

**Zeitschrift:** Bulletin de la Société botanique de Genève  
**Herausgeber:** Société botanique de Genève  
**Band:** 17 (1925)

**Artikel:** La Chiasmotypie et la Cinèse de maturation dans l'*Allium ursinum* :  
étude de génétique cytologique  
**Autor:** Chodat, R.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1099587>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 17.04.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# La Chiasmotypie et la Cinèse de Maturation dans l'*Allium ursinum*

Etude de Génétique cytologique

par

R. CHODAT

On sait l'importance qu'on attribue aujourd'hui au comportement du noyau au cours de la mitose réductrice dans les phénomènes de la génétique. Mais nous sommes encore bien loin de saisir toutes les relations morphologiques qui existent entre les diverses phases de la cinèse de maturation et la distribution des facteurs héréditaires. Nous sommes même aujourd'hui incomplètement informés sur la succession des phases de cette mitose particulière, que les uns veulent encore homologuer aux caryocinèses végétatives, tandis que la majorité la considère comme un type à part. On chercherait en vain, dans les résumés modernes, par exemple chez Tischler, une description cohérente des divers stades qui, du *strepsinema* amènent à la *diakinèse* et à la division réductrice, lorsque, les bivalents, s'étant ordonnés à l'équateur du fuseau, se disjoignent pour se préparer à la seconde division, dite homéotypique. Les chromosomes, à ce moment-là, présentent le maximum de raccourcissement et par leur forme, habituellement rhombique, souvent segmentés par deux fentes, l'une verticale, l'autre horizontale, ont mérité de la part des zoologistes le nom de *tétrades*.

Que sont ces tétrades, comment se constitue cet arrangement ? Problème qu'on ne trouve sérieusement discuté et encore moins résolu nulle part.

Un auteur moderne dit : « Die so werdenden, stark färbbaren kleinen Gebilde liegen oft eine Zeitlang nahe der Kernmembran verteilt (Diakinese des Kernes) sie werden allgemein Tetraden genannt, denn sie zeigen stets 4 Teile oder Anschwellungen (manchmal in Kreuzform) nach unserer Leseart Folge der nun eintretenden Längsspaltung beider Paarlinge. « Es ist indessen

die Herkunft der vier meist recht schwer festzustellen » (l. c. 850) (Cfr. L. Brüel, Ex *Handw. der Naturwissenschaften*, 10 (1915) 849).

L'*Allium ursinum* se prête admirablement, dans ses tétraspores mâles, à la poursuite de toutes les phases de cette mitose et plus particulièrement à établir, d'une manière irréfutable, l'origine des « tétrades ». Cela étant, on peut aborder le problème de la chiasmotypie comme il sera indiqué plus loin. Beaucoup de travaux ont été publiés sur les cinèses de maturation des espèces d'*Allium* et on serait en droit de s'étonner que je revienne aujourd'hui examiner, à nouveau, ce qui a été soigneusement étudié par tant d'habiles cytologistes : Strasburger, Mottier, Berghs, Grégoire et plus récemment par Mlle Bonnevie<sup>1</sup>.

Mais notre espèce, l'*Allium ursinum*, n'a fait l'objet que d'une étude, ancienne déjà, de Guignard et comme cet auteur trouve 8 chromosomes là où nous en trouvons toujours 7 (fig. 6), on ne pouvait considérer son étude comme définitive. Y aurait-il des races d'*Allium ursinum* à 8 chromosomes ? Ou ne s'agit-il que d'une évaluation approximative ?

Il y a très peu à ajouter à ce qui a été déjà indiqué pour la prophase depuis le stade *leptotène* jusqu'à la *diakinèse*. On sait que, dès le début, il y a jusqu'à la « *synapsis* », disposition parallèle des chromosomes alors très allongés et très fins. Non seulement il y a une espèce d'appariement, mais durant cette approche il arrive souvent, très souvent même, que l'union se fait tout d'abord par l'une des extrémités (fig. 15). Très souvent aussi, les filets sont enroulés en spirale lâche ou plus serrée. Et ceci s'observe à un moment de la prophase où il est encore difficile d'affirmer l'indépendance et le nombre de ces éléments. Quant à la *synapsis*, avec contraction du peloton chromatique, je pense que c'est un effet du réactif, agissant sur un degré donné de l'état osmotique de l'espace nucléaire, car j'ai des séries complètes de sections sans contraction synaptique, alors que dans d'autres, la *synapsis* s'observe aisément.

Mais dès ce moment, les *myxosomes* accolés, ou en partie fusionnés, tendent à s'épaissir (stade *pachytène*) et à se raccourcir (dyade des auteurs). Mais ce phénomène (fig. 1) qui amène à la *diakinèse* varie dans ce sens que chez les uns le raccourcissement et la différenciation en *tétrades* se fait plus ou moins vite et que dans certains cas

<sup>1</sup> K. BONNEVIE. Chromosomenstudien, III. Chromatinreifung in *Allium Cepa* (♂), *Archiv. f. Zellforschung*, 6 (1911), 191.

la différenciation se fait sans qu'il y ait en même temps contraction correspondante.

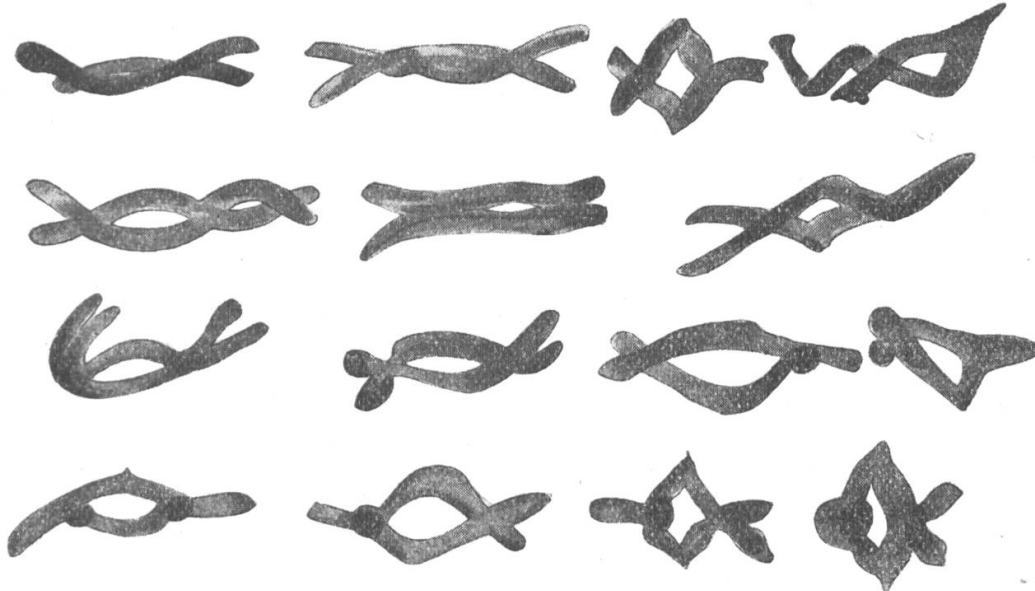


Fig. 1. — Stades tardifs des disomes en voie de déroulement et peu avant la constitution des staurosomes.

Cependant, l'ordre de différenciation est toujours, dans l'*Allium ursinum*, le même et on en peut suivre pas à pas *tous les stades*. Nous appelons les tétrades *staurosomes* (fig. 3, 7, 8, 9, 10) à cause de leur forme en croix et pour abandonner ce terme de *tétrades* qui est tout à fait impropre.

Les *myxosomes* ou bivalents (*dyades*, *gemini*) sont, comme il a été dit, adhérents par l'une de leurs extrémités ou, au contraire, ces extrémités sont libres mais presque toujours, si ce n'est toujours, ils sont enroulés en spirale, cette spirale étant à spires étroitement appliquées au début (fig. 15). Il faut citer aussi les corps enroulés, à bouts libres des deux côtés — ou à bout soudé d'un seul côté (fig. 15, 1, 2) — ou plus rarement, très rarement même, disposés en ellipse. Dans les cas habituels, avec l'épaississement et le raccourcissement, il se fait, dans la partie moyenne de chaque chromosome (*myxosome*), un allongement qui est souvent accompagné d'une diminution de densité dans cette partie. Il faut supposer que là où se fait l'enjambement (*chiasma*), les deux chromosomes appariés sont soudés, car ce point de jonction ne se déplace plus (fig. 1, 2). Ensuite, la courbure de la région médiane s'accroît et tout le système se raccourcit, ce qui amène à une figure rhombique *portant, à son équateur, les quatre bouts libres des chromosomes primitifs* (fig. 1, 3, 8, 10, 11).

Assez souvent, on constate que les bouts libres sont encore nettement croisés (fig. 1,<sup>(2)</sup>,<sup>(13)</sup>,<sup>(14)</sup>). Mais bientôt, et particulièrement lorsque se dessine le fuseau et que le staurososome vient s'adosser à ce fuseau, les deux bouts libres (fig. 10), en se contractant, se redressent et se mettent à l'équateur, dans le plan horizontal (fig. 3, 4<sup>(7)</sup>). Mais il faut bien remarquer que ceci se fait au moment où le staurososome (qui constitue, à ce moment une réelle unité) est *devenu bilatéral*, les bouts libres étant disposés, lorsqu'on examine le staurososome d'en haut, comme au pourtour d'un axe à convexité tournée du côté externe (fig. 3, 6). Le staurososome dont le corps peut présenter aussi la forme d'une ellipse, exhibe les signes d'un dédoublement déjà à ce stade, mais plus souvent au stade suivant de contraction à l'état *staurososome* proprement dit. A ce moment souvent, la fenêtre rhombique s'est rétrécie ; elle finit par n'être plus qu'une boutonnière (fig. 9), tandis que se voient encore, à l'équateur, mais tous tournés du même côté externe, les anciens

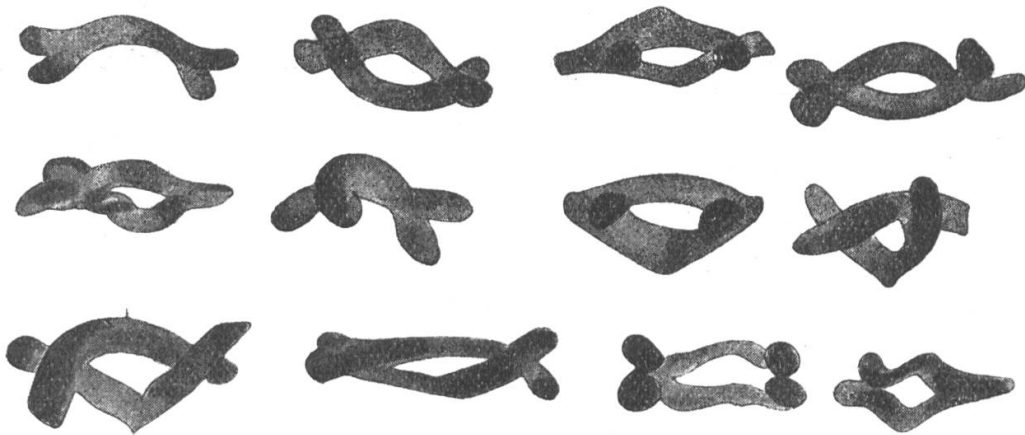


Fig. 2. — Divers stades du comportement des dyades peu avant la constitution du staurososome.

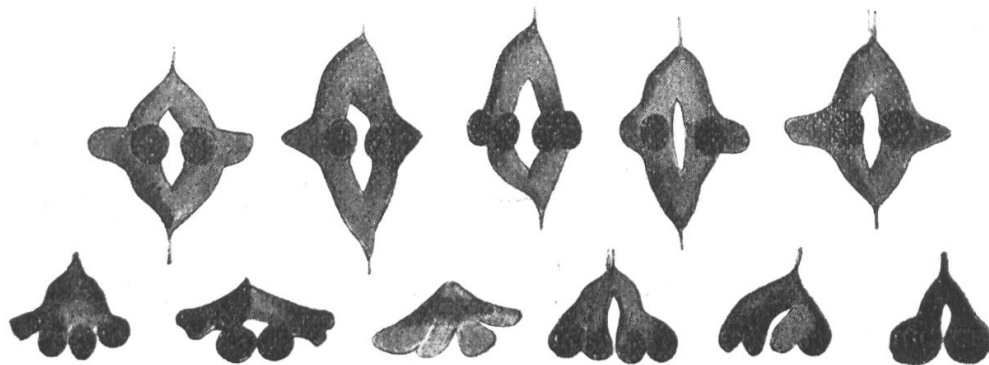


Fig. 3. — Staurosomes, suite de fig. 1 et fig. 2 ; disposition des chatons en une ligne équatoriale ; (1-5) mêmes stades vue de profil (d'en haut).

bouts libres qui se présentent comme des protubérances disposées sur un seul rang horizontal, c'est-à-dire parfaitement équatorial (fig. 4<sup>(1)</sup>; 3<sup>(1)</sup>; 7<sup>(7)</sup>; 8<sup>(3)</sup>).



Fig. 4. — 1. Staurosome au moment de la segmentation, avec (4) chatons en voie de division; 2, stade simplifié; 3, 4, 5, il y a rupture d'un côté; 6, staurosome en voie de segmentation; 7, Staurosome montrant les 4 bouts sur un plan équatorial.



Fig. 5. — Divers stades de segmentation du staurosome, 1 et 2, vue latérale d'un côté; 3, 4, division „équationnelle” des chatons; 5, stade plus avancé, 6, 10, 11, comme 4, 7, 8, 9, il y a eu rupture déjà d'un côté.

A ce moment, on voit généralement les deux sommets du staurosome se prolonger en un petit bec, en relation avec les « fibres » d'un « fuseau » (fig. 3). La division du staurosome (bivalent) ne consistera donc pas simplement en un décollement des deux chromosomes momentanément appariés, mais elle aura pour résultat de segmenter ce staurosome selon le plan équatorial, ce qui amènera à la distribution de la moitié des 4 bouts libres des deux côtés du plan équatorial. Ceci s'annonce souvent par un sillon horizontal dans l'équateur des boutons et, en même temps, par la formation d'une minuscule fenêtre dans le plan de séparation de deux boutons voisins, paires

(fig. 4<sup>(5)</sup>; 7<sup>(3)</sup>; (10); (11);). Bientôt, on aperçoit à leur place, un groupe de quatre protubérances séparées par une minuscule fenêtre, premier indice de la division « équatoriale » du chromosome. Souvent aussi, cette fenêtre se fait observer avant que le plan équatorial de segmentation et, par conséquent, la formation de 4 chatons soit déjà visible. Dès lors, le début de la segmentation équatoriale et le dédoublement longitudinal des deux chromosomes anastomosés se fait à peu près en même temps. On observe aussi souvent que les staurosomes subissent le clivage d'une manière succédanée et inégale pour les deux chatons équatoriaux. Il en résulte des figures comme celle représentée (fig. 4<sup>(1, 2, 6)</sup>; 5<sup>(6, 10, 11)</sup>; 7<sup>(11)</sup>; 8<sup>(5)</sup>), ce qui indique aussi l'inégale valeur des deux chatons ou bouts libres des chromosomes. Ces figures, bien expliquées par nos observations en série continue, se retrouvent dans les dessins de beaucoup de mitoses de maturation sans qu'on en donne l'explication<sup>1</sup>.

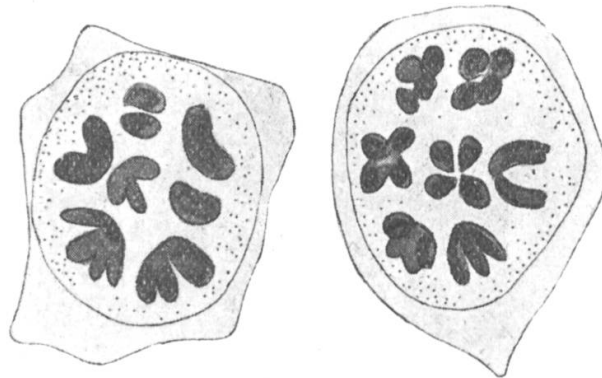


Fig. 6 — Vue polaire des 7 univalents déjà segmentés et en forme de cloche (étoile).

La nature visqueuse des staurosomes se marque clairement lors du clivage équatorial. On voit les branches des demi-staurosomes tenir pendant le début de l'anaphase l'une à l'autre par un mince filet (fig. 4<sup>(2)</sup>). Il est, on le conçoit, beaucoup plus aisé de suivre les divers stades de ce comportement dans les staurosomes à grande fenêtre, que dans ceux dont la contraction a diminué la perforation rhombique. Mais même alors, il y a possibilité de suivre cette pseudo-cinèse. Enfin, il arrive aussi que les 4 boutons, les anciens bouts libres, se sont confondus par paires et que leur individualité

<sup>1</sup> Cfr. ГОТОН, Chromosomenzahl von *Secale cereale* in *The botanical Mag.* XXXVIII (1924), 138. Tokyo. Voyez en particulier fig. 3, a et 4 a, b, c. et surtout d, e, g.).

soit très effacée. Leur existence n'est plus alors indiquée que par la fente en croix (fig. 4<sup>(3)</sup>) qui segmente transversalement l'un des bras, tandis que l'autre initie la division longitudinale de l'un des plans. Il faut insister sur ce fait déjà annoncé au stade strepsinema que l'accolement des univalents se fait d'une manière asymétrique, c'est-à-dire que l'enjambement n'est pas toujours exactement le même d'un côté que de l'autre, les bouts étant souvent plus divergents à droite qu'à gauche (fig. 1<sup>(3,14,15)</sup>). De même au stade staurosome, les châtons ne sont que rarement identiques des deux côtés. Alors, par la segmentation équatoriale, il y a, lorsque la confluence des bouts est plus réelle d'un côté que de l'autre, simple rupture de ce côté, tandis que de l'autre on voit clairement se faire la fenêtre centrale et la production de 4 boutons (fig. 4<sup>(3,4,5)</sup>; fig. 5<sup>(6,7,8,9,10)</sup>; fig. 7<sup>(11,3)</sup>). Tout ceci nous confirme dans l'idée que le chromosome est polarisé et parle en faveur de l'arrangement linéaire, déjà entrevu par Weissmann et d'autres.

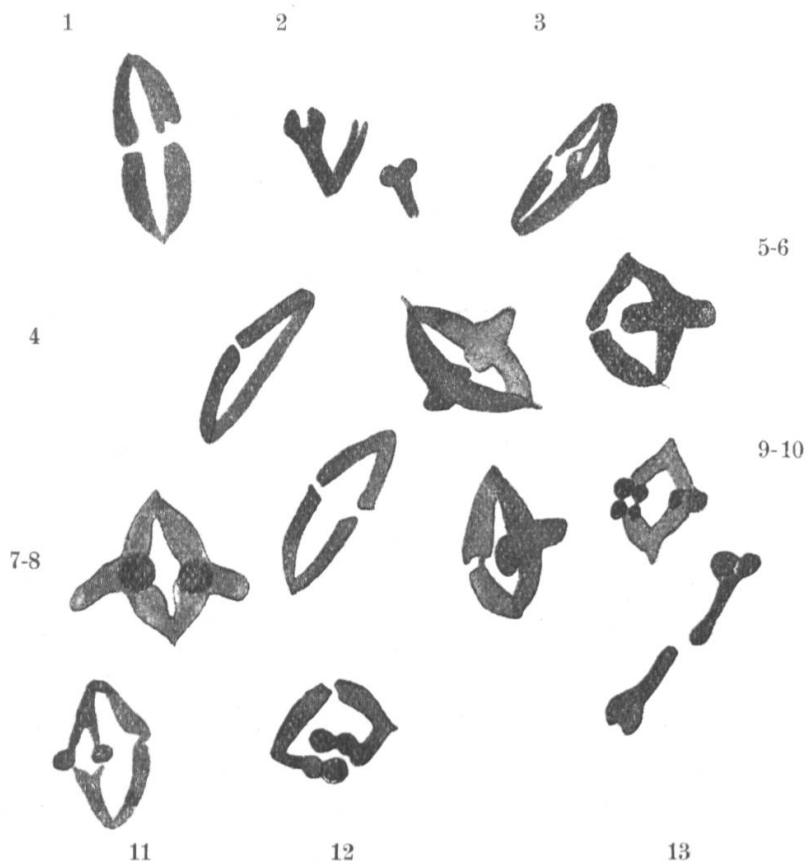


Fig. 7. — Divers aspects des staurosomes en voie de division : 1, 4, 8, dans lesquels on ne voit pas les chatons, contraction maximum ; 2 deux demi-staurosomes avec chatons arrondis d'un côté ; 3, Id. avec fenêtre et inégalité de la segmentation ; 5, staurosome à 4 chatons ; 6, Id. mais déjà segmenté d'un côté ; 7, staurosome en situation normale avec 4 chatons ; 9, Id. ; 10, Id. avec chatons à gauche en voie de division ; 11, Id. plus avancé ; 12, anomalie ; 13, deux bouts de demi-staurosomes.

Assez souvent, la libération du staurososome s'est faite transversalement d'un côté ; on voit encore à l'extrémité de ce corps, qui maintenant est en ruban, les deux chatons terminaux, tandis que de l'autre côté, la segmentation est plus retardée (fig. 4 (3, 4, 5); fig. 5 (7, 8, 9); fig. 8 (7, 2); fig. 13 (2, 6)). (Cfr. Kazuo Gotoh, Tokyo Bot. Mag. (1924), 138) <sup>1</sup> et <sup>2</sup>.

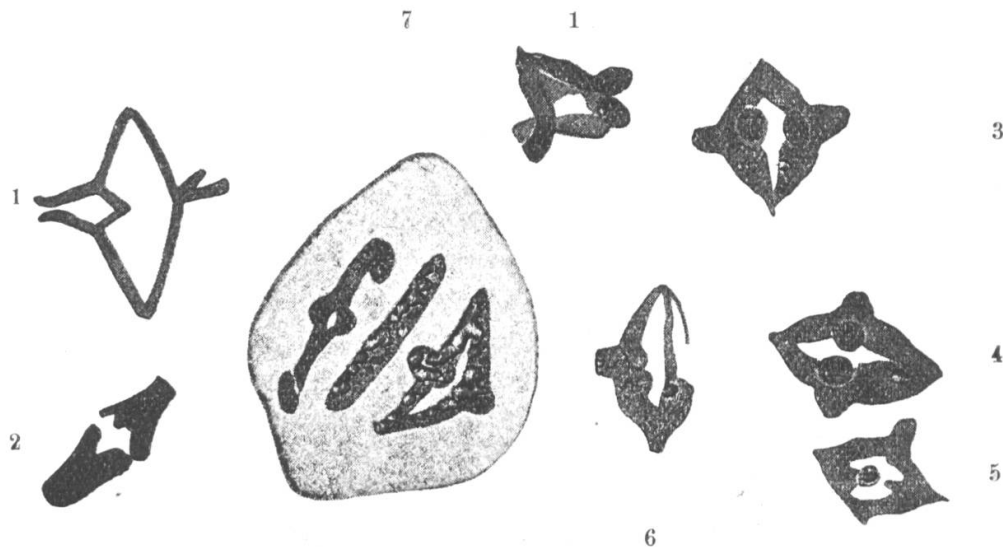


Fig. 8. — 1, staurososome à jambages minces, en voie de division, à gauche segmentation des chatons ; 2, portion de st. en voie de division des chatons ; 3, 4, staurososome avec ses 4 chatons ; 5, 6, commencement de la division ; 7 ; cellule avec divers aspects des staurosomes, celui de gauche ayant été brisé d'un côté.

Il résulte déjà de ces observations que jamais, dans l'*Allium ursinum*, les bivalents ne viennent se placer dans l'équateur du fuseau hétérotypique en véritable superposition simple. Jamais ces bivalents ne viennent se placer *par leurs bouts* contre le fuseau, mais toujours par leur partie médiane (fig. 3). C'est ce qu'avait vu clairement Mlle Bonnevie. Les figures si souvent répétées de Grégoire (par exemple dans *Tischler*, fig. 276, p. 420), ne s'appliquent pas à ce type et sans doute ne s'appliquent réellement à aucun cas, ne représentant pas le comportement des « tétrades » (staurosomes) à la métaphase. Il suffit de parcourir les pages consacrées par *Tischler* à cette phase (l. c. 420 et fig. 276), intitulée : « Typische Superposition der Chromosomen ». J'aurais hésité à venir m'opposer à une théorie et à une description de ce stade, empruntés aux

<sup>1</sup> Voir aussi : Jennings, H. S. Crossingover and the theory that genes are arranged in the Chromosomes in serial order. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 9 (1923), 141.

<sup>2</sup> Some consequences of different extents of interference in the crossing-over of the genes, l. c. 9 (1923), 147.

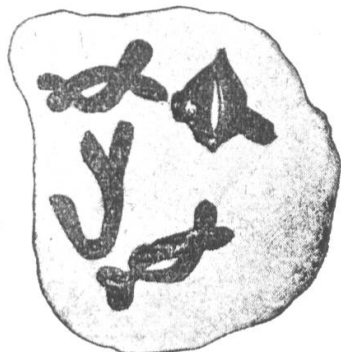


Fig. 9. — Evolution du staurosome et stades divers des dyades enroulés (l'un en y)

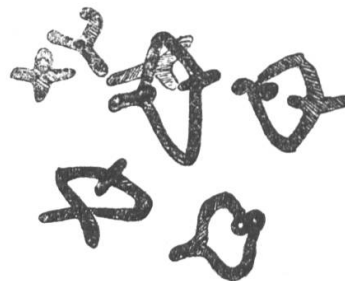


Fig. 10. — Divers aspects de staurosomes particulièrement minces et peu contractés (cas rare mais très démonstratif. (cfr. fig. 8 (4)).

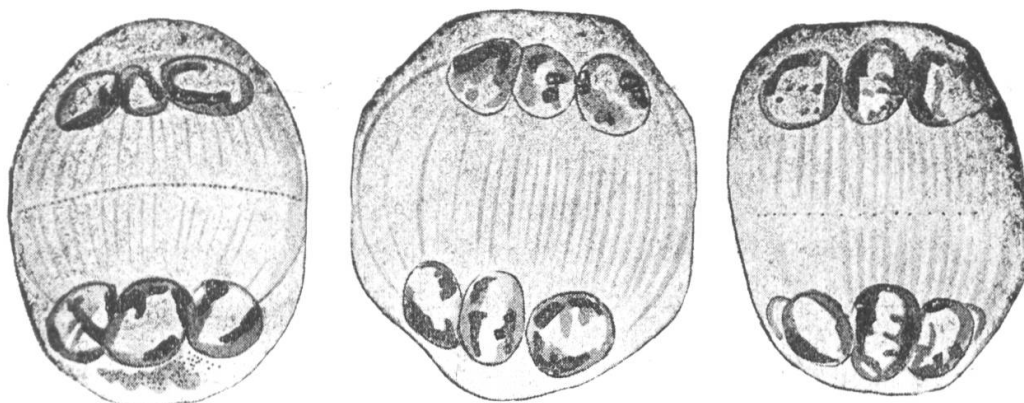


Fig. 11. — Trois aspects de la première division à la télophase, caryomérites encore indépendantes.

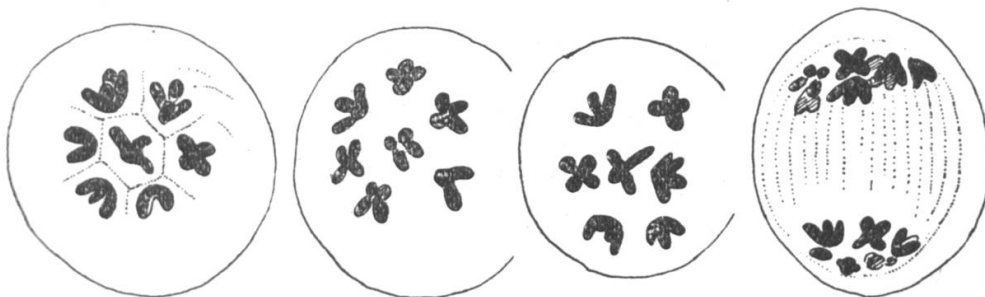


Fig. 12. — Téléphase hétérotypique; 1, vue du sommet avec limite de chaque vacuole, karyomérite; 2, 3, deux aspects d'un jeu réduit avec l'indication des schizosomes, 4, téléphase précoce.

travaux du grand cytologue de Louvain, si je n'avais dû me convaincre, par l'examen de milliers de figures caryocinétiques, dans l'*Allium ursinum*, de l'universalité du phénomène, tel que je viens de le décrire d'après les tétraspores de cette plante.

Si l'on fait la supposition, qui a été souvent proposée et qui correspond à la doctrine courante, que les chromosomes appariés sont bien des « *gemini* », c'est-à-dire des chromosomes homologues provenant, par héritage, des deux parents et qu'après les vicissitudes du développement végétatif, ils réapparaissent avec leurs déterminants (leurs gènes) arrangées comme précédemment, le mode de division que je viens de décrire ne peut être simplement réducteur, mais il serait accompagné d'une chiasmotypie qui est annoncée dès la diakinèse par l'entrecroisement des chromosomes, mais qui n'est effective qu'à la métaphase, par la segmentation équatoriale des staurosomes.

On est dès lors en droit de se demander si l'image qu'on s'est faite, d'ailleurs volontairement ou involontairement confuse, du comportement des bivalents, à la métaphase chez les plantes et chez les animaux, est conforme à la réalité ? Il devient dès lors nécessaire de revoir ce point particulier. Toute la question de la chiasmotypie observée, et nous pensons être les seuls à l'avoir poursuivie dans un exemple inéquivoque, repose sur la connaissance exacte de l'évolution de dyades à partir du stade strepsinema dès le

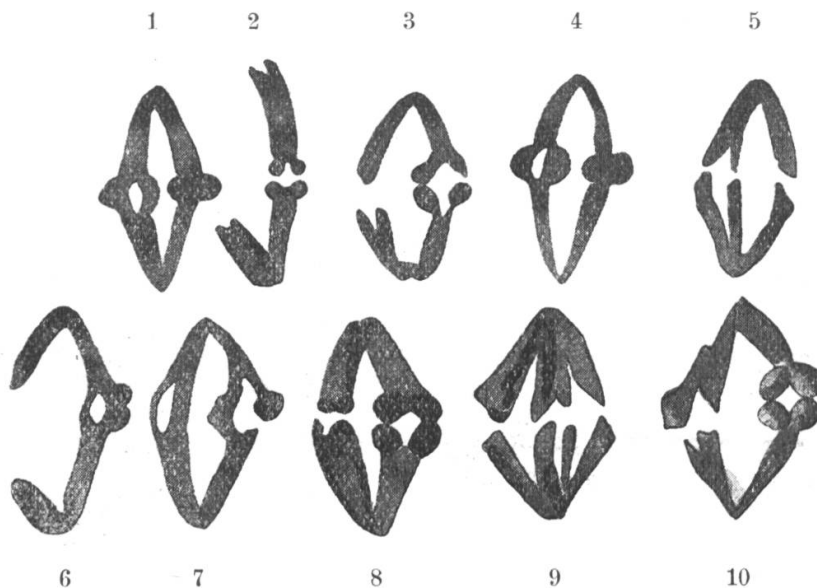


Fig. 13. — Divers aspects des staurosomes en voie de division : on voit clairement le mode de formation des 4 chatons aux dépens de deux bouts — aussi asymétrie du staurosome.

stade synapsis jusqu'à la métacinèse. On conviendra que ce sont justement ces stades qui manquent dans presque toutes les descriptions de la mitose réductrice, dite de maturation, faites par les divers auteurs.

Après mes études sur l'*Allium ursinum*, j'ai peine à comprendre comment de si habiles cytologistes ont pu négliger ce point essentiel.

Il suffit de consulter les ouvrages généraux les plus récents sur cette matière pour se rendre compte que, ou bien (Tischler, l.c.) ils évitent d'insister trop particulièrement sur ce point (v. l. c. p. 420), ou bien ils renvoient aux travaux classiques de Grégoire. Voyez, en effet, la fig. 276 intitulée : « Typische Superposition der Chromosomen in der heterotypen Metaphase », qui répète une figure publiée par Grégoire dans son travail bien connu (*La Cellule*, 22 (1905), p. 234, fig. 12).

La question capitale est celle qui concerne l'insertion des chromosomes univalents l'un par rapport à l'autre et l'orientation du bivalent (des gemini) au fuseau pendant la métaphase. Dans les résumés classiques de Wilson et de Sharp, on ne trouve aucune description circonstanciée qui expliquerait l'évolution continue des bivalents jusqu'au début de l'anaphase. Il est vrai qu'à défaut d'une description des stades successifs, les auteurs ont donné des figurations schématiques qui sont sensées remplacer les représentations d'après l'observation directe. (Cfr. Wilson (1919) et Sharp).

Il nous faut donc revenir aux études classiques de Grégoire. Comment se disposent, par rapport au fuseau, les deux bouts de chaque chromosome bivalent ? Avec raison, ce savant rejette (232) la théorie de la juxtaposition de Belajeff. (1894-1898) (Cfr. aussi Wilson, l. c. 270, fig. N. 9). de Dixon (1895-1901), Andrews (1901) pour adopter celle de la superposition (l. c. 233), c'est-à-dire : « une insertion telle que les deux branches se trouvent à la métaphase superposées l'une à l'autre et orientées vers deux poles différents (fig. 8, e). Ce sont ces deux branches qui se séparent l'une de l'autre à l'anaphase et elles constituent les chromosomes filles (I, fig. 8, f) ». Il suffit de comparer le schéma donné par Grégoire avec les figures 10 et 11-12 du même auteur pour saisir que, dans son esprit, ce stade est obscur et qu'il y a substitution d'une vue de l'esprit à la réalité observée, mais incomplètement comprise et inexactement interprétée.

On ne voit dans ces recherches aucune tentative réussie d'expliquer la formation et l'origine si habituelle des staurosomes en espèce de tétrades à la métaphase. Et pourtant chez tous les auteurs<sup>1</sup>, on constate que selon leurs observations, il y a toujours (?) à ce stade, contraction des gemini (des bivalents) en espèces de corps plus ou moins cruciformes et en nombre réduit. C'est à ce moment surtout qu'on peut compter le nombre des gemini disposés à l'équateur, lorsque la section permet de les observer à partir d'un des pôles.

Voici donc un objet qui se prête admirablement à cette enquête et à propos duquel nous apprenons que la première division (cinèse de maturation) n'est pas uniquement un décollement de deux univalents, simplement superposés, mais la segmentation d'un complexe, le staurosome.

Chez l'*Allium ursinum*, jamais non plus, on n'observe que ces bivalents (gemini) viendraient se disposer de manière variée au fuseau, tantôt par l'un des bouts, tantôt dans une situation intermédiaire.

Toujours à la métaphase, les staurosomes et il n'y a à ce stade jamais autre chose, se placent comme il a été dit, leur portion coudée de chaque côté étant, par sa partie médiane, accolée au fuseau et s'y attachant (autant qu'il paraît) par un petit processus en pointe (fig. 3).

L'insertion médiane, bien constatée ici, est-elle générale ? On sait que Grégoire a décrit des insertions autres, par les bouts. Mais j'ai l'impression que lorsque les auteurs ont cru voir une insertion par bouts et non médiane, c'est que les staurosomes sont à bras horizontaux, très allongés et qu'il est dès lors difficile de déterminer la situation exacte des bouts et de la zone médiane par rapport à la situation au fuseau et surtout si ces bouts sont courbés vers l'extérieur. Ainsi dans les explications de Janssens (1924).

Peu après, on les trouve disposés en deux groupes de 7. Car le chiffre des staurosomes (bivalents) comme des réduits, est de 7 (fig. 6, 12). Nous en avons compté des centaines de cas. Il n'y a aucun doute à ce sujet et le nombre de 8 indiqué par les auteurs est une erreur ou est particulier à une race d'*Allium ursinum*<sup>2</sup> qui serait différente de la nôtre ?

<sup>1</sup> E. B. WILSON, *The cell in development and inheritance*, New-York (1919) II Ed., fig. 128, 135, etc. SHARP, *An Introduction to Cytology* (1921) New-York.

<sup>2</sup> MYAKE K. est le premier qui ait constaté, dans le genre *Allium*, une espèce à 7 chromosomes au stade haploïque. *Jahrb. f. w. Bot.* 43.

Mais cela est peu probable, car nous avons étudié la sporogénèse de cette plante à partir de localités différentes et toujours avec le même résultat<sup>1</sup>.

Ces chromosomes réduits (schizosomes) dédoublés ne le sont jamais complètement, leurs jambages sont soudés par le sommet (coude) et leurs branches divergentes (fig. 6, 12). De profil, ils sont en cloche ; vus de l'intérieur ils se présentent comme une étoile à 4 branches courtes. Ces chromosomes, dédoublés en partie, viennent se placer vers les pôles et s'y disposent au-dessous du sommet en une couronne de 6 schizosomes entourant un chromosome central (schizosome) (fig. 6 et 12). Chaque système campanulé constitue bientôt une espèce de vésicule (karyomérites ou idiomères) (fig. 11), tandis que les 4 branches s'alvéolisent et par leurs indentations margina-

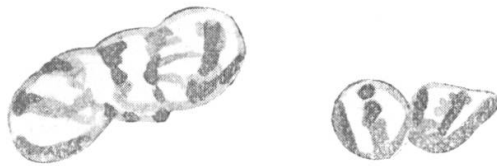


Fig. 14. — Fusion de carymerites (cfr. fig. 11)

les, maintenant visibles, sont faiblement anastomosés. Enfin se fait la fusion de ces karyo-vacuoles individuelles en une vacuole générale (fig. 13), la membrane du noyau.

Il semble que ce phénomène peu connu ait été observé pour la première fois par Conklin (1902) chez les animaux (*Crepidula*). V. Grégoire et A. Wygaerts, ont publié, sous le titre de : « Reconstitution des noyaux et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques (*Trillium cernuum*) et télophase homéotypique dans le *Trillium cernuum* » une observation analogue quoiqu'incomplète. « N'ayant pas observé le début de la télophase, nous ne saurions dire si parfois il se forme autant de vésicules que de chromosomes, ni si les caryomérites, mono- (ou polychromosomiques) sont souvent au début indépendantes. »<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Ueber Reduktionsteilung, *Jahrb. f. w. Bot.* 43, 103. : « Bei *Allium*-Arten ist bekanntlich die herrschende Zahl 8, ich fand bei *Allium Cepa* u. *A. Victorialis* dieselbe Zahl. Dagegen habe ich bei *Allium Moly* immer nur 7 Doppel Chromosomen anstatt 8 zu sehen bekommen und darf behaupten dass bei dieser Art von *Allium* oder wenigstens bei den von mir untersuchten Individuen, die normale Zahle 7 ist ».

<sup>2</sup> *La Cellule*, 21 (1903), 47.

Wenrich, D. H.<sup>1</sup> (ex Sharp, Lester, W. (1921) An Introduction to Cytology): « In the spermatogonia of the grasshopper, *Phrynotettix* for example, W. has shown that each of the alveolising chromosomes forms its own vesicle about it at telophase, the several vesicles joining to form a common nucleus.... »

« The same condition is found in the nuclei of *Fundulus* (Richards 1917), *Crepidula* (Conklin 1902), and certain fish hybrids (Pinney 1918). For this it is evident that the morphological identity of the chromosomes has not been lost between mitoses, although very different type of organisation has been assumed. <sup>2</sup>»

Chez l'*Allium ursinum*, nous avons bien observé l'indépendance initiale des karyomérites, ainsi que Grégoire et Wygaerts ont proposé de nommer ces vésicules, à la suite d'une notion analogue de Goldschmidt. Mais à la télophase, vers la fin de la première cinèse, ces vésicules se forment autour des bivalents en dédoublement « schizosomes » et constituent autant de noyaux élémentaires qui finalement s'unissent en un noyau commun. On voit clairement comment c'est la chromatine du schizosome en cloche qui forme les montants de cette espèce de lanterne (v. fig. 11 <sup>(3)</sup>). Ces vésicules partielles rappellent aussi les petits noyaux élémentaires qui en vésicules, entourent les chromosomes isolés dans les sporogénèses anormales (de *Hemerocallis fulva*, d'*Oenothera Lamarckiana*), de *Chara*, etc. ou qui naissent sous l'influence d'anesthésiques (*Vicia* d'après Nemeč).

Mais ici, dans l'*Allium ursinum*, nous avons le premier exemple bien observé d'une formation normale de karyomérites à la télophase réductrice et ce phénomène y est si accentué et si général, qu'on doit le considérer comme parfaitement normal. Il faut attribuer cette observation à l'exceptionnelle perfection de la fixation de nos objets et du procédé de coloration. C'est avec raison, selon nous, qu'on a mis de l'importance à ce comportement possible de chaque chromosome ou de chaque groupe de chromosomes de deux, de trois qui, en dehors du noyau définitif ou normal, peuvent constituer des noyaux élémentaires mono- ou poly-chromosomiques. Ceci parle évidemment en faveur de la théorie qui considère chaque

<sup>1</sup> WENRICH, D. H. The individuality of chromosomes. *Bull. Comp. Zoology*, Harvard Coll. 60 (1916), 55, 10 pl.

<sup>2</sup> RICHARDS, The history of the chromosome vesicles in *Fundulus* and the theory of the genetic continuity of chromosomes, *Biolog. Bull.* 32 (1917), 249. — PINNEY, *Journ. Morphol.* 31 (1918), 225.

chromosome comme une unité biologique et génétique et le noyau avec ses chromosomes associés comme une population, comme une association symbiotique de nucléi (karyomérites) élémentaires <sup>1 2 3 4 5</sup>.

Ceci nous amène à la discussion théorique de nos résultats.

### Discussion des résultats

On a déjà souvent décrit, dès les approches du stade synapsis, l'apparition des filaments allongés *leptotènes* qui se disposent plus ou moins par paires. Au stade *syn psis*, qui ne se marque pas toujours clairement dans nos objets, qui peut faire défaut, et qui est sans doute un stade particulièrement sensible aux réactifs en raison de certaines dispositions osmotiques et colloïdales, on reconnaît aussi, dans beaucoup de cellules, que les filaments du peloton sont



Fig. 15. — Divers stades d'appariement des univalents depuis le s. leptotène, les filets soudés à l'un des bouts et plus ou moins enroulés, 2, raccourcissement avec enroulement: 3, divers états de dyades peu avant la formation des staurosomes figurés en 1, et 2, 3.

doubles. Cette disposition par paire avant la synapsis, par conséquent dans le prophase précoce est particulièrement évidente ici. H. Lundegårdh <sup>6</sup> pense que dans certains cas, elle se fait encore plus tôt (Zygoténie). Au sortir de la *synapsis*, le stade *pachytène* commence; les chromosomes se sont épaissis et raccourcis au moins de moitié. Dans quelques stades avantageux, on peut déjà

<sup>1</sup> JUEL, H. O. Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* Pringhs. *Jahrb.* 30 (1897), 205.

<sup>2</sup> SCHÜRHOFF, P. Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von *Hemerocallis fulva.*, Pringhs. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 52 (1913), 405, Tab. 5.

<sup>3</sup> DAVIS, B. M. Cytological studies in *Oenothera*. I, Pollen development of *O. grandiflora*. *Ann. of Bot.* 23 (1909), 551.

<sup>4</sup> Id. II. l. c. 24 (1910).

<sup>5</sup> Id. III. l. c. 25 (1911).

<sup>6</sup> Cfr. Zur Kenntnis der heterotypischer Kernteilung, *Archiv. f. Zellforschung* XIII (1914), 147.

constater, à ce moment, que ces paires sont au nombre de 7 et qu'elles sont reliées les unes aux autres par des anastomoses d'une substance visqueuse et hyaline (stade bouquet de certains auteurs). En général, on constate que l'appariement des chromosomes, au stade *leptotène*, s'est fait par une extrémité, tandis que ces derniers, encore filiformes, divergent fortement de l'autre côté. Déjà, dès le début, il y a tendance à l'enroulement en spirale des paires au stade leptotène, le nombre des spires étant ordinairement plus grand au début, ce qui fait que ces paires ont l'apparence de cordeles.

Dans plusieurs travaux récents, on s'est efforcé de découvrir, à ce stade, des anastomoses simples ou multiples entre les univalents filiformes (v. Gelei l. c. et Janssens, 1924). Mais tout en reconnaissant la possibilité d'échanges à ce moment, je n'ai pas eu l'impression, en examinant un grand nombre de préparations, qu'il s'agit, à ce stade, réellement d'un chiasma accompagné d'amputation. Au surplus, durant toute cette phase, la complication est grande et à cause de la disposition embrouillée des chromosomes leptotènes, il est difficile de se faire une idée claire de leur comportement réciproque.

De cet état *stepsinema*, on passe insensiblement, par raccourcissement, au stade *brachynema* et, en même temps, les tours de spires diminuent. Certains auteurs veulent admettre que, durant la synapsis et encore après, il y ait fusion des paires (myxochromosomes) et qu'à ce moment l'individualité des haplochromosomes disparaisse (Bonnevie)<sup>1</sup>, tandis que les autres (Grégoire, en particulier), plus nombreux, admettent une simple juxtaposition suivie d'une disjonction totale au stade métaphase. Dans le premier cas (Bonnevie, etc.), le myxochromosome subirait un clivage longitudinal à la façon d'un chromosome somatique, tandis que, selon Grégoire, il s'agirait simplement d'un décollement des deux chromosomes accolés dans la paire bivalente, donc une pseudo-mitose. C'est cette dernière théorie qui est actuellement plus généralement admise par les botanistes (voir Tischler (1921),

Mais sur ce point, comme sur plusieurs autres, les biologistes ne se sont pas encore entendus. L'objet que nous étudions depuis plusieurs années se prête à éclaircir bien des points contestés de

BONNEVIE, *Arch. f. Zellforschung* 6 (1911) 190.

ce comportement des chromosomes. Selon Belajeff, la seconde division serait transversale et si, depuis la grande étude de Grégoire, la plupart des botanistes se sont rangés à l'opinion de ce dernier, beaucoup de zoologistes admettent cependant, encore aujourd'hui, une division transversale comme possible.

Notre étude de la sporogénèse dans l'*Allium ursinum* est en faveur de l'idée d'un décollement partiel, car dans beaucoup de cellules tétrasporanges, nous avons assisté au progressif relâchement de la spire des paires de chromosomes enroulés, et ceci se passant d'une manière toute différente du clivage des chromosomes dans la caryocinèse somatique.

Les zoologistes surtout ont mis beaucoup d'importance à ce qu'ils ont nommé tétrades (cfr. Wilson, l. c., 248). Mais Grégoire fait peu de cas de ces soi-disant tétrades (l. c. 354)<sup>1</sup> et essaye d'en donner l'explication. Malheureusement, chez lui aussi, l'origine de ces « tétrades » (dyades ou gemini) n'a pas été suivie d'assez près et ne possédant pas tous les stades intermédiaires entre les stades « dyades » et les figures caractéristiques de la métaphase, il n'a pu saisir exactement, malgré qu'en gros il ait vu juste, le mode de formation de ces « tétrades » à partir des « brachysomes » jusqu'au stade « staurosomes » comme nous les appelons.

Nous savons bien qu'il y a un grand danger à vouloir généraliser à tout prix <sup>2</sup>. Mais ici, dans la sporogénèse de l'*Allium ursinum*, les images de la mitose réductrice (dite de maturation), sont si remarquablement nettes et leur interprétation si évidente, que nous pensons pouvoir dire, qu'avec des modifications de détail, sans doute la plupart des images données par l'observation des cinèses de maturation dans les deux règnes s'interpréteront facilement par notre schéma.

Grégoire a insisté avec beaucoup de force sur la théorie de la « superposition » des deux univalents (« gemini ») dans la métaphase de maturation (Meiosis de Farmer). Mais cette théorie, en réalité, est en contradiction avec les observations faites durant le stade pachytène, strepsitène et brachytène. En effet, durant cette succession, les chromosomes paires, dans l'*Allium*, et dans beaucoup de plantes (*Lilium*, *Lactuca*, etc.), et d'animaux (*Cyclops*,

<sup>1</sup> Les résultats acquis sur les cinèses de maturation in « *La Cellule* » XXII (1905) et IIe Mémoire, *Ibid.* (1910).

<sup>2</sup> Cfr. GATES, R. R.

*Gryllotalpa*, *Nereis*, etc.), sont enroulés en spirale l'un sur l'autre ; pour pouvoir présenter sur toute leur longueur la disposition superposée, ils devraient pouvoir se dérouler complètement et s'ordonner symétriquement au-dessus et au-dessous d'un plan équatorial par rapport au fuseau. Or, c'est ce qui n'a pas lieu, parce que, même lorsqu'ils sont dissociés sur la majeure partie de leur longueur, ils restent croisés par leurs extrémités, et autant qu'on peut le supposer, d'après ce qui se passe dans l'*Allium ursinum*, ils sont soudés, pour le moins, au point de contact de l'enjambement. On ne voit pas très bien comment les deux bouts croisés pourraient devenir simplement superposés, même s'ils se raccourcissaient beaucoup. C'est ce que Gates semble avoir bien compris dans ses remarques sur la « meiosis » de *Lactuca* (l. c. 1922). Dans les cas où les bouts paraissent finalement superposés, ils ne le sont qu'à la suite d'une torsion de ces extrémités à partir du point d'enjambement. Nous avons vu que ces bouts se disposent, dans la majorité des cas, en réalité, côte à côte et par une courbure respective, à partir du point de soudure, l'un se relève, tandis que l'autre s'abaisse.<sup>1</sup>

Donc chez l'*Allium ursinum*, le problème de la disposition simple ne se pose pas, parce qu'il n'y a jamais de réelle superposition simple et que si l'on voulait absolument trouver des raisons en faveur d'une théorie du simple décollement, il faudrait, ici au moins, montrer comment cet enjambement des extrémités se défait et amène à l'indépendance des chromosomes, provisoirement appariés. Or, cela ne se voit pas puisqu'il y a en réalité un clivage qui passe par l'équateur, lequel clivage segmente ces chatons transversalement et non pas une libération de ces extrémités par simple décollement.

Voilà des raisons qui me semblent militer en faveur d'une sérieuse revision des phénomènes de détail concernant la métaphase de la cinèse de maturation et qui nécessiteraient aussi une claire description du mode de formation, dans d'autres espèces aussi, des dyades en croix, les staurosomes (fausses-tétrades des auteurs).

Selon nous, à l'équateur du staurosome il y a les 4 chatons qui représentent les bouts des deux chromosomes univalents enroulés ou en enjambement. En cherchant dans les dessins des auteurs,

<sup>1</sup> Comparez aussi les figures données par Janssens Fr. A. (*Allium cepa*) dans le grand mémoire cité plus bas (1924) et qu'il considère comme appartenant à l'anaphase, alors que selon moi, elles sont préparatoires aux staurosomes, l. c. Pl. II, fig. 41. B.

on voit que de semblables structures existent aussi autre part. Voyez, en effet, les figures 65 et 66 données par Grégoire pour les *Lilium speciosum* et *Lilium Martagon*, vid. 71 : *Stenobothrus* (ex Davis), fig. 74, ex Janssens et Dumez et surtout la fig. 83, tirée de (Schreiner, ob.), 85 et 86 b. *Allolobophora* (de Foot et Strobell, etc.).

Voyez aussi les dessins donnés par Janssens dans son fameux Mémoire sur la Chiasmotypie qui, en principe, correspondent, pour des objets zoologiques, et toute différence de dimensions mise à part, à ceux que nous publions ici.

Nos recherches ne sont donc pas en faveur d'une explication morphologique d'un « crossing-over » suivi d'amputation, qui précéderait la métaphase de la division de maturation.

Mais nous ne voulons pas passer sous silence que, sous l'influence de l'ingénieuse théorie de Morgan, plusieurs auteurs se sont rangés sous cette bannière. N'oublions pas non plus Janssens, le vrai fondateur de la théorie de chiasmotypie, lequel localise le chiasma à un stade « strepsinema » et qui suppose plusieurs enjambements possibles à ce stade.

D'ailleurs Janssens<sup>1</sup>, plus tard, s'est encore affirmé dans le même sens.

Mais Tischler, qui expose succinctement cette théorie et qui rappelle les objections de Wilson et Morgan à la manière de voir de Janssens (cfr. Wilson E. B., Morgan, T. H. Chiasmotypie and crossing-over. *Amer. Nat.* 54 (1920) 193, fig. 8), dit :

« Ueberhaupt liegt hier der Haupteinwand, der gegen die Chiasmotypie gemacht werden kann. Sie ist zum mindesten für das Pflanzenreich noch an keinem einzigen Beispiel exakt bewiesen. Es handelt sich also um geistreiche Forderungen, vergleichbar denen von Weissmann, die bei einer Verifizierung vieles erklären würden. Aber die Morphologie hinkt der Theorie hier wieder einmal nach. So wollen wir die Folgerungen denn auch lieber später erörtern und jetzt uns darauf beschränken mit allem Nachdruck hervorzuheben, dass hier z. Z. das wichtigste morphologisch-Karyologische Problem liegt. Lösbar erscheint es mir am ersten, wenn man sich an Pflanzen mit wenig und grossen Chromosomen hält (l. c. *Allgemeine Karyologie* (1921-1922) 397) ».

<sup>1</sup> *Compte rendu. Soc. biologie, Paris*, 82 (1919), 930.

Mais Tischler, qui reconnaît que le crossing-over n'a pas été observé avec certitude dans le règne végétal, serait plutôt d'avis de placer la chiasmotypie supposée à un moment voisin de la « Synapsis » :

« Es ist wohl müssig, jetzt schon darüber viel zu spekulieren zu wollen, wo sich denn eigentlich das durch die Chiasmotypie bedingte Crossing-over befinden müsse, nur dass es nicht in der Diakinese oder kurz vorher sein kann wie es Janssens<sup>1</sup> ursprünglich wollte scheint mir festzustehen ».

Il dit aussi autre part : Le travail de Janssen est surtout théorique et n'amène pas d'observations nouvelles.<sup>1</sup>

« Müller meinte noch vor nicht langer Zeit, eine Entscheidung, ob nicht zuweilen, doch das « Strepsinema » erst den Austausch vornehmen könne, sei noch nicht erwiesen. Das ist zuzugeben und für das in Fig. 388 C. abgebildete Schema wäre ein so spätes « Crossing-over » entschieden günstiger. In der Diakinese ist wohl unter allen Umständen der Faktorenaustausch beendet. »

Gelei<sup>2</sup>, sans cependant y insister beaucoup, croit avoir observé dans ses consciencieuses études de cytologie sur *Dendrocoelum* un crossing-over au stade précoce du leptonema :

« Die Doppelfäden büssen durch diese engere Konjugation (il s'agit du rapprochement des filaments chromosomiques au stade leptotène) von ihrem Doppelcharakter nichts ein ; eine scharfe Längslichtung in der Mitte bleibt erhalten, doch scheint sie zwischen den gegenseitigen Chromiolen durch Andeutung von Brücken durchsetzt zu sein. »

Krönig, F.<sup>3</sup> se rapprocherait de nos propres constatations :

« Indessen will ich vorweg betonen, dass ich bei keinem der hier behandelten Nematoden irgend ein Anzeichen gefunden habe, dass hier kurz vor den Reifeteilungen ein Faktorenaustausch durch Chiasmotypie im Bereich der Möglichkeit liegt. Nur eine Neukombination könnte nur das Ausziehen der Chromosomen in der späten Metaphase der ersten Reifeteilung - wie Fig. 11 - in Betracht kommen, indem hier die Trennung der Konjuganten vor sich gehen

<sup>1</sup> JANSSENS. Une formule simple exprimant ce qui se passe en réalité lors de la « chiasmotypie » dans les deux cinèses de maturation. *Compte rendu. Soc. biolog.*, Paris, 82 (1919), 930-934.

<sup>2</sup> GELEI, J. Weitere Studien über die Oogenese des *Dendrocoelum lacteum*. — II. Die Längskonjugation des Chromosomen. *Archiv. f. Zellforschung*. Bd. 16, S. 18-169, Tab. 6.

<sup>3</sup> KRÖNIG F. Studien zur Chromatinreifung der Keimzellen. Die Tetradenbildung etc., l. c. 81 und Reifeteilung bei einigen Nematoden. *Archiv. f. Zellforschung* (192).

könnte, dass einer der Konjuganten seinem Partner ein Chromosomenstück und damit ein Gen oder Faktor entreissen könnte, so dass ähnliche Kombinationen resultieren würden wie sie Lotsy in seiner Arbeit « Over de Mogelijkheid van intranucleaire kruising by Homozygoten » entwickelt (*Geneica*, Bd. I.).

Jedenfalls wäre ein derartiger Austausch eventuell bei der Erklärung von quantitativen Mutanten im Auge zu behalten. Es würden eben zuweilen Gameten zur Ausbildung gelangen, von denen die eine durch den Verlust eines Faktors oder auch eines Teiles desselben (quantitativ) ausgezeichnet wäre, während die andere diesen Faktor doppelt oder mindestens in grösserer Quantität enthielte.

Ob nun ein Faktor sein müsste, der unter der Voraussetzung der von Morgan postulierten linearen Anordnung der Gene im Chromosom am Ende desselben zu suchen sein würde oder aber ob der Faktor auch in der Mitte stammen könnte, wäre eine zweite Frage (l. c. 82). »

Gates et Rees<sup>1</sup> ont aussi considéré cette question du chiasma :

« The cytological phenomenon described by Janssens (1909) as chiasmotypy has been much discussed in recent years as the possible physical basis of the genetical phenomena of crossing-over, particularly in *Drosophila* (Morgan, 1909). As Wilson (1920) has recently pointed out, the original scheme of Janssens involved four strands in a bivalent chromosome, and Morgan (1919) has shown how on the parasynaptic theory with four parallel strands various distributions of the segments of the four chromatids might result. Wilson, who adheres to the parasynaptic method of heterotype chromosome formation in animals, concludes that Janssens's interpretation of chiasmotypy can only be harmonized with the conclusions of other observers regarding the formation of rings by assuming that the chiasmotypy has taken place during a streptinema stage prior to the straight, longitudinally divided threads from which the rings arise. He further says (p. 208) : No observer, so far as I know, has yet seen a process of true crossing-over (recombination) by means of torsion, chiasma formation, and secondary splitting apart. The torsion described in this

<sup>1</sup> GATES and REES. A Cytological study of pollen development in *Lactuca*. *Annals of Botany*, 35 (1922), 388. Chromosome Twisting and Chiasmotypy.

paper as occurring during and after the looped stage of the pachynema if followed by breaking across the segments and crossing-over, as appears clearly to be the case in some instances, furnishes exactly the type of redistribution called for, but is obviously quite a different thing from the chiasmotypy of Janssens. This type of twisting is common enough in plant chromosomes during this period. The absence of evidence of such a process in animal chromosomes leads Wilson to suggest that the crossing-over phenomena may find their basis in some process of torsion during or after synapsis. He even suggests some internal process of torsion or rotation in the early pachytene stage before the duality of the diplotene thread becomes externally visible. The clear evidence of torsion in plant chromosomes makes it probable that a similar basis for crossing-over will be found in animal where the phenomenon has been analysed genetically on a large scale.»

Il nous sera bien difficile, semble-t-il, de dire quelque chose de nouveau sur la théorie de la chiasmotypie appliquée à la génétique, telle qu'elle a été esquissée par Janssens<sup>1</sup> et élaborée à partir des mutants de *Drosophila* analysés par Morgan et ses collaborateurs. Mais, d'un consentement unanime, on doit reconnaître que cette théorie du crossing-over est surtout une vue de l'esprit, la réalité de l'enjambement des chromosomes durant la mitose de maturation de cette espèce, n'ayant pas été étayée sur des observations cytologiques.

On voit donc que certains auteurs ne répugnent pas de chercher à la métakinèse la possibilité d'un chiasma, ainsi Gates, Kröning, etc.

Tischler qui, habituellement, s'efforce d'être critique, ne veut rien savoir d'un chiasma qui se ferait à la diakinèse selon le schéma de Janssens, combien moins d'un échange qui aurait lieu au moment de la formation des fausses-tétrades. Pour lui, le « crossing-over » doit se faire à la synapsis « worunter ich die Stadien des Leptotäns bis zum frühen Diplotän verstehe. »

La chiasmotypie suppose, on le sait, un arrangement linéaire des gènes ou des groupes de gènes dans les chromosomes qui s'apparient et qui, par l'enjambement supposé, arrivent à s'amputer mutuellement.

L'École américaine affirme que cette chiasmotypie ne peut se faire que pendant que les chromosomes sont encore allongés, par

<sup>1</sup> La théorie de la chiasmotypie, *La Cellule* XXV (1909), Planche I, fig. 14, 19, 21, 24 et 30.

exemple au stade « strepsinema ». Janssens, qui l'a inventée, était en fait, du même avis quand même les *phénomènes observés* par lui durant la mitose de maturation du *Batracoseps attenuatus* se rapprochent de ceux observés par nous-mêmes dans l'*Allium ursinum* et qu'en bonne logique il eût dû, me semble-t-il, arriver aux mêmes conclusions que nous, puisqu'il place la chiasmotypie au stade d'enroulement des chromosomes (dyades en anneau (schémas XII et XIII, l. c. 400) et qu'il suppose plusieurs enjambements possibles. On comprend difficilement que les auteurs américains l'aient fort critiqué. C'est donc bien à lui qu'est due cette ingénieuse théorie de l'amputation qui a été si savamment développée par l'école de Morgan.

Mais voici que la théorie de la chiasmotypie multiple de Janssens ne paraît pas correspondre aux faits observés. Dans nos préparations, rien ne parle en faveur d'une amputation réalisée à ce stade et surtout en faveur d'une idée défendue aussi par le même auteur qu'à ce moment déjà il y aurait une division longitudinale des chromosomes univalents, ce qui doit être supposé si l'on veut satisfaire aux schémas de Janssens (cfr. p. 400).

Ces lignes étaient écrites et ma première note publiée, lorsque j'ai eu connaissance du grand Mémoire de Janssens, publié en 1924 à propos de la Spermatogenèse dans deux insectes : 1<sup>o</sup>. *Stetophyma grossum* (L.) et 2<sup>o</sup>. *Chathippus parallelus* (Zetterstedt). Ce très beau travail accompagné de superbes planches, sera sans nul doute très remarqué. L'auteur admet dans ses conclusions, la parasyndèse temporaire des filaments leptotènes ; il ne s'agit pas alors de vraie réduction, mais d'une pseudo-réduction, d'où les chromosomes se dégagent pendant un stade diptotène ou strepsitène, pour produire des dyades, dont chacune représente deux chromosomes plus ou moins intimement associés (l. c. 251).

Mais elle n'admet pas que le chromosome soit une entité « ne varietur », le chromosome qu'un individu transmettra à sa progéniture n'est pas nécessairement identique à celui qu'il a reçu par amphimixie.

Il admet aussi, à la suite de Roux, l'arrangement linéaire des segments (Weissmann). Il croit avoir reconnu ces segments (l. c. fig. 11).

Ces segments, et c'est là l'essence même de la chiasmotypie, peuvent s'interchanger entre chromosomes allelomorphes. Ces

échanges se font pendant les divers stades des cinèses de maturation. Selon Plough<sup>1</sup>, ce serait à ces mêmes moments que se produirait le crossing-over dans le *Drosophila melanogaster*.

A quel moment se produit la chiasmotypie ? Selon Janssens, on observe des croisements chromosomiaux à tous les stades des cinèses de maturation.

D'accord avec Morgan, il admet que les enjambements observés dans les stades très primitifs, entre filaments très fins en dehors ou avant la parasyndèse doivent être considérés comme amenant à un « crossing-over » et que ces enjambements sont une des formes de la chiasmotypie.

Mais il décrit des enjambements multiples se faisant à des stades divers, que je considère comme d'interprétation douteuse à cause de la difficulté qu'il y a de déterminer ce qui revient à chaque chromosome. Enfin, il discute de l'insertion des chromosomes selon le type terminal subterminal et médian. Nous n'avons jamais vu autre chose dans l'*Allium ursinum* que l'insertion médiane. Il cite aussi des stades qui se rattachent à ceux déjà décrits précédemment par lui et qui s'apparentent à ceux qu'on observe dans l'*Allium ursinum* (cfr. schéma 31-34 dans le No 34, on voit des figures asymétriques comme nous en avons aussi constatées dans l'*Allium ursinum* (XXXII, a, a', b.)<sup>2</sup>

Selon nous, d'après les observations certaines et inéquivoques de la cinèse de maturation des tétrasporanges mâles de l'*Allium ursinum*, la division longitudinale (la division dite homéotypique, la seconde) n'est commencée qu'à la métaphase et tout le phénomène de la réduction et de l'ultime clivage longitudinal, en réalité, représentent une série de phénomènes plus compliqués qu'on ne l'a cru jusqu'ici.

Si l'on voulait, dès lors, essayer d'accorder les faits morphologiques aux hypothèses imposées par l'analyse génétique des *Drosophila* et de leurs mutants, il faudrait reviser avec soin nos connaissances au sujet de la formation des paires « gemini », des « dyades » et des « fausses-tétrades ».

<sup>1</sup> PLOUGH, H. H. The effect of temperature on crossing over. *Journ. exp. Zoolog.* (*Drosophila melanogaster*), 24 (1917).

<sup>2</sup> JANSSENS, F. A. La chiasmotypie dans les insectes. *La Cellule*, vol. 34 (1924), 136-359, avec dessins dans le texte et 16 planches, plus 5 planches schématiques. IIIe partie. Considérations générales sur la chiasmotypie, l. c. 250.

En nous tenant aux faits observés chez l'*Allium ursinum*, on peut résumer de la manière suivante : Il n'y a aucune preuve d'une véritable chiasmotypie, avec amputation, avant le stade « pachytène » ; jusqu'alors, il y avait accolement et enroulement des chromosomes, leptotènes-paires (disomes). Dès l'écartement de la partie moyenne des chromosomes, au cours de l'évolution du stade strepsinema, on constate avec certitude chez l'*Allium ursinum*, une soudure aux enjambements, une vraie soudure de chaque côté. Si cette soudure n'existait pas, par la formation d'un coude, on verrait les extrémités se dérouler, se disjoindre ou glisser plus ou moins l'une sur l'autre. Cela n'a pas lieu et le point de jonction reste sensiblement constant. Cela, chez *Allium ursinum*, est un fait expérimental, dûment constaté et indubitable.

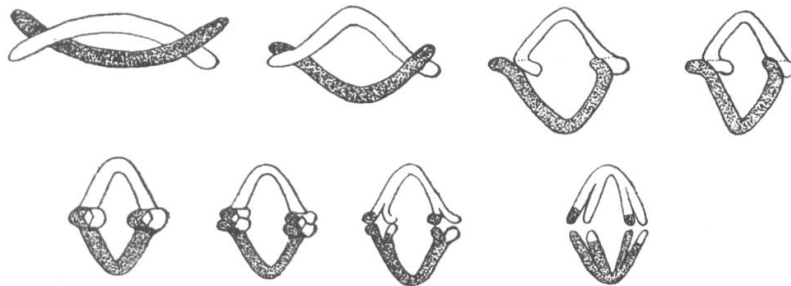


Fig. 16. — Schema représentant la chiasmotypie dans l'*Allium ursinum*.

Par la division dite hétérotypique et le clivage longitudinal du demi-staurososome, naissent des paires de chromosomes dits « univalents » de 4 catégories. Je dis 4 catégories, parce que quelque soit la théorie à laquelle on semble se rattacher, qu'on accepte celle de l'arrangement linéaire de Morgan ou un arrangement d'un autre ordre (tout arrangement régulier est susceptible d'être exprimé mathématiquement par un graphique linéaire), les chromosomes résultants sont, dans le cas choisi et représenté par le schéma, de 4 catégories un droit (d.) et un gauche (l.) dans chaque série, la région moyenne de ces chromosomes pouvant être considérée comme équivalente dans les deux chromosomes d'une paire. Selon le schéma, il y a pour chaque staurososome 4 catégories d'univalents se répartissant après l'intercinèse aux tétraspores. En supposant que la distribution de ces univalents se fasse aux deux spores sans qu'il intervienne des complications provenant d'affinités préférentielles, les staurosomes étant au nombre de 7, il y aura une foule de types possibles de microspores, selon la loi de permutation.

Il découle de ce qui vient d'être exposé que la chiasmotypie, réellement observée dans l'*Allium ursinum*, si l'on admet que par elle, certains gènes sont transférés d'un chromosome à l'autre, ne nous donne pas nécessairement une explication du « crossing-over » selon Morgan et sa distribution statistique. Mais elle nous fait entrevoir la possibilité d'une incessante variation dans la composition des chromosomes lesquels ne sont pas constants, mais modifiables à chaque cinèse de maturation. Nous trouvons une idée semblable, signalée par Janssens dans son Mémoire de 1924 (p. 302).

« Ce ne sont pas leurs chromosomes propres que les parents passent aux zygotes, mais bien ceux qui résultent de la chiasmotypie qui les a profondément transformés. A ce point de vue, le nouvel individu sera bien plutôt un élément nouveau dans sa race qu'un fils de ses parents. De là, la possibilité de variations dans des proportions très puissantes..... ».

Il va de soi que lorsqu'il s'agit d'une cinèse de maturation comme celle que nous venons de décrire et par laquelle se disjoint la contribution parentale, elle ne peut amener à la formation de mutations visibles, puisque les deux gamètes qui ont concouru à la formation de la zygote (état diploïque) étaient, appartenant à une homozygote, ou identiques ou à peine dissemblables. Mais si pour une cause ou pour une autre, il y a accouplement de variétés morphologiquement ou physiologiquement différentes, la chiasmotypie est susceptible de faire prévoir un nombre considérable de petites ou fortes déviations. Ordinairement, par l'interpollinisation dans une population quasi homogène, il y aura constitution d'un grand nombre de nouvelles combinaisons dues en partie à la répartition libre des chromosomes au moment de la formation définitive des tétraspores, dues en partie à la possibilité du chiasma tel que nous venons de le décrire pour l'*Allium ursinum*.



Fig. 17 — Staurosomes divers ; 1, montrant les chatons ; 2, avec divergence (à gauche) et division des chatons en 4 (avec fenêtre médiane) ; 3, stade aberrant ; 4, à gauche les deux bouts non divisés, à droite divisés (4 boutons) ; 4, il y a eu séparation d'un côté, de là l'apparence ruban du staurosome non encore complètement dédoublé ; 5, staurosome avec ses 4 chatons équatoriaux.

Longtemps j'ai cru utile d'essayer de serrer de près la question des lignées pures, plus particulièrement dans le monde des micro-organismes. On doit reconnaître que les sélections, à partir de la cellule unique, aboutissent à des lignées pures (clones) qui paraissent, au point de vue de l'évaluation de certains caractères choisis, constituer des races constantes. Mais comme je le disais en 1913, il est difficile de concilier l'idée de la constance, déterminée expérimentalement, des lignées pures (dans le sens de E. Chr. Hansen et de Johannsen) et l'existence d'un nombre illimité de races élémentaires dont l'origine doit être cherchée. Voyez l'infinie variété de formes et de fonctions physiologiques des *Saccharomyces*, des *Penicillium*, des Algues en culture pure.

L'immense majorité de ces formes élémentaires échappent à la spécification, car dans beaucoup de cas leur déviation génotypique est célée par les fluctuations qui peuvent, en valeur absolue, l'emporter sur la « micro-mutation ». Mais par une sommation d'écarts se répétant dans un sens donné, par une sélection amenée par l'inégalité des possibilités de survie ou toute autre cause sélectionnante, certaines déviations deviennent apparentes. Il se peut aussi que par association de gènes, il en résulte une synergie qui détermine l'expression d'un caractère nouveau ou l'affirmation quantitative d'un caractère jusqu'alors subordonné.

Je pense que la valeur de la chiasmotypie, si nous nous plaçons au point de vue de la relation qui unirait la karyologie à l'expression de caractères morphologiques, serait bien plutôt dans la possibilité d'entrevoir l'origine des petites déviations, des formes élémentaires.

Ainsi, par une voie détournée, nous reviendrions à une sorte de néo-Darwinisme

Il serait sans doute présomptueux de prétendre que ce que nous venons de décrire chez cette plante doive se passer nécessairement dans les autres<sup>1</sup>. Mais comme la disposition enroulée en spirale des disomes est (aussi bien dans les cinèses de maturation des plantes que des animaux), un phénomène excessivement souvent observé et que l'arrangement en staurosome paraît tout aussi commun, il y a lieu de se demander s'il ne conviendrait pas de porter désormais une attention plus particulière sur les phase de diakinèse aboutissant à la métaphase. Que cette revision s'impose,

<sup>1</sup> Voyez Gates R. *Journ. of. Heredity* (1924), 237.

qu'il soit nécessaire de vérifier, à la lumière de ces faits nouveaux les cinèses de maturation dans les végétaux, cela ressort amplement des constatations suivantes :

Tischler, qui a consciencieusement résumé nos connaissances au sujet de la caryologie, qui s'est efforcé de donner une image complète des phénomènes de la cinèse typique et allotypique, qui se défend au cours de ce long exposé de se laisser entraîner par la théorie, mais qui essaye autant qu'il peut de se tenir aux faits, n'a pas réussi à tracer de la cinèse dite hétérotypique une image claire. Tandis que dans cet ouvrage moderne, il donne, du comportement des chromosomes, avant et après la synapsis, des détails circonstanciés, il ne nous conduit pas à la métaphase hétérotypique avec le même luxe de détails et la même précision. Il se borne à répéter le schéma bien connu de Grégoire (cfr. l. c. p. 388.)

Il reconnaît d'ailleurs que depuis Grégoire (1910), on n'a pas ajouté des faits bien nouveaux : « Aber seitdem ist nicht viel Nennenswertes dazu gekommen ». Il renvoie d'ailleurs à Grégoire et cela seul montre qu'il est dans l'embarras, car si cette question du comportement des gemini avant, durant et après la métaphase eût été claire, il n'eût pas hésité à allonger de quelques pages le gros volume de 800 pages qu'il a consacré à la karyologie.

C'est d'ailleurs, quoiqu'en pensent les auteurs de l'école américaine, la question fondamentale de la karyologie allotypique, justement parce qu'à ce moment même naissent les univalents en nombre réduit. Il eût certainement valu la peine de nous donner de cette phase essentielle de la vraie réduction un tableau complet. Si Tischler ne l'a pas fait, c'est que, dans l'état actuel de la science, cela lui était impossible.

A mon sens, une mise au point est d'autant plus nécessaire que dans ces dernières années, on a fait un abus de la cytologie appliquée à la génétique. Non pas que je pense qu'il n'y a pas d'intérêt à voir dans quelle mesure la nature, le nombre, la forme, le groupement des chromosomes traduit un comportement régulier ou irrégulier du soma des phénotypes. Les belles découvertes faites sur la karyologie des hybrides, sur la polyploïdie des Céréales et des Roses, les curieuses recherches de Blakeslee, A. F., de Belling, J. et Farnham sur les mutants de *Datura*, indiquent un champ à exploiter. Mais il y faut de la prudence, beaucoup des images interprétées étant très incertaines. En outre, la situation discutable de

notre science vis-à-vis du fait central de la réduction chromatique dans les races normales, dans les lignées pures, impose les plus sérieuses réserves.

P. S. — Il nous faut encore attirer l'attention du lecteur sur les figures de staurosomes en voie de disjonction qui présentent l'apparence de rubans, comme on en voit dans les figures 4<sup>(3 et 4)</sup>, 5<sup>(8 et 8)</sup>, 8<sup>(2)</sup> et dont l'origine se voit bien à partir du staurosome, dans les figures 4<sup>(5)</sup>, 5<sup>(5)</sup>.

Dans les figures 4<sup>(3 et 4)</sup> on voit bien, surtout dans la fig. 4<sup>(4)</sup> les châtons à l'un des bouts et la division par fenêtré au milieu correspondant aux châtons. Cela est tout aussi évident dans la fig. 5<sup>(1, 2, 5, 7, 8, 9)</sup> qui indique plusieurs stades de staurosomes en disjonction aboutissant à des figures en ruban.

Mais ce sont là des exceptions et si nous insistons sur ces formations c'est qu'elles ont été figurées, mais insuffisamment interprêtées, même par des auteurs modernes. Ainsi dans le mémoire de *Belling* que je reçois au moment de la correction de ces épreuves (*The origin of Chromosomal Mutations, Journal of Genetics* 15 (1925) juillet 17) dont plusieurs des figures (p. ex. Fig. 3 II, V; 4 V, VI correspondent exactement à nos dessins et schémas et doivent être interprêtées comme nous venons de l'expliquer. Il en est de même des « schizosomes » de sa fig. 8, représentés à l'anaphose.

R. C. 26. VII. 1925

---

#### BIBLIOGRAPHIE PLUS PARTICULIÈREMENT RELATIVE A CE MÉMOIRE

---

JANSSENS, F. A., La théorie de la chiasmotypie, in *La Cellule* 24, (1909).

— in *Cpte. Rendu. Soc. biolog. Paris*, 82 (1919).

— La chiasmotypie dans les Insectes, *La Cellule* 34 (1924) avec 16 planches, plus cinq planches schématiques.

TISCHLER, G. *Allgemeine Karyologie* (1921-1922) in Liesegang, Handbuch d. Pflz. Anatomie.

CHODAT, R. Sur la réalité de la chiasmotypie dans la cinèse de maturation de l'*Allium ursinum* *Cpte. rendu des séances. Soc. phys. et d'hist. nat. Genève* (1925 Mars).

GRÉGOIRE, V., Les résultats acquis sur les cinèses de maturation *La Cellule* 32 (1905) et *Ibid.* (1910).

---