

**La loi de Robertson et la formule chromosomiale chez deux Lacertiens :
Lacerta ocellata Daud., *Psammodromus hispanicus* Fitz.**

par
Robert Matthey

Reçu le 16 janvier 1939

Introduction

La famille des *Lacertidae*, dont de nombreux représentants ont été étudiés par K. NAKAMURA, par K. OGUMA et par moi même, présente une remarquable homogénéité cytologique. A l'exception du seul *Lacerta vivipara* dont le nombre diploïde est de 36 chez le mâle, soit 36 bâtonnets de longueur régulièrement décroissante (OGUMA, 34; MATTHEY, 34), toutes les autres espèces examinées possèdent en outre une paire de microchromosomes supplémentaires, ce qui porte le nombre 2N à 38. Ces espèces sont: *Takydromus tachydromoides*, *T. formosanus*, *T. septentrionalis* (NAKAMURA, 28, 31, 35), *Lacerta muralis*, *L. agilis*, *L. viridis* et *Tropidosaurus algirus* (MATTHEY, 29, 31). J'ai admis, dans mes travaux précédents que cette formule s'expliquait de la façon suivante: le nombre fondamental de chromosomes chez les Sauriens étant égal à 48, soit 24 macrochromosomes et 24 microchromosomes, j'ai supposé que ces derniers, unis deux à deux, ne formaient plus que 12 éléments dans les cellules des Lacertidés, dont le *L. vivipara* apparaît alors comme le représentant chromosomialement typique. La paire de m-chromosomes des espèces dont le nombre diploïde est de 38 pourrait résulter, soit d'une néoformation, soit, plus vraisemblablement, de l'absence de fusion pour deux paires microsomiales. Quant aux grands éléments, on se rappellera peut être avec quelle élégance la théorie de ROBERTSON expliquait leur évolution. Je me contenterai de citer ici la belle série de familles que l'on peut relier entre elles grâce à l'application de cette loi:

<i>Agamidae, Iguanidae, etc.</i>	12 V		
<i>Helodermatidae</i>	10 V	plus	4 I
<i>Varanidae</i>	8 V	„	8 I
<i>Xantusiidae</i>	6 V	„	12 I
<i>Anguidae (Pseudopus, etc.)</i>	4 V	„	16 I
<i>Anguidae (Gerrhonotus)</i>	2 V	„	20 I

D'autre part, à l'intérieur d'une famille, la loi de ROBERTSON demeure souvent valable: chez les *Geckonidae*, chez les *Scincidae*,

par exemple. Nous allons, chez les *Lacertidae*, retrouver, une fois de plus, le même mécanisme.

Matériel et technique

Je remercie tout d'abord le Professeur E. CHATTON, Directeur du Laboratoire Arago à Banyuls sur Mer (France), qui a bien voulu me faire expédier un beau mâle adulte de Lézard ocellé et plusieurs *Psammodromes*. Les testicules du premier furent prélevés, sous anesthésie à l'éther, le 10 juin et le 2 septembre. Des fragments de ces organes ont été immédiatement fixés selon l'insurpassable méthode de MINOUCHI-NAKAMURA (cf. MATHEY, 31, 33, 36, 38) par les liquides de CHAMPY et de FLEMMING-HEITZ. Les *Psammodromes* furent simplement décapités et leurs gonades fixées selon la même technique. Les coupes épaisses de 10 à 12 microns, ont été colorées par l'hématoxyline ferrique et par le FEULGEN.

Les dessins ont été effectués avec la combinaison optique suivante: Immersion 1/16 ème de LEITZ et oculaire périplan 25; le grossissement obtenu est de 3800; l'esquisse obtenue est reproduite au double de ses dimensions primitives, puis ramenée à 4100 par la reproduction.

Observations personnelles

A) *Psammodromus hispanicus* Fitz.

Je serai très bref au sujet de cette espèce, chez laquelle on rencontre un comportement chromosomique identique à celui des *Lacertidae* étudiés jusqu'à ce jour. Les figures 1 et 2 montrent en effet que les cinèses goniales renferment 38 chromosomes télomériques, dont une paire de m-chromosomes. Les métaphases auxocytaires contiennent 19 tétrades d'attachement nettement terminal; de ces 19 bivalents, le plus petit correspond évidemment aux deux microéléments observés dans les divisions mitotiques.

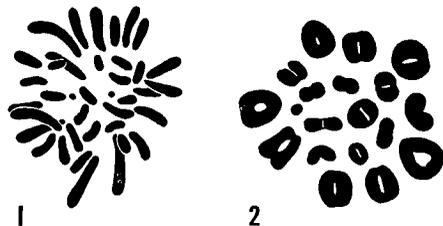


Fig. 1-2. *Psammodromus hispanicus*. 1. Métaphase spermatogoniale. 2. Métaphase auxocyttaire.

En un mot, les conditions sont absolument semblables à celles que NAKAMURA et moi avons relevées chez les *Lacerta*, les *Tropidosaururus* et les *Tachydromus*. Nous allons voir qu'il n'en est pas de même chez le Lézard ocellé.

B) *Lacerta ocellata* Daud.

Comparé à celui des autres Lézards européens, le testicule de *L. ocellata* frappe par sa richesse en tissu interstitiel; les canalicules séminifères sont littéralement enrobés dans la masse de ce tissu, lequel, chez les *Lacertidae* de faible taille n'est représenté que par des îlots de petites dimensions. J'ai en effet l'impression que c'est le conjonctif intercanaliculaire, plus que les cellules sécrétrices, qui se trouve intéressé par cette hypertrophie, laquelle serait une simple réponse aux problèmes mécaniques posés par des organes volumineux.

Cinèses goniales: Les cinèses goniales sont assez peu abondantes, aussi bien dans le matériel élaboré en juin que dans celui fixé en septembre.

La chose n'est pas étonnante, car, chez les autres Lacertidés étudiés, la principale période de multiplication tombe en mars-avril, une deuxième prolifération, moins importante, se manifestant en août. J'ai cependant rencontré une douzaine de figures analysables, sinon parfaites, et dont je figure la plus belle (Fig. 3). Il s'agit d'une métaphase de spermatogonie primaire, montrant, avec une très grande clarté, 36 chromosomes, soit 2 V, 32 bâtonnets de longueur régulièrement décroissante et une paire de m-chromosomes.

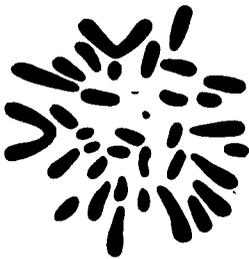


Fig. 3. *Lacerta ocellata*:
métaphase spermatogoniale.

Dans les spermatogonies secondaires, dont les caryocinèses se rencontrent alors, non pas isolées, mais en petits groupes, les numérations sont plus difficiles, mais les deux V sont toujours bien distincts.

Cinèses auxocytaires: J'ai rencontré, en grand nombre, des divisions de ce type au mois de juin; en septembre, elles sont au contraire devenues très rares. Les 18 tétrades sont disposées de la façon habituelle chez les Lacertidés, les géminis les plus grands formant, à la périphérie, une couronne entourant les éléments plus petits. Les grands bivalents revêtent l'aspect d'anneaux équatoriaux, à l'exception du plus grand de tous, tétrade d'attachement médian, laquelle correspond évidemment aux deux chromosomes atélomitiques des cinèses diploïdes. Les géminis centraux, plus petits, apparaissent comme formés chacun de deux bâtonnets parallèles ou légèrement entrecroisés. Enfin, une microtétrade résulte de l'accouplement des deux m-chromosomes observés dans les mitoses spermatogoniales. (Fig. 4-7).

A l'anaphase, il y a partage en deux dyades symétriques de

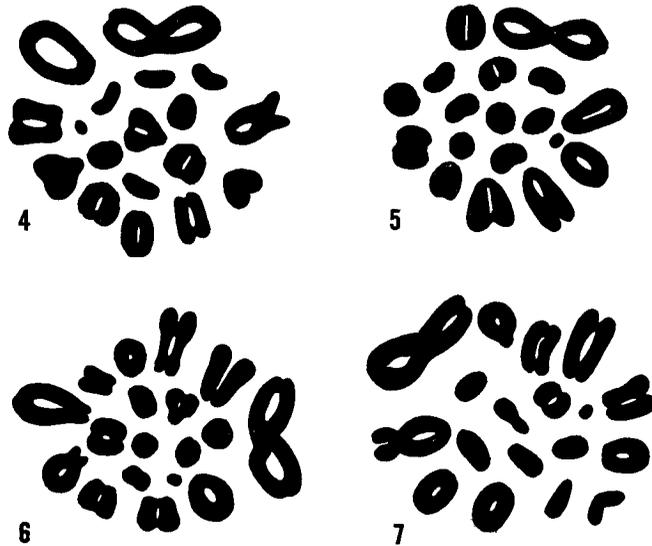


Fig. 4-7. Métaphases auxocytaires. Remarquer les 18 tétrades, dont un volumineux bivalent en V.

chacune des tétrades, ce qui nous indique l'existence probable d'une monogamétie mâle de type X-X.

Secondes cinèses: Les figures de division du spermatocyte de deuxième ordre sont abondantes en juin, mais manquent totalement en septembre. Leur difficile analyse permet de retrouver, parmi les 18 dyades qu'elles comptent, une dyade anaschiste en V fissuré et 17 univalents en V simple, ou en courts bâtonnets; la microdyade est en général visible (Fig. 8-11).

De la description de ce cycle chromosomique, nous pouvons maintenant tirer les éléments d'une discussion relative aux mécanismes de l'évolution chromosomique.

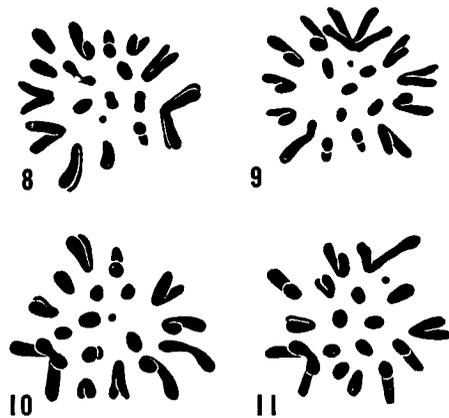


Fig. 8-11. Métaphases de seconde cinèse. Remarquer le V anaschiste unique.

Discussion générale

Le mécanisme de formation des V par fusion apicale de deux chromosomes télomitiques hétérologues, ne paraît guère, aujourd'hui, rencontrer la faveur des cytologistes: DARLINGTON (37), par exemple,

présente le cas des *Fritillaria* et des Acridiens, mais ne cite pas ROBERTSON et se contente de donner, sous une forme presque dubitative, l'explication d'une évolution chromosomiale par fusion et fragmentation. Dans les dernières pages de son traité de Cytologie, le même DARLINGTON analyse les conditions mécaniques de la fusion et de la fragmentation et parvient ainsi à la conception d'un "inequal interchange" s'éloignant beaucoup, par les résultats qu'il engendre, des idées défendues par ROBERTSON.

L'hypothèse de l'échange inégal n'est guère soutenable que pour des chromosomes dont l'insertion est sub-terminale; un "bras court" est en effet nécessaire pour que soit possible la formation des V. Dans le cas concret qui nous occupe, voici quelles seraient, en partant d'un ancêtre à 36 chromosomes sub-téломiques, les modifications aboutissant à la formule chromosomiale du Lézard ocellé (Fig. 12).

En A, nous voyons deux paires chromosomiques: entre deux individus, appartenant chacun à l'une de ces paires, un échange se produit; à la suite de celui-ci (B) le nombre n'est pas altéré, mais nous avons maintenant: 1 chromosome en V, un chromosome en I, un m-chromosome et un court fragment acentrique voué à la disparition. Parmi les gamètes issus d'une telle cellule modifiée, il en sera qui renfermeront le V et le micrososome (C, à gauche); un tel gamète, rencontrant un autre gamète provenant d'un individu normal (C, à droite), donnera naissance à une F_1 dont les cellules diploïdes auront

précisément la composition de C. Deux gamètes modifiés, provenant d'individus différents de cette première génération, pourront être à l'origine d'une F_2 (D), possédant cette fois deux V et deux m-chromosomes: la combinaison devenue homozygote se maintiendra par la suite.

Il n'y a rien là qui soit inadmissible: cette explication rend compte à la fois de la formation des V et de celle des microchromosomes. Deux critiques doivent cependant lui être adressées.

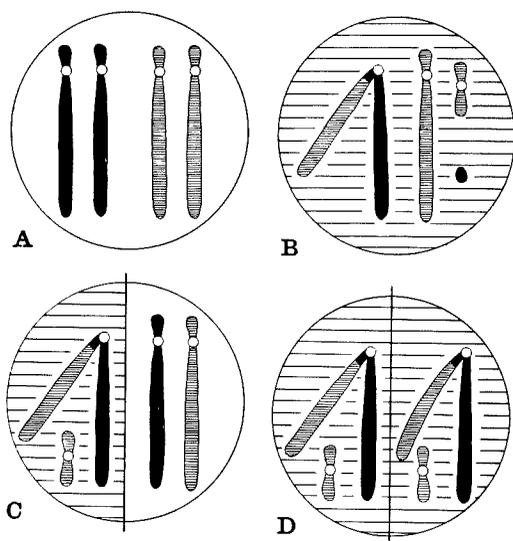


Fig. 12. La formation des V, d'après le mécanisme de l'échange inégal.

1) L'échange inégal n'aboutit à la formation de **V** que si l'insertion est sub-terminale; chez le Lézard ocellé, je n'ai pu mettre en évidence les centromères; un tel attachement est donc concevable, en dépit du caractère apparemment terminal de l'accrochement. Mais il existe de nombreux animaux dont les chromosomes sont rigoureusement télomitiques (Cf. MATTHEY, 38) et pour l'évolution chromosomiale desquels l'interprétation de DARLINGTON cesse d'être valable.

2) Beaucoup plus grave est la constatation suivante: l'échange inégal ne respecte pas le nombre fondamental: il peut aboutir à des formules où le nombre de chromosomes d'un groupe systématique donné, exprimé en éléments télomitiques, cesse d'être une constante. Or, si la loi de ROBERTSON exige cette constante et l'explique, l'hypothèse de DARLINGTON, au contraire, ne légitime pas son existence. La revue des études de Cytologie comparée (cf. PERROT, 38) démontre que dans la majorité des cas, tout semble s'être passé conformément aux idées de ROBERTSON: un nombre fondamental caractérise bien souvent un groupe donné et il serait bien étonnant que, d'entre les innombrables mutations chromosomiques que peut engendrer l'échange inégal, celles là presque seules soient venues jusqu'à nous, aient été filtrées, chez lesquelles le nombre fondamental se trouvait par hasard conservé.

Il est évident que l'hypothèse de ROBERTSON nous apporte, par contre, une explication simple et immédiate de la formule chromosomiale du Lézard ocellé: les deux **V** de cet animal correspondent à quatre éléments télomitiques des autres Lacertidés et le nombre fondamental demeure égal à 38. La formation d'un **V** aux dépens de deux bâtonnets implique les postulats suivants: 1) l'existence d'éléments véritablement télomitiques; 2) l'union au niveau des centromères et la fusion de ceux-ci en un centromère unique, ou la coexistence de ces deux centromères, ou la perte de l'un d'entre eux. Le premier des postulats correspond pleinement à la réalité cytologique, nous pouvons l'admettre sans autre. Le second, avec ses trois éventualités, pose un problème de solution plus délicate.

Le cas des *Gerrhonotus* me paraît susceptible d'éclairer la question: j'ai montré (31, 33) que chez ces Anguidés, on rencontrait des individus ayant, les uns 21 chromosomes dont un **V**, les autres 20 chromosomes dont deux **V**. La métaphase auxocytaire montre dans les deux cas 10 tétrades dont une en **V**. Il est donc certain que cette tétrade peut se former, soit à partir de deux éléments goniaux atélomitiques, soit à partir de trois, l'associé synaptique du **V** unique étant alors représenté par deux bâtonnets, ayant chacun leur centromère, comme le prouve le comportement absolument normal de ces

chromosomes lors des divisions mitotiques. Un raisonnement de symétrie conduit à admettre que la tétrade atélomitique doit avoir, au total, quatre centromères, et que, par extension, ce nombre doit caractériser les bivalents en V d'origine nettement robertsonienne. Il y a là un point que l'étude d'un matériel favorable, batraciens ou acridiens, permettra peut être d'élucider. En tout cas, le Gerhonote montre sans ambiguïté le caractère composé de son ou de ses chromosomes en V. Pour terminer, je placerai ici, (Fig. 13) les

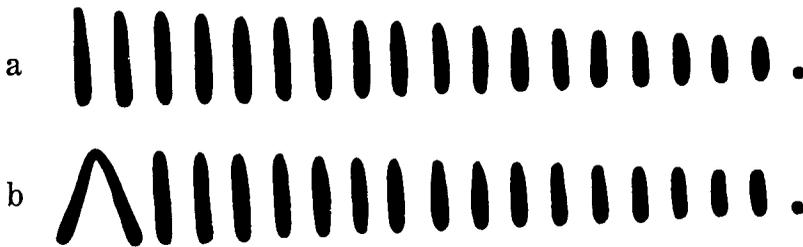


Fig. 13. Schéma représentant l'équipement chromosomique haploïde chez *Psammodromus hispanicus* (a) et *Lacerta ocellata* (b).

caryogrammes schématiques relatifs aux deux espèces que j'ai étudiées. Ce rapprochement illustre d'une façon qui me paraît bien persuasive, le mécanisme robertsonien de l'évolution chromosomique.

Conclusions

1) Le Psammodrome espagnol possède, à l'état diploïde, 38 chromosomes, soit 36 éléments télomitiques de longueur régulièrement décroissante et deux m-chromosomes. Les divisions réductionnelles montrent 18 tétrades en bâtonnets et une tétrade punctiforme.

2) Le Lézard ocellé possède à l'état diploïde, 36 chromosomes, soit 32 éléments télomitiques de longueur régulièrement décroissante, deux grands V et deux m-chromosomes. Les divisions réductionnelles montrent 16 tétrades en bâtonnets, une tétrade en V, une tétrade punctiforme.

3) En absence d'hétérochromosomes identifiables, il faut admettre que, chez les deux espèces, le mâle, monogamétique, possède la formule X-X.

4) Cette formule est facile à relier à celle des autres Lacertiens par la théorie de ROBERTSON. Par contre, il est des plus douteux que les faits s'expliquent dans la conception d'un échange inégal.

(Lausanne: Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée de l'Université)

Auteurs cités

- Darlington, C. D.** 1937: Recent advances in cytology. sec. ed. London.
- Matthey, R.** 1931: Chromosomes de Reptiles: Sauriens, Ophiidiens, Chéloniens. L'évolution de la formule chromosomiale chez les Sauriens. R. suisse Zool. T. 38.
- 1932: Les chromosomes de l'Amphisbénien acrodonte: *Trogonophis wiegmanni* KAUP. Arch. Zool. Exp. T. 74.
- 1933: Nouvelle contribution à l'étude des chromosomes chez les Sauriens. R. suisse Zool. T. 40.
- 1934: La formule chromosomiale du *Lacerta vivipara* JACQUIN. C. R. Soc. Biol. T. 117.
- 1936: Le problème des hétérochromosomes chez les Mammifères. Arch. Biol. T. 46.
- 1938: Contribution nouvelle à l'étude des hétérochromosomes chez les Mammifères et singulièrement chez les Rongeurs. Journ. Genet. T. 36.
- 1938: La formule chromosomiale du *Lacerta ocellata* DAUD. et la loi de ROBERTSON. C. R. Soc. Biol. T. 127.
- Minouchi, O.** 1928: On the fixation of chromosomes in mammals and some other animals. Jap. Journ. Zool. T. 1.
- Nakamura, K.** 1935: Studies on reptilian chromosomes. IV. Chromosomes of *Takydromus* spp. (Lizards). Mem. Coll. Sc. Kyoto Imp. Univ. S. B. T. 10.
- Oguma, K.** 1934: Studies on the Sauropsid chromosomes. II. The cytological evidence proving female heterogamety in the Lizard (*Lacerta vivipara*). Arch. Biol. T. 45.
- Perrot, M.** 1938: Etude de cytologie comparée chez les Gastéropodes pulmonés. R. suisse Zool. T. 45.
- Robertson, W.R.B.** 1916: Chromosome studies. Journ. Morph. T. 27.
-