

BULLETIN

DU

**Musée royal d'Histoire
naturelle de Belgique**

Tome VI, n° 18.

Bruxelles, octobre 1930.

MEDEDEELINGEN

VAN HET

**Koninklijk Natuurhistorisch
Museum van België**

Deel VI, n° 18.

Brussel, October 1930.

NOTES SUR LES MAMMIFERES

par Serge FRECHKOP (Bruxelles).

**III. — Au sujet du nombre des chromosomes
chez les Marsupiaux.**

1. Actuellement nous connaissons les nombres des chromosomes de dix espèces de Marsupiaux.

En 1925, S. C. A. ALTMANN et M. E. W. ELLERY (1), ayant complété par leurs recherches les données de leurs précurseurs, nous ont donné, indiquant le nombre *diploïde* des chromosomes et y inclus les deux chromosomes sexuels, la liste suivante des Marsupiaux, « with their respective chromosome numbers so far established, all except *Didelphys* having been worked out in the Melbourne University Zoological Laboratory :

	Number of Chromosomes including <i>xy</i>	Authority
A. Polyprotodontia.		
1. Didelphyidae.		
<i>Didelphys virginiana</i>	22.	PAINTER, J. Exp. Zool. 1922.
2. Dasyuridae.		
<i>Dasyurus maculatus</i>	14.	GREENWOOD, Q. J. M. Sci. 1923.
<i>Sarcophilus ursinus</i>	14.	GREENWOOD " 1925.

(1) ALTMANN, STELLA C. A., and ELLERY, MAVIS E. W., *The Chromosomes of Four Species of Marsupials*, Quart. Journ. Micr. Sci., 1925, p. 463.

	Number of Chromosomes including <i>xy</i>	Authority
B. Diprotodontia.		
1. Macropodidae.		
<i>Macropus ualabatus</i>	12.	AGAR, Q. J. M. Sci. 1923.
<i>Potorous tridactylus</i>	12.	ELLERY, " 1925.
2. Phascologyidae.		
<i>Phascolomys mitchelli</i>	14.	ALTMANN, "
3. Phalangeridae.		
<i>Phascolarctus cinereus</i>	16.	GREENWOOD, Q. J. M. Sci. 1923.
<i>Pseudochirus peregrinus</i>	20.	ALTMANN, " 1925.
<i>Trichosurus vulpecula</i>	20.	ALTMANN, " "
<i>Petauroides volans</i>	22.	AGAR, " "(2)

2. Ces données peuvent-elles indiquer le sens dans lequel s'est effectuée l'évolution des Marsupiaux, la parenté des espèces entre elles ou être en rapport avec les ressemblances morphologiques ? En d'autres termes, quelle signification peut-on attribuer à la diversité du nombre des chromosomes ? Ceci est une question d'ordre général non seulement pour les Marsupiaux, mais aussi bien pour tous les organismes vivants. C'est pourquoi, avant d'examiner la valeur du nombre des chromosomes chez les Marsupiaux, nous sommes forcés de jeter un coup d'œil sur la question en général.

3. Dans l'ouvrage récent de E. REUTER (3) nous trouvons une revue d'opinions d'un grand nombre de naturalistes s'étant occupés de l'étude des chromosomes. Suivant cet auteur, depuis que RABL (1885) et BOVERI (1888) ont exprimé l'idée de la « Zahlenkonstanz » des chromosomes, tous les auteurs ne lui attachent pas la même importance. Ainsi, les uns voient dans le nombre des chromosomes un caractère spécifique qui est, par exemple, pour MONTGOMERY (1901, 1906) important « in deciding the relationship of species », à tel point que les espèces ayant des nombres différents de chromosomes ne devraient pas être réunies en un même genre. Dans certains groupes on trouve que le même nombre de chromosomes est caractéristique non seulement pour un genre, mais pour toute une famille; ainsi

(2) Pour cette dernière espèce les auteurs ajoutent que « the *xy* pair was not identified ».

(3) REUTER, ENZIO, *Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung gewisser Chromosomenfragen*, Acta Zoologica Fennica, 9, Helsingfors, 1930.

Mc CLUNG (1905) trouve que parmi les familles examinées des *Orthoptera* chacune possède son nombre de chromosomes constant (4).

D'autres auteurs, d'après REUTER, doutent de la valeur du nombre des chromosomes. Ainsi, par exemple, WINGE (1925) dit que « it is not the number, but the quality of the chromosomes, which stamps the species systematically ».

4. Il est évident que le nombre seul n'a aucune importance, car des espèces de genres, de familles et d'ordres très éloignés peuvent avoir le même nombre des chromosomes; par contre, à l'intérieur d'une même espèce on a été obligé de distinguer des variations qu'on a dû, comme dans le cas classique de l'*Ascaris megalocephala*, différencier par le nombre des chromosomes comme « *univalens* » et « *bivalens* », le nombre de la seconde variation présentant le double de la première. Dans d'autres cas le nombre des chromosomes chez les différentes variations d'une espèce animale ou végétale peut être triplé, quadruplé, etc., et ce phénomène est connu sous le nom de *polyploidie*. On peut trouver un grand nombre d'exemples de ce genre parmi les végétaux dans la liste qu'a dressée pour les *Angiospermae* L. O. GAISER (5). Mais laissant de côté les variations polyploïdes, le nombre *haploïde* des chromosomes reste pour l'espèce un caractère constant; souvent ce nombre est assez constant pour un genre (6); quelquefois — pour une famille, comme dans le cas des *Orthoptera* cité plus haut ou, parmi les végétaux, par exemple chez les *Caryophyllaceae* (7).

5. Parmi les auteurs plus attentifs à ces manifestations numériques des organismes, REUTER cite BRACHET qui dit des chromosomes que « leur apparition périodique à des moments fixes de la vie cellulaire, la constance remarquable de leur nombre et de leur forme sont pour nous autant de manifestations des corrélations anatomiques et fonctionnelles (8) existant

(4) NABOURS, ROBERT K., (*The genetics of the Tettigidae*, Bibliographia genetica, v. 5, p. 27) dit que Mc CLUNG (1914) avait établi le nombre diploïde pour les mâles de plusieurs genres des *Locustidae* — 33 chromosomes, et 23 — chez les *Acrididae*; NABOURS lui-même trouve pour les *Tettigidae* les nombres 13 (♂) et 14 (♀).

(5) GAISER, L. O., *Chromosome Numbers in Angiospermes*, Bibliographia Genetica, v. VI, 1930, 's-Gravenhage.

(6) Vide : GAISER, op. cit.

(7) *Ibid.*

(8) Souligné par nous.

entre le cytoplasme et le noyau » (9) ; d'après REUTER, DALCQ (10), se rallie également à ce point de vue.

Il nous semble *à priori* que les relations anatomiques entre le noyau et le cytoplasme doivent se manifester aussi dans la structure de l'individu entier ; car les relations entre le noyau et le cytoplasme ayant lieu dans l'œuf, qui statiquement n'est qu'une cellule, mais qui potentiellement est l'individu adulte, doivent par extension influencer la structure de ce dernier.

6. REUTER cite également FICK (1907) qui dit : « Wir können uns über eine bestimmte Chromosomenzahl bei einer bestimmten Organismenart nicht mehr wundern wie über eine bestimmte Zahl von Staubfäden, Fruchtfächern, Blütenblättern oder Schwanzfedern bei einer bestimmten Vogelart u. s. w. Ebenso wie diese Zahl ist auch die Chromosomenzahl offenbar eine der betreffenden Organismenart bzw. der Zellteilung in ihr angepasste, eventual funktionell wertvolle Einrichtung ».

L'importance fonctionnelle du nombre des chromosomes est encore mieux exprimée par CHILD (1910), dont nous citons les paroles d'après REUTER ; CHILD établit ainsi l'évidence de ce déterminisme ontogénique : « Physiologically it is no more difficult to conceive that a piece of a nucleus should, under certain conditions, give rise to the characteristic number of chromosomes, than that a piece of the actinian body should give rise to the characteristic number of tentacles ».

Si une relation entre le nombre des tentacules, par exemple, et le nombre des chromosomes chez quelques espèces d'Actinozoaires pouvait être établie, la valeur systématique du nombre des chromosomes serait alors moins douteuse.

Ne pourrions nous pas trouver un rapport entre le nombre des chromosomes et la structure de l'animal chez les Mammifères, notamment chez les espèces des Marsupiaux dont les nombres des chromosomes nous sont connus ?

7. Avant de nous occuper de cette question, arrêtons-nous un instant sur la question de la *stabilité* du nombre des chromosomes.

Nous sommes tout-à-fait d'accord avec REUTER qu'une telle conception ne s'accorde pas avec l'idée de l'évolution. *Le nombre ne peut être constant que pour autant que l'est la forme à*

(9) BRACHET, A., *L'œuf et les facteurs de l'ontogénèse*, Paris, 1917.

(10) DALCQ, *Etude sur la spermatogénèse chez l'Orvet*, Archives de Biologie, v. 31, 1921, pp. 347-452.

laquelle ce nombre est propre. Or, toutes les formes vivantes sont sujettes à des transformations que nous appelons — évolution morphologique.

Les variations du nombre des chromosomes qu'on rencontre çà et là ne présentent pas, cependant, d'arguments suffisants pour contester « die Chromosomenindividualitäts — oder die Chromosomenerhaltungslehre » (11). Ces exceptions à la règle générale doivent être conçues tout autrement : « vom phylogenetischen Gesichtspunkt aus gewinnen gerade derartige Abweichungen, in ihren richtigen Zusammenhang eingestellt, ein ganz besonderes Interesse, denn sie lehren uns, dass auch die Chromosomen keine starren, unveränderlichen Gebilde sind, sondern ebenfalls einer mit Veränderungen verbundenen Entwicklung unterworfen sind » (12). Et du point de vue évolutionniste de l'auteur cité, le nombre actuel des chromosomes chez une espèce, — ne parlant pas des déviations dues à des anomalies, à la bâtardise ou à la polyploïdie, — « ist als eine Etappe in der immer weitergehenden Chromosomenphylogenese, als ein früher oder später vorübergehendes Durchgangsstadium zu betrachten » (13).

Ainsi, le nombre des chromosomes évolue, comme évolue la structure même propre aux individus de l'espèce. Le nombre de chromosomes dans une série de formes (espèces) reçoit de ce point de vue une grande importance, car « die jetsigen Chromosomenzahlen und — grössen können gewisser massen als Exponenten dafür, wie weit die Chromosomenphylogenese bischer in jedem einzelnen Falle gegangen ist, betrachtet werden. Sie stellen temporäre Endglieder verschiedener Entwicklungsreihen dar » (14).

8. Les Marsupiaux, et spécialement les Marsupiaux australiens, dont l'origine commune est plus probable que celle d'autres groupes de Mammifères, présentent un matériel très avantageux pour l'examen des thèses de l'auteur cité. Les données encore très restreintes que nous possédons actuellement nous

(11) REUTER, *op. cit.*, p. 137.

(12) *Ibid.*, p. 133.

(13) *Ibid.*, p. 164.

(14) Souligné par nous. — Il nous semble que dans une série de formes les modifications du nombre des chromosomes d'ordre arithmétique sont d'importance beaucoup plus grande que celles d'ordre géométrique ou la polyploïdie (v. plus bas).

semblent quand même tracer un schéma de réponse aux questions suivantes :

1) les Marsupiaux, présentent-ils les « Endglieder verschiedener Entwicklungsreihen » ?

2) l'évolution du nombre des chromosomes se produit-elle parallèlement avec la modification d'un caractère morphologique quelconque chez les Marsupiaux ?

9. Pour répondre à la première de ces questions, examinons les nombres de chromosomes établis pour les *Diprotodontia*. Remarquons que les Wombats (*Phascolomyidae*) forment une branche qui pour beaucoup de raisons d'ordre morphologique doit être séparée de l'ensemble que forment les Kangourous et les Phalangers; nous réunissons ces deux derniers groupes suivant Pocock (15) sous le nom des *Phalangeroidea*.

Nous voyons que parmi les nombres de chromosomes connus pour les *Phalangeroidea* le plus élevé est propre à une espèce de Phalangers volants; que le nombre devient moindre chez deux espèces de phalangers non-volants et diminue encore plus chez le Koala, pour atteindre le minimum connu chez les Kangourous.

L'écart qui existe entre les nombres de chromosomes de ces espèces coïncide exactement avec notre conception de la phylogénie des *Phalangeroidea* (16) : les formes qui ont dû se séparer de la souche commune en premier lieu pour devenir, après avoir été arboricoles et insectivores, tout-à-fait terrestres et tout-à-fait végétariennes, ont le nombre de chromosomes le plus petit. Celle qui est restée arboricole et s'est, plus récemment, adaptée progressivement à ce genre de vie jusqu'à gagner une membrane pour voltiger entre les arbres, en a le nombre le plus élevé parmi ses congénères. Le rapport entre le nombre des chromosomes d'une part, les relations phylogéniques et les adaptations biologiques d'autre part, est exprimé par le schéma ci-dessous.

Il nous semble que dans les espèces mentionnées nous avons réellement affaire avec des « Endglieder » de différentes branches de la lignée des *Phalangeroidea*.

10. Il s'agit maintenant de rechercher un caractère morphologique qui dans la même série d'animaux se modifie graduelle-

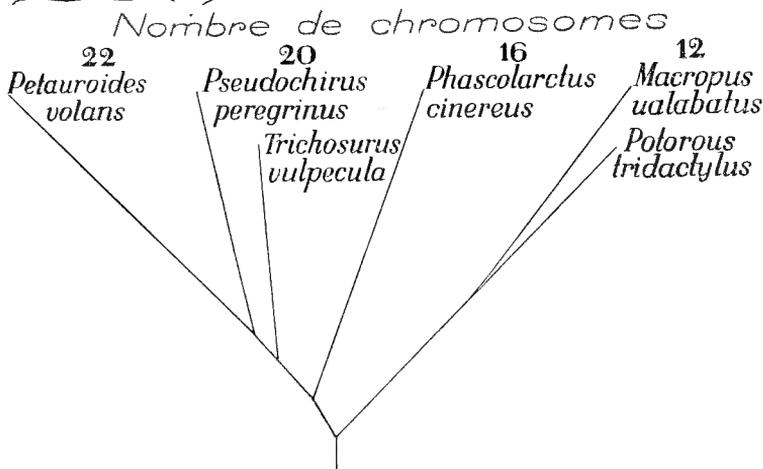
(15) Pocock, P. Z. S., 1921; contrairement à Pocock, nous rangeons le Koala (*Phascolarctus*) aussi parmi les Phalangers.

(16) Voir notre note précédente dans ce Bulletin, t. VI, n° 5, 1930.

ment dans le sens qu'indique la modification du nombre de chromosomes et l'évolution du genre de vie.

Il est tout naturel que nous nous soyons immédiatement adressé aux crânes des animaux en question, car le genre de nourriture influence le développement des organes de la mastication, c'est-à-dire la dentition, — le *m. masseter*, — la forme et l'articulation de la mandibule, — l'angle entre les deux moitiés

INSECTIVORES \rightleftarrows VEGETARIENS
VOLANTS \leftarrow ARBORICOLES \rightarrow TERRESTRES



PRO-PHALANGEROIDEA

de la mandibule, — la distance entre les deux condyles ; la position, les mouvements et la forme des condyles influencent à leur tour la largeur postérieure du crâne, c'est-à-dire la largeur du crâne à la hauteur des processus zygomatiques des os temporaux. Nous avons pu constater que la *largeur* postérieure des crânes de ces six espèces, rapportée à la longueur basale du crâne, *augmentait* assez régulièrement d'une espèce à l'autre avec l'augmentation du nombre de chromosomes. Pour vérifier si les mensurations que nous avons pu faire étaient justes, nous avons pris les dimensions données par THOMAS (17) pour les

(17) THOMAS, *Catalogue of the Marsupialia* etc. (Brit. Mus., London, 1888),

crânes des espèces en question ; ainsi nous avons obtenu le tableau ci-dessous :

Espèce.	Nombre de chromosomes.	Largeur du crâne en p. c. de la longueur basale.
<i>Macropus ualabatus</i> . . .	12	54
<i>Potorous tridactylus</i> . . .	12	54
<i>Phascolarctus cinereus</i> . . .	16	59
<i>Pseudochirus peregrinus</i> . . .	20	59
<i>Trichosurus vulpecula</i> . . .	20	65
<i>Petauroides volans</i> . . .	22	67

Le nombre des espèces examinées est trop petit pour conclure à l'exactitude d'une corrélation entre les deux rangées de chiffres ; mais ce parallélisme nous semble probable car on a affaire à un groupe dont l'évolution s'est exprimée dans le changement du régime alimentaire et du genre de vie.

11. Admettant que nous avons obtenu dans la série des *Phalangeroidea* les réponses aux deux questions posées plus haut, regardons maintenant quelles indications peuvent nous donner les nombres des chromosomes chez les autres espèce des Marsupiaux.

Nous admettons avec REUTER que les chromosomes évoluent et qu'on peut parler de leur phylogénèse comme on parle de la phylogénèse des espèces. Au cours de cette évolution la forme, le volume, la matière et le nombre des chromosomes changent. Quant à savoir comment ce nombre change, à cela différents auteurs répondent différemment. D'après REUTER, les uns supposent que le nombre change par *fusion* (« end-to-end ») ou par *fragmentation* (PAINTER, 1925) des chromosomes. On suppose aussi la possibilité de l'échange de chromatine entre les chromosomes d'un même noyau, ainsi que la *destruction* de certains d'entre eux. LEAGUE (1928), suivant l'auteur que nous citons, pense que « die im Verhältnis zu den übrigen Nagern hohe Chromosomenzahl des Meerschweinchens (über 60) eine späte phylogenetische Erwerbung darstelle, die auf Fragmentierung grösserer Chromosomen zurückzuführen wäre » ; ceci semble être appuyé par le fait que LEAGUE trouve que « in prophase

stages of spermatogonia, the chromosome number is much lower (18), that in fully formed spindles ». REUTER remarque lui-même que dans la mitose « äussern sich die auffallendsten Veränderungen in Querzerfall oder umgekehrt in einer endweisen Verkettung » (19). Toujours est-il, qu'un nouveau nombre de chromosomes se forme par le changement graduel du nombre propre aux formes ancestrales. C'est cette gradation continue qui est d'importance pour nous en ce moment (20).

Dans la seconde branche des *Diprotodontia*, chez les *Phascologyidea*, la seule espèce de trois existantes qui a été examinée du point de vue du nombre de chromosomes — *Phascologymys mitchelli* — a 14 chromosomes. La largeur de son crâne, contrairement au nombre peu élevé de chromosomes, est la *maximale* parmi les Marsupiaux récents; d'après les dimensions données par THOMAS elle est égale à 78 p. c. de la longueur basale, mais nous trouvons, d'après nos mensurations, un chiffre encore plus élevé, notamment 86 p. c.

Parmi les *Polyprotodontia*, chez les deux espèces de *Dasyridae* étudiées par GREENWOOD, chez *Dasyurus maculatus* et chez *Sarcophilus ursinus* existe le même nombre que chez le wombat (*Phascologymys mitchelli*); la largeur du crâne est chez ces deux carnassiers, égale respectivement à 64 p. c. et à 85 p. c.

L'unique espèce examinée de nombreuses formes américaines — *Didelphys virginiana* — a le même nombre de chromosomes que *Petauroides*, c'est-à-dire 22, qui est le *maximum* parmi les nombres connus jusqu'à présent chez les Marsupiaux; tandis que par la largeur du crâne (56 p. c.) elle se rapproche des largeurs *minimales* de *Macropus* et *Potorous* (54 p. c.).

Comment pourrait-on apprécier ces chevauchements ?

12. Les *Didelphyidae* par rapport à tous les autres Marsupiaux sont des formes que nous pouvons, employant l'expression très adéquate des auteurs anglais, désigner comme les plus « generalized ». Nous évitons les mots « primitives » ou « moins

(18) Environ 40.

(19) *Op. cit.*, p. 136-137.

(20) Ces modifications graduelles d'ordre arithmétique paraissent être beaucoup plus importantes du point de vue systématique que les modifications brusques du nombre de chromosomes, ces dernières modifications allant en progression géométrique et présentant le phénomène de *polyploidie* à l'intérieur d'une même espèce. Les différentes variations « polyploïdes » présentent des mutations spontanées plutôt que des espèces fixes.

spécialisées », car le terme « generalized » exprime mieux l'idée de la conservation de toutes les capacités évolutives, de tous les caractères, dont les autres formes ont perdu un certain nombre au profit de l'épanouissement d'autres. Car nous supposons que tous les caractères d'autres espèces existent potentiellement chez une forme « generalized ».

Petauroides étant une forme très évoluée a conservé toutes les facultés de ses ancêtres qui devaient être semblables aux *Polyprotodontia*, resp. *Didelphyidae*; il a développé pour le mieux certaines des capacités de ses ancêtres sans en avoir perdu beaucoup d'autres. Il n'est pas étonnant de ce point de vue que le noyau de ses cellules, resp. le nombre de chromosomes, ressemble à celui de *Didelphys*.

Les Kangourous sont devenus nettement herbivores, ont élaboré un genre de mastication spécial, se sont adaptés à la saltation; ce sont des types achevés, des « Endglieder » d'une série sujette à la spécialisation irréversible; ils ont perdu beaucoup de caractères propres aux Phalangers et encore davantage de ceux qui distinguent les *Polyprotodontia*. Le nombre de chromosomes réduit paraît être une conséquence de la perte des potentialités évolutives. Rappelons ici le fait cité par DOLLO (21) de l'irréversibilité de la modification du pied chez les Kangourous : les Kangourous qui sont redevenus arboricoles n'ont pas reconstitué un hallux opposable, perdu par leurs ancêtres terrestres, ainsi que par des Kangourous terrestres récents.

Les deux carnassiers, *Sarcophilus* et *Dasyurus*, sont d'une même famille, ont le même genre de vie, le même régime alimentaire; le nombre de chromosomes reste le même. Le premier attaque probablement un butin plus grand, les os qu'il doit craquer sont peut être plus durs, — ses mâchoirs sont plus large que celles du second. Toutefois le parallélisme entre le changement du nombre de chromosomes et le changement de la largeur relative du crâne ne s'observe pas chez ces deux *Dasyuridae*.

Mais au *Sarcophilus ursinus* ressemble un autre « ours » australien — le Wombat — par la largeur relative du crâne (85 p. c. chez le premier et 86 p. c. chez le second), par le nombre de chromosomes (14 chez tous les deux), par l'aspect

(21) DOLLO, L., *Les ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles ?* Miscellanées biologiques dédiées au prof. A. Giard, etc., Paris 1899, p. 199.

assez lourd, par la brachypodie, par la structure des soles des pattes, etc. ; ces ressemblances sont certainement pas autre chose qu'une convergence accidentelle chez ces deux animaux de groupes toutes différents, à régime alimentaire opposé. Mais tous les deux — l'un *carnassier*, l'autre *rongeur* — ne se sont-ils pas, dans leur spécialisation divergente, écartés de leur ancêtre *insectivore* l'un pas moins que l'autre ? Ne serait-ce pas cet écart égal qu'indique le nombre de chromosomes égal ?

13. L'importance taxonomique du nombre des chromosomes devient actuellement de plus en plus manifeste, car ces nombres — caractéristiques pour les espèces et apparaissant à l'examen aussi régulièrement qu'une réaction spécifique dans l'analyse chimique, — permettent non seulement de distinguer les espèces, mais aussi de percevoir, par leur modification d'une espèce à l'autre, le sens dans lequel est engagée l'évolution d'un groupe.

En ce qui concerne les dix espèces de Marsupiaux, dont nous avons parlé plus haut, elles nous font supposer que :

1) le nombre de chromosomes propre à *Didelphys* et à *Petauroides* se rapproche le plus du nombre *primitif*, dont la *réduction* accompagne la *spécialisation* des autres genres ;

2) le nombre de chromosomes a l'air d'être en *rapport avec les caractères morphologiques* des espèces envisagées ; notamment, chez les *Phalangeroidea*, il paraît être en rapport avec la largeur relative du crâne, considérée comme expression du régime alimentaire ;

3) le nombre de chromosomes égal dans des groupes qui ont évolué parallèlement et indépendamment l'un de l'autre — comme dans le cas de *Sarcophilus* et de *Phascalomys*, où ce nombre égal apparaît avec d'autres caractères convergents — témoigne du rapport entre le nombre de chromosomes et la structure anatomique, rapport de *signification plus générale* que lorsqu'il se présente chez les espèces d'une même famille.

