasiques montre qu'il passe tout entier dans une des deux cellules-filles. Effectivement, lorsque les spermatocytes de second ordre entrent en mitose, il est aisé de constater qu'ils se répartissent d'après leur formule chromosomiale en deux groupes: les uns ont, outre les 12 microsomes, un grand **V**, un petit **V** et 7 bâtonnets de taille moyenne; les autres possèdent en plus de cet assortiment l'hétérochromosome, reconnaissable à sa grande taille. »

En 1921, dans son mémoire définitif, DALCQ a quelque peu modifié sa manière de voir. Il remarque, entre autres, à la diacynèse, outre les tétrades en boucles et en anneaux « un chromosome en bâtonnet, non dédoublé », l'hétérochromosome. Puis, dans la plaque équatoriale de la première division réductionnelle, après avoir observé l'analogie de forme entre les quatre plus grandes tétrades et les huit plus grands macrosomes goniaux, DALCQ ajoute: « il est vraisemblable que l'un des six bâtonnets de taille moyenne est l'hétérochromosome, mais rien ne permet de le distinguer des autres ».

A l'anaphase de cette première cinèse, il y aurait un chromosome-vedette, de volume correspondant à la taille d'un bâtonnet de taille moyenne, mais DALCQ émet cette constatation avec réserve. A la télophase de la première division, l'une des plaques possède 10 chromosomes et l'autre 9 seulement. Un des chromosomes de la plaque équatoriale ne s'est donc pas clivé. « Dès ce moment, il existe donc un véritable dimorphisme des préspermatides » — d'où découle logiquement le dimorphisme des spermatides: les unes à 9 chromosomes, les autres à 10, dont l'hétérochromosome.

En résumé, DALCQ justifie donc l'existence d'un hétérochromosome (**X-O**) en donnant les arguments suivants:

1. *Arguments numériques.*

Nombre de chromosomes à la métaphase spermatogoniale:	19
Nombre de chromosomes à la métaphase auxocytaire:	10
Nombres de chromosomes dans les plaques télophasiques de la première cinèse de maturation:	9 ou 10
Nombre de chromosomes dans les préspermatides:	9 ou 10

2. *Arguments de probabilité.*

Présence dans les noyaux en voie de maturation d'un corps allongé fortement basophile.

Existence, à l'anaphase de la première cinèse de maturation, d'un chromosome-vedette.

Comme DALCQ et PAINTER en arrivaient tous deux à la conception d'une hétérogamétie mâle, F. SCHRADER pouvait écrire en 1928: « Taking the group as a whole, the evidence seems clear

that the males are heterogametic and not the females (as in the birds), although it still seems desirable that the behavior of the microchromosomes be studied more exactly. »

Ces lignes étaient à peine publiées qu'elles étaient déjà caduques: dès 1927, K. NAKAMURA, bientôt suivi par R. MATTHEY, utilisait pour la fixation des chromosomes de Reptiles, la méthode que MINOUCHI venait de mettre au point pour les Mammifères. Le succès des fixateurs type FLEMMING ou CHAMPY, débarrassés de l'acide acétique, fut d'emblée éclatant: en peu d'années, la formule chromosomiale de plus de soixante espèces de Reptiles fut établie par NAKAMURA (1927-1935) et par MATTHEY (1928-1933) avec une précision que les anciennes techniques ne pouvaient donner. Ces études, limitées au sexe mâle, permettaient de conclure à l'homogamétie de ce sexe, attestée par le nombre diploïde pair et par l'existence de couples synaptiques homomorphes, chez la presque totalité des espèces étudiées. Quelques cas, d'interprétation un peu plus délicate, et suggérant, en première approximation, un mécanisme digamétique, peuvent être, comme nous le verrons, ramenés au schéma général. Dans ce but, il est nécessaire d'examiner d'un peu plus près le mémoire que MATTHEY publia en 1931 sur les chromosomes des Reptiles.

Dans les pages de la première partie est successivement étudié le comportement chromosomique d'une trentaine d'espèces (Chéloniens, Autosauriens, Ophidiens): à l'exception de deux genres de la famille des *Anguidae*, tous ces animaux présentent un nombre pair de chromosomes, variant entre 24 (Caméléon) et 50-60 (Chéloniens).

Ce qui nous intéresse particulièrement ici, ce sont les observations relatives aux *Anguidae*.

MATTHEY remarque de prime abord que les Sauriens de cette famille ont souvent un comportement chromosomique aberrant. Voici l'essentiel de ses constatations:

Pseudopus apus: 20 macrochromosomes (4 **V**, 16 **I**) entourant 24 microchromosomes. L'une des paires de **V** n'est pas constamment identifiable. Chez un même individu, il pourrait exister des cellules à 4 **V**, d'autres à 2 **V**.

Ophisaurus ventralis: 20 macrosomes (dont 4 **V** toujours identifiables) + 10 microsomes (dont deux relativement grands). Certaines figures ne présentent que 19 macrosomes, bien qu'elles soient parfaitement claires.

Gerrhonotus kingi et *Gerrhonotus scincicauda*: 21 macrosomes + 24 microsomes. L'élément sans associé synaptique est un V. Serait-ce un hétérochromosome ? Les cinèses réductionnelles étant absentes dans le matériel restreint dont MATTHEY disposait, la question ne put être résolue — par la négative — que deux ans plus tard (MATTHEY, 1933). En effet, les observations recueillies sur un matériel plus abondant montrent clairement qu'il doit exister deux races de *Gerrhonotus scincicauda*, l'une avec 20 chromosomes dont 2 V, l'autre à 22 éléments télocentriques. Les individus à 1 V sont très probablement des hybrides de ces deux races. En tout cas, les cinèses réductionnelles montrent avec une clarté parfaite une grande tétrade en V. Le chromosome médio-centrique unique, observé en 1931, est donc l'homologue, soit d'un V semblable (race à 20 chromosomes), soit de deux éléments télocentriques issus de la « fragmentation » de celui-ci (race à 22 chromosomes).

Anguis fragilis: l'assortiment chromosomal correspond à celui décrit par DALCQ en 1921 et le nombre diploïde est de: 19 macrosomes + 24 microsomes. Quel est l'élément impair ? Est-ce un hétérochromosome ? A la métaphase de la première cinèse réductionnelle, il y a 12 microtétrades + 10 éléments volumineux qui tous sont des tétrades, contrairement à ce que DALCQ avait cru voir. Au cours de l'anaphase de la première cinèse réductionnelle, 10 macrodyades passent à chaque pôle et se correspondent deux à deux, ce qui laisse présumer l'existence d'un partenaire pour le chromosome gonial impair. Les deuxième cinèses réductionnelles montrent dans tous les cas 10 macrosomes + 12 microsomes, et MATTHEY affirme que les spermatides sont toutes identiques. Cet auteur tente alors d'esquisser une explication de ce comportement aberrant: considérant l'assortiment des chromosomes goniaux, MATTHEY voit, de même que DALCQ en 1920, un chromosome « plus long que tous les autres », mais il explique cet excès de longueur de la façon suivante: pendant les cinèses diploïdes, l'un des deux plus petits macrosomes serait soudé à l'extrémité de l'un des deux plus grands; au cours de la méiose, ce petit élément se détache de son hôte et retrouve son associé synaptique pour former avec lui une tétrade qui va se diviser normalement. Ainsi, le nombre diploïde réel de l'Orvet mâle serait de 20 macrosomes, et cet animal ne serait pas une exception au principe de l'homo-

gamétie mâle des Reptiles. Le nombre diploïde impair est cependant bizarre et nous verrons plus bas que l'explication proposée par MATTHEY en 1931 n'est pas admissible.

Les travaux de R. KEENAN (1932) sur *Hatteria*, de P. RISLEY (1936) sur une Tortue, et enfin ceux de K. OGUMA (1934, 1937) sur un Saurien et un Chélonien, ont confirmé la monogamétie cytologique des Reptiles mâles. OGUMA, dans les deux travaux précités, estime même avoir réalisé la démonstration de la digamétie femelle, corollaire de la monogamétie mâle définitivement établie: chez *Lacerta vivipara* JACQ. (1934), l'auteur japonais donne les nombres diploïdes suivants: $2N = 36$ chez le mâle et $2N = 35$ chez la femelle. Ces formules peuvent être alors exprimées de la façon suivante: $2N = 34 + \mathbf{ZZ}$; : $2N = 34 + \mathbf{Z}$. Le complexe **ZZ** formerait la dixième paire de l'alignement chromosomique. Chez *Amyda japonica* TEM. et SCHL. (1937), le nombre diploïde est de 64 pour le mâle et de 63 pour la femelle, les chromosomes **Z** composant probablement la seizième paire de la sériation chromosomique. Les conclusions d'OGUMA semblent donc prouver une hétérogamétie femelle du type **X-O**.

Mais MATTHEY (1943), étudiant *Chamaeleo vulgaris* DAUD., où les conditions cytologiques sont très favorables, affirme que les garnitures chromosomiques mâle et femelle sont identiques, que les chromosomes sexuels ne peuvent être déterminés morphologiquement.

Il était donc tout indiqué de reprendre la question chez le Léopard vivipare. Le choix de l'Orvet s'imposait d'autre part, puisque son nombre diploïde de macrochromosomes était, depuis DALCQ (1921), décrit comme impair et que ce point demeurerait obscur. Je passe donc aux résultats de mes recherches personnelles.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Presque tous les Léopards vivipares utilisés ont été récoltés aux Pléiades sur Vevey (altitude 1350 m.), tandis que les Orvets me sont parvenus de Schaffhouse et de différentes parties du canton de Vaud.

En vue d'élucider le problème de la formule chromosomiale

chez l'Orvet mâle, j'ai utilisé des individus fixés en avril 1943 et 1944 (cinèses réductionnelles), en juin et juillet 1943 et 1944 (cinèses spermatogoniales). Si les divisions de maturation sont, dans mon matériel, fréquentes et généralement bien fixées, il n'en est pas de même des cinèses diploïdes; cependant, grâce à de très nombreuses préparations, j'ai obtenu une quantité suffisante de métaphases spermatogoniales parfaitement conservées.

Je n'ai pas étudié de Lézards mâles adultes, puisque leur comportement chromosomique est parfaitement connu (OGUMA, 1934).

Dans la mesure du possible, j'ai fixé les animaux le jour même ou le lendemain de leur capture. Mais j'en ai aussi gardé un certain nombre en captivité: les Orvets, installés dans une grande cage au soleil, pouvaient creuser leurs galeries dans une bonne couche de terre et de mottes d'herbe arrosées chaque jour; je les ai nourris de vers de terre qui représentent leur nourriture préférée. Les Lézards, essentiellement des femelles portantes, vivaient dans de petites cages et pouvaient s'abriter dans un peu de terre, sous des pierres ou de la mousse. Leur nourriture se composait de Criquets, Vers de farine et petits Insectes. Je n'ai jamais négligé de fournir de l'eau aux animaux qui ont très bien supporté leur captivité.

On sait que chez les femelles adultes de Reptiles, il n'est plus possible de trouver des mitoses dans l'ovaire. Il est donc nécessaire de recourir à d'autres procédés: OGUMA (1934), recommandant d'utiliser comme matériel le nouveau-né ou encore le jeune quelques jours après ou quelques jours avant la naissance, je me suis efforcée, en 1943, de répéter ses observations chez l'Orvet et le Lézard. Le professeur MATTHEY m'avait avertie que ses propres essais dans cette direction, essais repris pendant plusieurs années, ne lui avaient jamais donné de résultats positifs. En dépit de la fixation d'un abondant matériel (70 Lézards et une vingtaine d'Orvets nouveau-nés), je ne découvris qu'un nombre infime de ces divisions, lesquelles n'étaient d'ailleurs pas utilisables. De toute évidence, le moment était trop tardif: les ovaires de ces Sauriens frais éclos montrent déjà de nombreux noyaux pachytènes et l'on peut supposer que la période des divisions goniales est pratiquement révolue; ceci est encore confirmé par l'étude de jeunes femelles (âgées de quelques semaines) où l'absence de cinèses

diploïdes est de règle. C'est d'ailleurs à ces conclusions que MATTHEY était arrivé. D'autres espèces, *Lacerta agilis*, *Lacerta muralis*, ne m'ont pas procuré de meilleurs résultats. Il importait donc en 1944 et 1945 de faire d'autres essais en vue d'obtenir de bonnes mitoses femelles.

A cette fin, lors de son travail sur le Caméléon, MATTHEY (1943) injecta à de jeunes femelles une certaine dose d'un extrait préhypophysaire et les animaux traités lui montrèrent un grand nombre de cinèses folliculaires. MATTHEY lui-même remarque qu'il n'est pas certain que ce résultat soit dû au traitement, mais il était tentant de reprendre ces essais.

En avril 1944, j'ai injecté une certaine dose d'extrait anthypophysaire à quatre jeunes Orvets; à la dissection, ceux-ci se révélèrent malheureusement être tous des mâles.

En avril 1944 et 1945, je fis subir un traitement identique à quelques jeunes femelles de *Lacerta agilis* et de *Lacerta muralis*, mais je n'obtins que des insuccès. Comme il était difficile de se procurer des hypophyses de Bovidés, j'ai essayé encore une autre méthode, en injectant cette fois un extrait de prolans urinaires (méthode de LOISY) aux jeunes Reptiles. De nombreuses tentatives, poursuivies en mai et juin 1944, demeurèrent totalement inefficaces. Je donnerai quelques détails sur ces expériences, qui, bien que négatives, peuvent être utiles comme point de départ pour des recherches d'ordre posologique:

a) *Orvets*. Trois séries d'injections sous-cutanées:

I. 12-14 mai 1944. Extrait aqueux, préparé de telle sorte que 2 cc. de la solution renferment les hormones contenues dans 0,2 cc. d'**U.F.E.**

	Poids	Dose totale injectée en 3 jours
♀ 1:	11 g.	2,2 cc.
♀ 2:	6 g.	1,2 cc.

II. 23-25 mai 1944. Extrait plus concentré: 2 cc. de la solution renferment les hormones contenues dans 1,5 cc. d'**U.F.E.**

4 ♀, pesant de 1-7 g., reçoivent en 3 jours une dose totale de 0,3 cc. à 1,4 cc.

- III. 5-7 juin 1944. Extrait aqueux encore plus concentré, 1 cc. de celui-ci correspondant à 1 cc d'U.F.E.
4 ♀, pesant de 5-7 g., reçoivent chacune en 3 jours une dose totale de 1,5 cc.

b) *Lézards*. En mai 1944, j'ai traité deux jeunes femelles de *Lacerta muralis*, suivant la méthode ci-dessus.

Les animaux ont toujours été fixés le 4^e jour. En aucun cas, je n'ai pu mettre en évidence la moindre stimulation mitotique. Il semble donc que ces Reptiles soient très peu sensibles aux prolans hypophysaires et urinaires. Plutôt que de gâcher un matériel, sinon rare, du moins difficile à trouver, j'ai préféré me lancer dans une autre voie, qui se révéla enfin être celle du succès.

En 1944, chez l'Orvet, et en 1945, chez le Lézard vivipare, j'ai fait porter mon étude sur des embryons de tout âge. D'une part, à l'instar de MATTHEY chez le Caméléon, je pouvais espérer trouver de bonnes cinèses somatiques chez de tout jeunes embryons (en particulier dans les blastodermes), ce qui me donnerait une indication, sinon une preuve, sur le nombre des chromosomes des deux sexes. L'inconvénient de cette méthode est évidemment le fait que le sexe des animaux demeure inconnu. D'autre part, en suivant le développement des glandes sexuelles, je devais finir par découvrir le moment propice où se produisent les cinèses ovogoniales.

Chez les tout jeunes embryons d'Orvet, les cinèses somatiques, relativement rares, étaient en général médiocrement fixées. Par contre, chez les embryons de 50-70 mm. de longueur totale (environ 2-3 semaines avant la naissance), les gonades histologiquement différenciées (Pl. 5, fig. 1 et 2), me fournirent d'excellentes métaphases — quoiqu'en petit nombre — soit spermatogoniales, soit ovogoniales.

Les embryons de Lézard sont un matériel moins favorable à l'étude cytologique. Je parvins cependant à mettre en évidence quelques métaphases goniales bien fixées, chez des embryons de 30-40 mm. de longueur totale (environ 10-15 jours avant la naissance). J'ai obtenu aussi quelques cinèses somatiques utilisables chez des embryons de 2-4 mm. de longueur totale.

Afin de ne pas sacrifier inutilement mon précieux matériel de femelles portantes de *Lacerta vivipara*, je recourus à la technique

opératoire de castration publiée par MATTHEY (1929) et REGAMEY (1935), mais en l'utilisant à des fins exploratrices. La femelle endormie, j'incisais son flanc gauche, prélevais de l'oviducte un embryon que je fixais; j'obtenais ainsi une indication exacte sur le stade embryonnaire atteint et je pouvais recoudre la mère et la conserver jusqu'à ce que les autres embryons fussent plus âgés. Cette technique m'a donné de bons résultats, l'intervention étant parfaitement tolérée.

Parallèlement à mes recherches chez *Lacerta vivipara*, j'en poursuivis d'analogues chez *Lacerta muralis*. Je construisis une simple couveuse (cf. ROLLINAT) me permettant d'élever les œufs de ce Reptile. Cette méthode d'élevage s'avéra excellente, mais je ne suis pas arrivée à des résultats concluants, les très rares cinèses observées ne se présentant jamais d'une manière favorable à la numération et à l'analyse; la probabilité d'obtenir des mitoses correctement fixées et orientées est en effet si faible qu'il faudrait étudier un nombre énorme de sujets.

Technique histologique : comme MATTHEY et NAKAMURA, j'ai utilisé pour la fixation le liquide de FLEMMING sans acide acétique, parfois celui de CHAMPY. J'ai coloré mes coupes par la méthode de HEIDENHAIN. J'ai également utilisé la coloration de FEULGEN pour certaines sections d'embryon, mais l'hématoxyline m'a donné des résultats plus satisfaisants.

Illustration : Les dessins ont été effectués à la chambre claire (objectif immersion 1/12^e, oculaire compensateur $\times 20$, tube tiré à 160 mm., papier au niveau de la table), sur un papier quadrillé à 4 mm. L'esquisse est reportée sur un papier quadrillé à 8 mm. : l'agrandissement est alors de 7000 fois environ. Les dessins ont été terminés par la méthode du pointillé à l'encre de Chine. La reproduction, réduisant les dessins d'un quart, les amène à un agrandissement final de 5200 fois environ.

Les photographies ont été prises selon la technique indiquée par MATTHEY (1943).

OBSERVATIONS PERSONNELLES

1. LES CHROMOSOMES DE L'ORVET (*Anguis fragilis* L.).

a) Mâle adulte.

Voyons maintenant les questions qui se sont posées à mon esprit, tandis que j'étudiai à nouveau le comportement chromosomique de l'Orvet mâle: les cinèses goniales n'ont-elles vraiment que 19 macrochromosomes? Si oui, l'explication qu'a donnée MATTHEY de cette irrégularité est-elle exacte? Trouve-t-on dans

FIG. 1-2.

Métaphases spermatogoniales dans le testicule d'Orvets adultes.
20 macrosomes. $\times 5200$.

les divisions des phénomènes analogues à ceux qui ont été analysés chez le *Gerrhonotus*: scission de un ou plusieurs V (ce qui, dans le cas particulier, ne nous aiderait pas à résoudre la question du nombre impair)? Quelle est la précision atteinte dans les observations de DALCQ et dans celles de MATTHEY (stades préméiotiques, divisions réductionnelles)?

Pour résoudre ces questions de façon aussi satisfaisante que possible, il était indispensable de trouver un grand nombre de cinèses et de ne s'arrêter qu'à celles ne présentant aucun doute quant à la numération des chromosomes. C'est ce que j'ai tenté de faire dans la phase initiale de mes recherches.

La première plaque métaphasique vraiment bien étalée que j'ai étudiée est représentée à la figure 1 et à la Pl. 5, fig. 7. Sans aucune hésitation — ainsi que le professeur MATTHEY — j'ai numéré

FIG. 3-5.

Métaphases spermatogoniales dans le testicule d'Orvets adultes.
20 macrosomes. $\times 5200$.

20 macrosomes et 24 microsomes; mais, si les 2 grands V sont identifiables au premier coup d'œil, il n'en est pas de même des

petits V, puisqu'un seul d'entre eux est visible. J'ai naturellement supposé alors que cette plaque était une exception, qu'un des

FIG. 6-10.

Métaphases spermatogoniales dans le testicule d'Orvets adultes.
20 macromosomes. $\times 5200$.

petits **V** s'était rompu transversalement à l'apex, donnant ainsi 2 « bâtonnets ».

Mais, à mesure que progressait mon enquête, je me suis aperçu que la plupart des plaques métaphasiques de fixation impeccable présentaient, elles aussi, 20 macrosomes, sans que le nombre des **V** en fût diminué pour autant (fig. 2-8; Pl. 5, fig. 8-10). Par contre de même que la figure 1, les figures 9 et 10 témoignent de l'absence d'un petit **V**. On ne peut pourtant pas reprocher à ces plaques une mauvaise fixation; elles sont aussi bien étalées et tout aussi claires que les autres. Le petit **V** est-il susceptible d'avoir un attachement tantôt médian, tantôt terminal? L'explication ne paraît plus admissible, et le cas du *Pseudopus*, comme celui de l'Orvet, semble prouver que l'influence de la fixation sur de petits chromosomes en **V** peut altérer leur morphologie jusqu'à la rendre méconnaissable. Le cas ne paraît pas isolé: MATTHEY (1939), analysant les figures que WHITE a consacrées aux chromosomes de la Poule, montre que la présence d'une paire de petits **V** est très inconstante. Inversement, dans des recherches encore inédites, poursuivies dans notre laboratoire, GUÉNIN montre que le Rat possède de nombreux éléments en **V**, alors que ceux-ci n'ont été vus ni par MINOUCHI (1927), ni par OGUMA (1937), ni par KOLLER et DARLINGTON (1934), ni par MATTHEY (1936, 1938).

Dans les premières cinèses réductionnelles, au contraire, la tétrade formée par les petits **V** apparaît régulièrement: ceci prouve bien que les éléments existent constamment, alors même que la fixation modifie la physionomie goniale.

La plupart des figures montrent donc, non pas 19, mais 20 macrosomes. Cependant, outre ces nombreuses métaphases à 20 grands chromosomes, j'en ai trouvé quelques-unes à 19 éléments. J'ai dessiné celles qui me paraissaient les plus claires. A première vue, voici ce qu'on en peut dire: les figures 11 et 12 ne témoignent pas d'une fixation parfaite; dans la figure 13 (Pl. 5, fig. 11), l'élément très large, placé en a), pourrait très bien être formé de 2 chromosomes, mais je n'ai pas réussi à éclaircir ce point de façon définitive. Enfin, les figures 14, 15, 16 (Pl. 5, fig. 12), représentent des métaphases apparemment aussi bien fixées que celles à 20 macrosomes. Dans la figure 14, en a), il est permis de supposer « l'arrachement » d'un chromosome hors de la plaque... je n'en ai pas trouvé la preuve dans les coupes voisines, car aux endroits corres-

pondants se trouvent de nombreuses autres cinèses plus ou moins mal fixées, et il est difficile de savoir si un élément s'est égaré parmi elles. En définitive, des 6 plaques mentionnées, il n'en reste

FIG. 11-16.

Métaphases spermatogoniales dans le testicule d'Orvets adultes.
19 macosomes. $\times 5200$.

que deux dont on puisse dire avec certitude qu'elles ont 19 macrosomes seulement (fig. 15 et 16).

Notons en passant qu'une ou deux de ces plaques à 19 ne

FIG. 17-22.

Assortiments chromosomiques provenant de cinèses spermatogoniales chez des Orvets adultes. 20 macrosomes.

possèdent, elles aussi, qu'un seul petit V, et que, dans le même individu, j'ai trouvé des cinèses à 19 à côté d'autres à 20 chromosomes.

FIG. 23-28.

Assortiments chromosomiques provenant de cinèses spermatogoniales chez des Orvets adultes. 19 macrosomes.

Au moyen de caryogrammes, j'ai tenté de définir quelle est la différence entre les cinèses à 19 et celles à 20 macrosomes: les figures 17-22 montrent l'appariement des chromosomes de 6 cinèses à 20 éléments et les figures 23-28 celui des chromosomes de 6 divisions à 19 éléments (les caryogrammes représentés aux figures 23 et 24 correspondent aux métaphases des figures 15 et 16). En examinant ces 6 dernières séries chromosomiales, on remarque que les composants de la plus grande paire de bâtonnets ne varient pas entre eux dans de plus larges proportions que les chromosomes des autres paires. D'ailleurs, s'il arrive qu'un des partenaires soit un peu plus long que l'autre (dans la première ou la deuxième paire de bâtonnets), le second est en général plus gros, donc plus contracté que son associé. La différence de longueur entre les deux, en outre, est moindre que la taille du plus petit macrosome. Du reste, on ne peut dire quel est le chromosome manquant: l'appariement est arbitraire — tout au moins en ce qui concerne les dernières paires de bâtonnets très semblables entre eux — et l'absent peut tout aussi bien être le 17^e, le 18^e, le 19^e que le 20^e.

Il faut noter encore que cette petite différence de taille, observée parfois dans les figures 23-28, est aussi visible dans l'une ou l'autre des figures 17-22. Ainsi, en définitive, est-on forcé d'admettre que la seule différence entre les cinèses à 20 et celles à 19 macrosomes est, dans ces dernières, l'absence d'un élément.

J'en arrive finalement à l'idée que les cellules à 19 sont simplement aberrantes et que la variabilité, observée dans le décompte des chromosomes diploïdes, correspond soit à une variabilité réelle — et les cellules qui la présentent sont alors exclues de la lignée spermatogénétique normale —, soit à une erreur personnelle toujours possible dans les observations complexes. Dans la même famille des *Anguidae*, par exemple, MATTHEY a observé quelques cinèses à 19 macrosomes chez *Ophisaurus* qui, normalement, en a 20. Mais, en général, les cytologistes ne s'arrêtent pas à des observations isolées de ce genre et considèrent simplement, ou qu'ils se trompent, ou que la cellule est anormale.

De cette étude de cinèses adultes, je puis conclure que le nombre diploïde typique de l'Orvet mâle est: $2N = 20$ macrosomes + 24 microsomes.

FIG. 29-34.

Métaphases de la première cinèse réductionnelle dans le testicule d'Orvets adultes. $\times 5200$.

FIG. 35-40.

Assortiments chromosomiques (tétrades) provenant de premières cinèses réductionnelles chez des Orvets adultes.

b) Divisions réductionnelles.

Les figures 29 à 40 et les figures 13 et 14 de la planche 5 se rapportent aux meilleures métaphases I que j'ai rencontrées. Elles démontrent plus aisément que les mitoses diploïdes la sériation des macrochromosomes, et, d'autre part, la nature tétradique de tous les éléments.

On remarque en outre que la longueur des chromosomes est la même dans les chromosomes méiotiques et mitotiques, ce qui place l'Orvet, comme la plupart des Sauriens, dans une catégorie considérée par WICKBOM (1945) comme primitive, celle des Urodèles, où la spirale majeure ne se forme pas; enfin, la terminalisation des chiasmas est ici très graduelle, les chromosomes de la métaphase I montrent encore de nombreux chiasmas.

c) Embryon mâle.

L'étude des mâles adultes m'ayant donc amenée à la conviction que le nombre $2N$ est égal à 20, j'eus en été 1944, par l'étude de cinèses spermatogoniales embryonnaires, la démonstration éclatante de cette affirmation. La fi-

41

42

FIG. 41-42.
Métaphases spermatogoniales embryonnaires
chez l'Orvet. $\times 5200$.

gure 41 (Pl. 5, fig. 3) présente une clarté étonnante: comme chez le Caméléon au même stade (MATTHEY, 1942), les conditions d'analyse sont extraordinairement favorables; les chromosomes sont très longs et régulièrement espacés. Les épaissements apparents des chromosomes en certains endroits sont dûs sans doute à l'enroulement des chromatides. Les microsomes sont facilement dénombrables.

Je désirais beaucoup trouver une métaphase à 19 macrosomes chez un embryon, car, me disais-je, avec une figure analogue à

FIG. 43.

Métaphase spermatogoniale embryonnaire chez l'Orvet. $\times 5200$.

la figure 41, mais possédant 19 éléments seulement, il devait être possible d'éclaircir complètement le problème. Mais toutes les cinèses spermatogoniales embryonnaires me montrèrent 20 macrosomes. J'ai ainsi une preuve de plus que le nombre 20 est fondamental, et que le nombre 19 n'apparaît que secondairement et exceptionnellement.

Si nous comparons maintenant les caryogrammes d'embryons avec ceux des mâles adultes, nous constatons certaines différences (fig. 17-28 et 49-51). Les chromosomes embryonnaires, plus longs,

plus déliés, sont plus souples aussi que les chromosomes adultes, trapus, massifs et raides — d'où les courbes plus ou moins sinueuses des premiers et la rigidité des seconds. Cette différence est vraisemblablement en rapport avec le degré de spiralisation. En outre, dans plusieurs cas, les chromosomes embryonnaires, mieux fixés que les adultes, montreraient qu'un attachement, apparemment terminal chez les adultes, serait en réalité subterminal, ce qui est conforme aux idées actuelles.

d) Embryon femelle.

Cherchons maintenant à résoudre le second point qui nous occupe: quelle est la formule chromosomiale de la femelle: $2N + X-O$, $2N + X-Y$, ou bien est-il impossible de désigner des

hétérochromosomes ? Si nous pouvons répondre affirmativement à l'une ou l'autre des deux premières questions, nous ajouterons une confirmation à l'hypothèse, soutenue en particulier par OGUMA, de l'hétérogamétie femelle et de l'homogamétie mâle chez les Reptiles. Si, au contraire, la troisième question reçoit

44

45

46

FIG. 44-46.

Métaphases ovogoniales embryonnaires chez l'Orvet. $\times 5200$.

une réponse affirmative, nous donnerons raison à MATTHEY qui, en 1932 déjà, supposait que les hétérochromosomes n'étaient pas morphologiquement reconnaissables chez le mâle, et qui, dix ans plus tard, prouvait chez le Caméléon l'identité des garnitures chromosomiques mâle et femelle.

Les figures 44 à 48 et 52 à 56, ainsi que les photos 5 et 6 de la planche 5, permettent de répondre aux questions posées.

Les métaphases représentées, quoique moins bien étalées que celle de la figure 41, sont cependant suffisamment démonstratives :

47

48

FIG. 47-48.

Métaphases ovogoniales embryonnaires chez l'Orvet. $\times 5200$.

sans peine aucune, on peut y dénombrer 20 macrosomes, dont les 4 V, et 24 microsomes.

En comparant les assortiments chromosomiques (fig. 49-56), on n'observe pas plus de différences entre les paires correspondantes des caryogrammes mâle et femelle, qu'entre les paires de deux assortiments chromosomiques du même sexe. Il n'est en effet pas possible de déceler, par l'examen de ces figures, l'existence d'un hétérochromosome.

e) Stades préméiotiques.

J'ai examiné un certain nombre de spermatocytes primaires au stade pachytène, mais n'ai pas réussi à voir, avec certitude et constance, de « corps fortement basophile », autre que le nucléole,

FIG. 49-51.

Assortiments chromosomiques provenant de cinèses spermatogoniales embryonnaires chez l'Orvet.

FIG. 52.

Assortiment chromosomique provenant d'une cinèse ovogonale chez l'Orvet.

FIG. 53-56.

Assortiments chromosomiques provenant de cinèses ovogoniales embryonnaires chez l'Orvet.

à l'intérieur du noyau. Seuls les points d'entrecroisement des filaments pachytènes apparaissent plus noirs que le reste. Les observations de NAKAMURA, concluant à l'existence chez le mâle d'un bivalent spécial, cordiforme, et qui serait le couple **X-X**, n'ont pu être généralement confirmées. Une comparaison des noyaux pachytènes mâles et femelles n'aboutit pas non plus à mettre en évidence une différence entre les sexes. Le matériel est si peu favorable à l'analyse fine qu'il ne saurait, à mon sens, fournir un argument en faveur d'une dissymétrie méiotique chez les Reptiles étudiés.

2. LES CHROMOSOMES DU LÉZARD VIVIPARE (*Lacerta vivipara* Jacquin).

a) Embryon avant la différenciation histologique des gonades.

J'ai trouvé chez quelques-uns d'entre eux un certain nombre de cinèses somatiques bien fixées (fig. 57-62; Pl. 5, fig. 15), possédant chacune 36 chromosomes, de taille variable, tous télocentriques. Mais ceci n'est pas une preuve suffisante de l'homologie des garnitures chromosomiques mâle et femelle: en effet, les métaphases dessinées proviennent d'un nombre d'embryons trop restreint pour que la probabilité qu'elles appartiennent toutes à des individus du même sexe puisse être absolument écartée. Il est donc nécessaire d'étudier des gonades assez avancées pour que le sexe puisse être déterminé sans ambiguïté.

b) Embryon mâle.

J'ai dessiné quelques métaphases spermatogoniales et somatiques embryonnaires, afin de pouvoir comparer les garnitures chromosomiques mâle et femelle.

Les figures 63-67 et la photo 16, planche 5 nous montrent que le Lézard vivipare mâle possède 36 chromosomes télocentriques; il n'y a pas de microchromosomes. Je joins à cette documentation la figure 68 qui représente une métaphase spermatogoniale de mâle adulte.

c) Embryon femelle.

Des quatre métaphases ovogoniales que j'ai dessinées (fig. 69-72), les deux premières (fig. 69-70; Pl. 5, fig. 17-18) sont les mieux

fixées. Quoiqu'elles ne soient pas aussi bien étalées que celles des embryons mâles, on y dénombre aussi 36 éléments de taille régulièrement décroissante, tous télocentriques.

FIG. 57-62.

Métaphases somatiques embryonnaires (sexe indéterminé) chez le Lézard vivipare. $\times 5200$.

FIG. 63-65.

Métaphases spermatogoniales embryonnaires chez le Lézard vivipare. $\times 5200$.

FIG. 66.

Métaphase somatique embryonnaire mâle chez le Lézard vivipare. $\times 5200$.

FIG. 67.

Métaphase somatique embryonnaire mâle chez le Lézard vivipare. $\times 5200$.

FIG. 68.

Métaphase spermatogoniale dans le testicule d'un Lézard vivipare adulte.
 $\times 5200$.

FIG. 69-72.

Métaphases ovogoniales embryonnaires chez le Lézard vivipare. $\times 5200$.

FIG. 73-74. — Assortiments chromosomiques provenant de cinèses somatiques embryonnaires (sexe indéterminé) chez le Lézard vivipare.

FIG. 75-76. — Assortiments chromosomiques provenant de cinèses spermatogoniales embryonnaires chez le Lézard vivipare.

FIG. 77-78. — Assortiments chromosomiques provenant de cinèses ovogoniales embryonnaires chez le Lézard vivipare.

D'autre part, les caryogrammes (fig. 73-78) montrent que l'assortiment chromosomal est identique chez les embryons (sexe indéterminé), les mâles et les femelles. De nouveau, l'appariement figuré ne saurait être qu'approximatif, les tailles des chromosomes ne variant que très graduellement. Toutefois, on peut affirmer qu'aucun chromosome n'est morphologiquement différent des autres. Les courbures de certains éléments — qui ne sont pas constantes du tout — proviennent, comme chez l'Orvet, de la souplesse des chromosomes embryonnaires.

d) Stades préméiotiques.

J'ai examiné aussi des noyaux pachytènes mâles et femelles, mais ne puis que répéter ici ce que j'ai dit à propos de l'Orvet. Les conditions cytologiques sont insuffisamment favorables pour autoriser une conclusion formelle relative à une éventuelle et improbable dissymétrie méiotique.

LA FORMULE SEXUELLE DES REPTILES

Tâchons encore en quelques lignes de définir l'opinion successive des différents auteurs à ce sujet.

Première période : avant 1927. Nous avons déjà relevé que PAINTER, DALCQ et leurs prédécesseurs décrivaient l'hétérogamétie mâle chez les Reptiles. Je ne reparlerai ici que du travail de DALCQ, MATTHEY (31) ayant montré la faible valeur des travaux antérieurs.

L'auteur belge a donné un nombre diploïde impair pour l'Orvet. J'ai montré qu'il s'était trompé. Comment expliquer les conclusions erronées de DALCQ ? Je suppose que celui-ci était persuadé, en commençant son étude, de la présence d'un chromosome sexuel : ses prédécesseurs et contemporains décrivaient tous et certifiaient l'hétérogamétie mâle des Reptiles. Et DALCQ a en somme cédé à un principe d'autorité, son autorité propre déclenchant le même phénomène chez MATTHEY, dix ans plus tard. Il est tout à fait certain que DALCQ a eu quelques hésitations dans l'interprétation du comportement chromosomique de l'Orvet : les différences entre sa deuxième note de 1920 et son mémoire définitif de 1921 en sont le témoignage.

1° D'après la description de 1920, l'un des partenaires de la plus grande paire mentionnée en 1921 est le chromosome « plus long que tous les autres », mais le second semble être beaucoup plus petit, puisqu'il peut être apparié avec un des onze bâtonnets suivants (de taille passablement moindre que la grande paire de 1921). Or, ce chromosome est en réalité assez long pour qu'on puisse le reconnaître au premier examen. 2° Alors que, au début de ses recherches, DALCQ ne pouvait déterminer la présence de l'hétérochromosome au cours de la diacinèse, il le voit ensuite, bâtonnet non dédoublé et de longueur moyenne, accolé à la paroi du noyau. 3° Au commencement de l'anaphase de la première cinèse réductionnelle, le chromosome-vedette qu'il observe a la taille du plus grand bâtonnet, en 1920, et seulement d'un bâtonnet moyen, en 1921. 4° Enfin, tandis qu'en 1920, l'auteur n'observe le grand chromosome que dans la moitié des spermatocytes secondaires, en 1921, il constate son existence dans toutes les préspermatides.

Ces quelques faits, ainsi que les figures de DALCQ, montrent qu'il était loin de posséder une méthode de fixation aussi bonne que celle des cytologistes actuels; et l'on peut concevoir que l'auteur belge, parti d'un *a priori* théorique, a écarté les figures à 20 (qu'il n'a pu manquer de trouver) et conservé seulement celles à 19 chromosomes.

Deuxième période : de 1927 à 1934. Tous les auteurs constatent un nombre diploïde pair chez les mâles et supposent une paire d'hétérochromosomes isomorphiques dont le symbole est **X-X** ou **Z-Z**.

NAKAMURA ne réussit jamais à identifier cette paire de façon certaine dans les plaques équatoriales. Mais, chez plusieurs Serpents et Lézards, il décrit, dans les stades préméiotiques, un corps chromatique très coloré, un caryosome bivalent, qui évolue au cours de la maturation en une tétrade en forme de cœur, visible à la diacinèse, mais plus à la métaphase de la première division réductionnelle. NAKAMURA déduit de ces observations que le caryosome est formé par une paire de chromosomes sexuels, bâtonnets courts et de même forme, en hétéropycnose.

MATTHEY ne réussit pas davantage à mettre en évidence les hétérochromosomes, mais en 1931, il montre que DALCQ s'est trompé en attribuant au nombre diploïde impair de l'Orvet

une signification hétérochromosomique. Cependant, l'interprétation tentée alors par MATTHEY est, de l'aveu même de son auteur, extrêmement invraisemblable et incompatible avec les données cytologiques modernes. En reprenant l'étude d'*Anguis fragilis*, MATTHEY s'est laissé influencer — inconsciemment, sans doute — jusqu'à un certain point par les résultats et l'autorité de l'excellent chercheur belge. Mais, s'il m'a proposé de revoir le comportement chromosomique de l'Orvet, c'est bien parce que lui-même n'était pas du tout satisfait des solutions proposées jusqu'à ce jour. Ce fut par contre son mérite de démontrer, dès 1931, que tous les chromosomes de la métaphase I sont tétradiques et que leur division s'effectue d'une façon parfaitement symétrique. Les diasters de première cinèse figurés par cet auteur ne laissent aucun doute sur ce partage régulier de toutes les tétrades. Les arguments numériques que proposait DALCQ en faveur de l'existence d'une hétérogamétie mâle de type **X-O** se trouvent ainsi détruits. D'autre part, le deuxième argument de probabilité du même auteur se trouve aussi en mauvaise posture: MATTHEY, en effet, n'a pas remarqué de chromosome-vedette au début de l'anaphase de la première cinèse de maturation et montre que l'observation de DALCQ est due à la fixation médiocre de son matériel. Enfin, MATTHEY déclare que l'existence d'un corps allongé fortement basophile dans les noyaux préméiotiques peut représenter aussi bien les 2 **X** réunis qu'un **X** impair en hétéropycnose.

Troisième période: de 1934-1943. En 1934 paraît le mémoire d'OGUMA sur *Lacerta vivipara*, travail dans lequel cet auteur pense démontrer l'hétérogamétie femelle. Mes conclusions propres sont évidemment en contradiction avec celles de l'auteur japonais: 1^o Ni MATTHEY, ni moi-même n'avons réussi à trouver des cinèses chez les nouveau-nés et les embryons au stade décrit par OGUMA. 2^o Celui-ci dit que les cinèses spermatogoniales sont mieux fixées, plus démonstratives, chez le jeune mâle que chez l'embryon — j'ai observé l'inverse. 3^o Contrairement à OGUMA, j'ai montré que le mâle et la femelle ont même nombre et même assortiment chromosomiques.

Pour la critique détaillée des travaux d'OGUMA (1934 et 1937), je renvoie le lecteur au mémoire de MATTHEY (1943). J'ajouterai que le cytologiste japonais est, comme DALCQ, parti d'une idée

préconçue, ses études sur les Oiseaux sont bien typiques à ce sujet: en 1934, OGUMA est sûr de l'hétérogamétie femelle des Oiseaux; comme cette classe est très proche de celle des Reptiles, l'auteur japonais déduit que celle-ci doit présenter, elle aussi, une hétérogamétie femelle. Or MATTHEY, dans un exposé critique, a démontré en 1939, qu'en réalité on ne sait absolument rien sur le type de digamétie chez les Oiseaux, cytologiquement parlant — même si l'hétérogamétie femelle a été prouvée génétiquement dans cette classe.

En 1936, le travail de RISLEY, sur une Tortue, confirme une fois de plus l'homogamétie mâle et présuppose aussi l'hétérogamétie femelle. RISLEY n'a pas décrit de cinèses femelles; il semble cependant — comme le dit OGUMA en 1937 — que le stade choisi dans le développement embryonnaire dût être favorable à cette étude. Mais les petits chromosomes étant très nombreux chez les Tortues, il est probable qu'une comparaison entre les métaphases des deux sexes n'eût rien présenté de concluant. Cela d'autant plus que les figures de RISLEY ne sont pas très claires, même celles qui se rapportent aux mâles.

En 1937, OGUMA tente d'apporter une preuve supplémentaire de l'hétérogamétie femelle. Mais, ce chercheur choisit précisément, comme sujet d'étude, une Tortue, matériel hautement défavorable: aussi les doutes, conçus lors de l'examen du mémoire de 1934, ne font-ils qu'augmenter au lieu de disparaître.

Le dernier travail paru sur les chromosomes des Reptiles est celui de MATTHEY (1943). Avant de passer à la critique des conclusions d'OGUMA (1934, 1937), l'auteur relève dans l'introduction que les constatations de NAKAMURA au sujet d'un caryosome, puis d'une tétrade *heart-shaped* visible à la diacinèse « impliquent toujours une lacune, qui, à mon sens, leur enlève beaucoup de valeur: le passage du caryosome prédiacinétique à la métaphase I ne peut être observé directement et l'on peut se demander si ce corps ne disparaît pas lors de l'ultime évolution cytaire ». Il n'est donc pas possible, à l'heure actuelle, de savoir quelle valeur attacher aux observations de NAKAMURA.

Le matériel choisi par MATTHEY est des plus favorables: le Caméléon ne possède que 12 macrosomes et 12 microsomes. D'autre part, les belles planches accompagnant le mémoire ne peuvent nous laisser un doute quelconque sur la qualité du matériel. Le

mâle et la femelle ont une garniture chromosomique identique, quant au nombre et quant à la forme.

* * *

A la fin de ce travail, il me reste à considérer les microsomes. En effet, ils ont été laissés de côté, en général. SCHRADER disait en 1928 qu'il était nécessaire de les étudier avant de prononcer une conclusion sur le type de digamétie des Reptiles.

En 1943, MATTHEY donne un nombre identique de microsomes (12) pour le mâle et la femelle du Caméléon, mais il constate qu'il est impossible de grouper par paires « ces chromosomes trop semblables entre eux et dont les dimensions minuscules défient les investigations d'ordre morphologique ».

Dans le présent travail, j'ai montré que l'Orvet mâle et l'Orvet femelle ont aussi le même nombre de microsomes, mais chez eux, il y en a deux fois plus que chez le Caméléon; cela signifie qu'il est difficile, dans certains cas, de les dénombrer tous. Cependant, les figures 41 (mâle) et 44 (femelle), entre autres, montrent qu'on ne peut avoir aucune hésitation quant au chiffre 24 pour les deux sexes.

Le Lézard vivipare, lui, ne présente pas d'éléments aussi petits et de ce fait même peut permettre de tirer une conclusion quant aux microsomes: avant le travail de MATTHEY sur le Caméléon et le mien propre sur l'Orvet, on pouvait supposer qu'un microsome manquait chez la femelle, d'où la formule diploïde $2N + X-O$ chez celle-ci — ce qui est conforme à l'affirmation d'OGUMA. Après les travaux mentionnés ci-dessus, il est permis d'assurer que cette supposition est fausse. Mais il serait encore possible d'admettre que, le nombre des chromosomes étant pair dans les deux sexes, la femelle présente néanmoins une constitution $X-Y (Z-W)$. Le cas du Lézard vivipare rend cette hypothèse invraisemblable: en effet, l'examen morphologique est ici possible même pour les plus petits éléments, lesquels sont environ deux fois plus grands que les microsomes du Caméléon et de l'Orvet: aucun de ces petits éléments ne présente de particularité qui puisse le signaler comme hétérochromosome. Cela, me semble-t-il, peut nous permettre d'imaginer que, chez les Reptiles à microchromosomes, ceux-ci, même agrandis, formeraient des paires homomorphes et qu'on ne

pourrait découvrir d'hétérochromosomes morphologiquement différenciés. Cette remarque nous conduit à affirmer qu'au point de vue strictement morphologique, mâle et femelle sont tous deux monogamétiques chez les Reptiles.

Sans doute, les hétérochromosomes sont-ils différenciés d'une autre façon — par exemple quant à la répartition des gènes de sexualité et par conséquent quant à leur composition chimique. Mais ceci ne peut être démontré par des méthodes cytologiques.

CONCLUSIONS

1. Le nombre diploïde typique de l'Orvet (*Anguis fragilis* L.) mâle est : $2N=20$ macrochromosomes + 24 microchromosomes. Les cellules à 19 macrosomes — occasionnellement signalées — sont considérées comme aberrantes; plus probablement, il s'agit dans ce cas d'erreurs commises par l'observateur.

2. Le nombre diploïde de l'Orvet femelle est : $2N=20$ macrochromosomes + 24 microchromosomes. L'assortiment chromosomique est strictement identique à celui du mâle.

3. Le nombre diploïde du Léopard vivipare (*Lacerta vivipara* Jacquin) mâle est : $2N=36$ chromosomes de longueur régulièrement décroissante et sans microchromosomes.

4. Le nombre diploïde du Léopard vivipare femelle est : $2N=36$ chromosomes. La garniture chromosomiale est, contrairement aux assertions d'OGUMA, identique à celle du mâle.

5. On ne peut identifier morphologiquement les hétérochromosomes chez ces deux espèces de Sauriens.

6. La cinquième conclusion est fort probablement applicable à tous les Reptiles. L'étude cytologique ne peut, dans cette classe, mettre en évidence des hétérochromosomes différenciés.

AUTEURS CITÉS

- DALCQ, A., 1920. *b) Note sur la spermatogénèse de l'Orvet (aspects nucléaires de la lignée typique; existence d'un hétérochromosome)*. C.R. Soc. Biol., XXI.
- 1921. *Etude de la spermatogénèse chez l'Orvet, Anguis fragilis Linn.* Arch. Biol., XXXI.
- GUÉNIN, A., 1946. *Etude sur les hétérochromosomes chez les Mammifères mâles et femelles. A. Le Rat surmulot, Epimys norvegicus Erxl.* Arch. d. Jul. Klaus-Stift., XX.
- KEENAN, R. D., 1932. *The Chromosomes of Sphenodon punctatum*. Journ. Anat., LXVII.
- KOLLER, P. and C. DARLINGTON, 1934. *The genetical and mechanical properties of the sex-chromosomes. 1. Rattus norvegicus W.* J. Genet., 29.
- MATTHEY, R., 1929. *a) Caractères sexuels secondaires du Léopard mâle (Lacerta agilis)*. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., 57.
- 1929. *b) Spermatogénèse du Léopard (Lacerta muralis)*. Zeitschr. f. Zellforsch. und mikr. Anat., 8.
- 1931. *Chromosomes de Reptiles: Sauriens, Ophidiens, Chéloniens. L'évolution de la formule chromosomiale chez les Sauriens*. Rev. suisse Zool., 38.
- 1932. *Les chromosomes de l'Amphisbénien acrodonte: Trogonophis wiegmanni Kaup*. Arch. Zool. exp., 74.
- 1933. *Nouvelle contribution à l'étude des chromosomes chez les Sauriens*. Rev. suisse Zool., 40.
- 1936. *Le problème des hétérochromosomes chez les Mammifères*. Arch. Biol., XLVII.
- 1938. *Contribution nouvelle à l'étude des hétérochromosomes chez les Mammifères, et singulièrement chez les Rongeurs*. Journ. of Gen., XXXVI.
- 1939. *b) Le problème des hétérochromosomes chez les Sauropsidés. Oiseaux (I^e partie)*. Arch. Biol., I.
- 1943. *Le problème des hétérochromosomes chez les Sauropsidés. Reptiles*. Arch. d. Jul. Klaus-Stift., XVIII.
- 1945. *L'évolution de la formule chromosomiale chez les Vertébrés*. Experientia, I.
- MINOUCI, O., 1927. *a) On the fixation of chromosomes in Mammals and some other animals*. Jap. J. of Zool., 1.
- 1927. *b) Spermatogenesis of the Albino-Rat (Mus norvegicus albus)*. Jap. J. of Zool., 1.

- NAKAMURA, K., 1927. *Preliminary notes on Reptilian Chromosomes. I. The chromosomes of some Snakes.* Proc. Imp. Acad. Tokyo, III.
- 1928 a) *Preliminary notes on Reptilian Chromosomes. II. The chromosomes of a Lizard (Tachydromus tachydromoides).* Ibid., IV.
- 1928 b) *On the chromosomes of a Snake (Natrix tigrina).* Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ. B, IV.
- 1931. a) *Studies on Reptilian Chromosomes. II. On the chromosomes of Eumeces latiscutatus (Hallowell), a Lizard.* Cytologia, 2.
- 1931. b) *Preliminary notes on Reptilian Chromosomes. III. The Chromosomes of some Lizards.* Proc. Imp. Acad. Tokyo, VII.
- 1932. *Studies on Reptilian Chromosomes. III. Chromosomes of some Geckos.* Cytologia, 3.
- 1935. a) *Studies on Reptilian Chromosomes. IV. Chromosomes of Takydromus spp. (Lizards).* Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ. B, X.
- 1935. b) *Studies on Reptilian Chromosomes. V. Chromosomes of Japarula swinhonis (a Lizard).* Ibid.
- 1935. c) *Studies on Reptilian Chromosomes. VI. Chromosomes of a Turtle, Clemmys japonica (Temm. and Schl.).* Ibid.
- OGUMA, K., 1934. *Studies on Sauropsid Chromosomes. II. The cytological evidence proving female heterogamety in the Lizard (Lacerta vivipara).* Arch. Biol., XIV.
- 1937. a) *Studies on Sauropsid Chromosomes. III. The chromosomes of the soft-shelled Turtle, Amyda japonica (Temm. and Schleg.) as additional proof of female heterogamety in the Reptilia.* Journ. of Genetics, XXXIV.
- 1937. b) *Absence of the Y-chromosome in the vole Microtus montebelli Edw. with supplementary remarks on the sex-chromosomes of Evotomys and Apodemus.* Cytologia Fujii Jub. Vol.
- PAINTER, T. S., 1921. *Studies in Reptilian spermatogenesis. I. The spermatogenesis of Lizards.* Journ. exp. Zool., XXXIV.
- REGAMEY, J., 1935. *Les caractères sexuels du Léopard (Lacerta agilis).* Rev. suisse Zool., 42.
- RISLEY, P. L., 1936. *The chromosomes of the male Musk Turtle, Sternotherus odoratus L.* Cytologia, 7.
- ROLLINAT, R., 1934. *La vie des Reptiles de la France centrale.* Paris.
- SCHRADER, F., 1928. *The sex-chromosomes.* Berlin.
- WICKBOM, T., 1945. *Cytological studies on Dipnoi, Urodela, Anura, and Emys.* Hereditas, 31.
-

Margot, A. 1946. "Démonstration de l'absence d'hétérochromosomes morphologiquement différenciés chez deux espèces de Sauriens: *Anguis fragilis* L. et *Lacerta vivipara* Jacquin." *Revue suisse de zoologie* 53, 555–595.
<https://doi.org/10.5962/bhl.part.117714>.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/148532>

DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.part.117714>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/117714>

Holding Institution

American Museum of Natural History Library

Sponsored by

BHL-SIL-FEDLINK

Copyright & Reuse

Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Muséum d'histoire naturelle - Ville de Genève

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.