Zeitschrift: Jahrbuch der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Wissenschaftlicher und administrativer Teil = Annuaire de la Société Helvétique des Sciences Naturelles. Partie scientifique et administrative

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 160 (1980)

Artikel: La formule chromosomique de Mus setulosus (Leggada)

Autor: Jotterand-Bellomo, Martine

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90832

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: 16.01.2026

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

La formule chromosomique de *Mus setulosus* (Leggada):

Description du caryotype et de la spermatogénèse (bandes Q, C, G et coloration argentique) et quelques considérations sur la différentiation du genre *Mus*

Martine Jotterand-Bellomo

Il nous a semblé intéressant de reprendre l'étude du polymorphisme chromosomique chez les Mus (Leggadas) africains à la lumière des méthodes de colorations différentielles. Dans ce travail préliminaire, nous présentons les résultats de l'analyse détaillée du caryotype de *Mus setulosus*, de même qu'une étude méiotique portant sur un *Mus setulosus* de sexe masculin. La comparaison de ces résultats avec ceux obtenus récemment chez plusieurs espèces de *Mus*, ainsi que les conceptions nouvelles de la classification des *Mus* eurasiatiques nous ont amenés à discuter de quelques problèmes relatifs à la taxonomie et à l'évolution du genre *Mus* dans son ensemble.

Matériel et méthode

Les deux Leggadas étudiées (un ♂ et une ♀) appartiennent à l'espèce *Mus setulosus Gray* et proviennent d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire). Elles me sont parvenues grâce à l'amabilité du Prof. P. Vogel (Institut d'Ecologie, Université de Lausanne). L'étude des chromosomes a porté sur des fibroblastes cultivés in vitro à partir de fragments prélevés dans la cage thoracique selon la méthode de Hsu et Kellogg (1960). Les préparations chromosomiques ont été colorées de manière à obtenir des bandes Q (Caspersson, 1969, 1970), des bandes G (Seabright, 1971) et des bandes C (Salamanca, 1974).

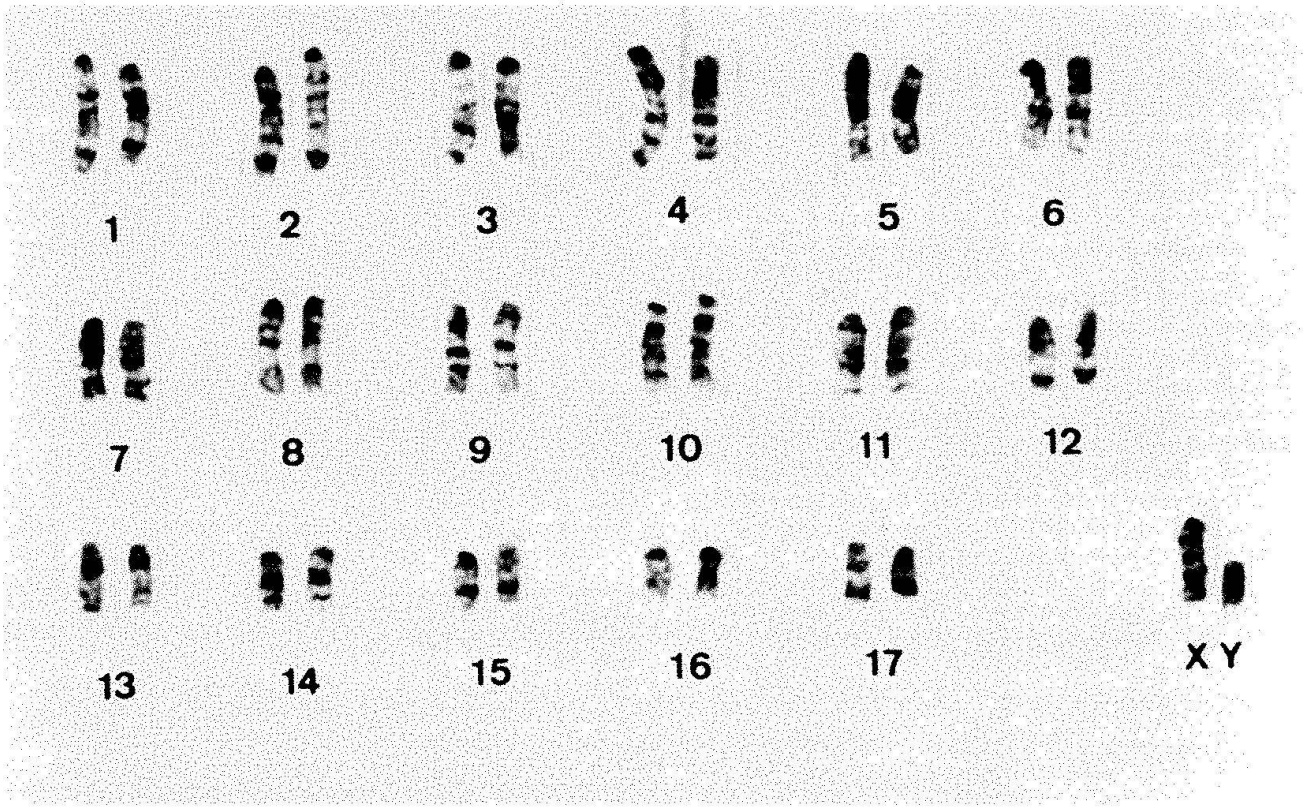


Fig. 1. Mus setulosus ♂: 2n = 36,XY, bandes G.

Chez le mâle, le matériel testiculaire a été préparé selon la méthode de Evans (1964). Les figures chromosomiques ont fait l'objet de plusieurs types de coloration: bandes Q, bandes C et coloration argentique (Howell et Denton, 1978).

Résultats

Le caryotype

Chez les deux *Mus setulosus* étudiés, le nombre chromosomique est égal à 36. Les chromosomes sexuels sont de type XX chez la femelle et XY chez le mâle. Tous les chromosomes sont acrocentriques.

a) Bandes G

La figure 1 se rapporte à *Mus setulosus* ♂, la figure 2 à *Mus setulosus* ♀. Sur la base du nombre et de l'alternance des bandes sombres et des bandes claires, chaque paire chromosomique a pu être identifiée. La comparaison des chromosomes du mâle avec ceux de la femelle a permis de mettre en évidence les chromosomes sexuels. Faire la description détaillée de l'aspect de chacune des paires serait fastidieux. C'est la raison pour laquelle nous avons établi un schéma rendant compte du «banding pattern» caractéristique de chaque paire (fig. 3). Une fois identifiées, les paires autosomiques ont été alignées selon un ordre de taille décroissant, puis numérotées de 1 à 17. Parfois, l'alignement a été difficile en raison de la similitude de grandeur qui existe entre les chromosomes de certaines paires.

Les chromosomes 17 posent un problème d'interprétation. Certaines figures semblent montrer qu'ils sont dotés d'un petit bras court, alors que d'autres laissent supposer qu'il s'agit de chromosomes acrocentriques présentant une bande bien marquée juste en dessous du centromère. La position de la première bande sombre varie d'un homologue à l'autre, l'espace compris entre cette dernière et l'extrémité proximale du chromosome étant plus ou moins grand suivant les 17 considérés.

Le chromosome X présente 4 bandes typiques, l'une située au niveau de la région

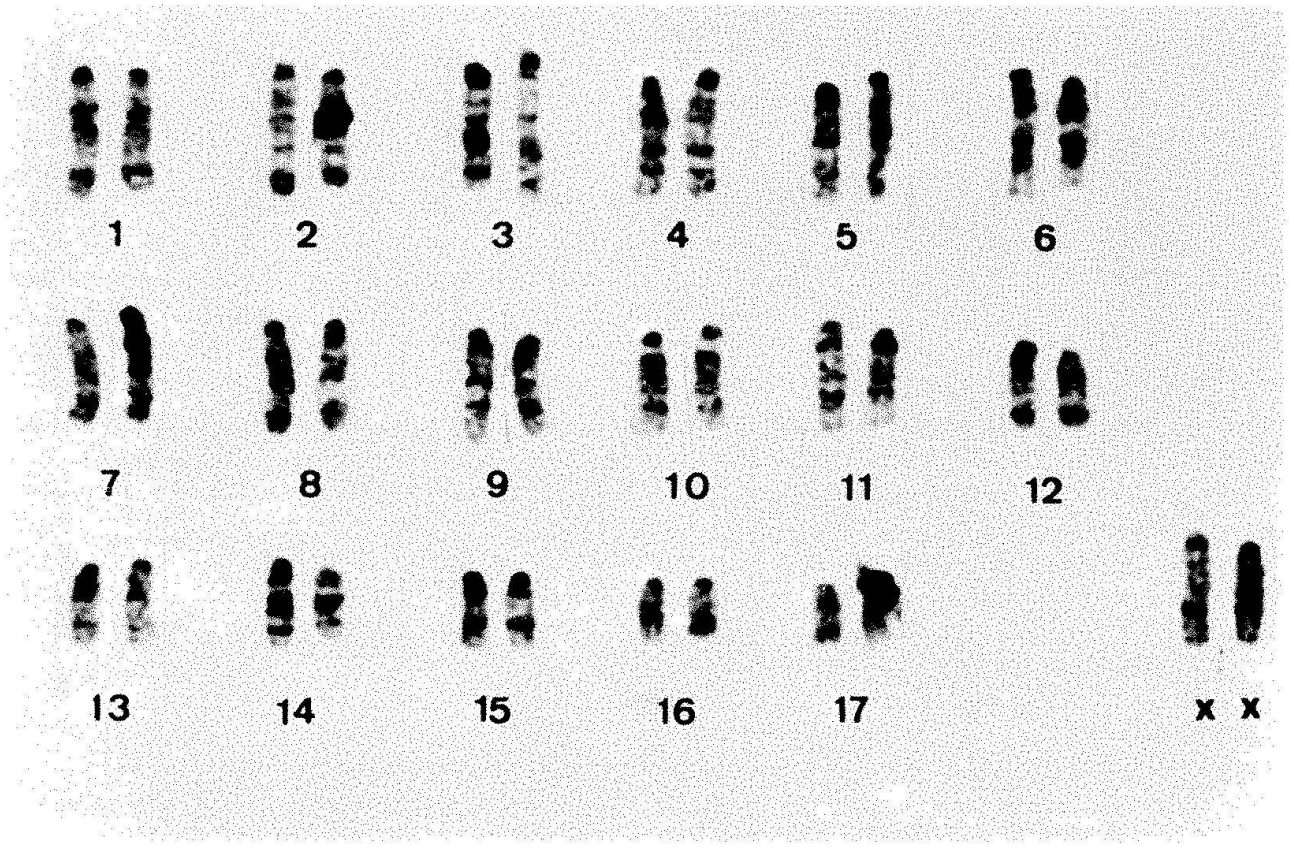


Fig. 2. Mus setulosus ♀ : 2n = 36,XX, bandes G.

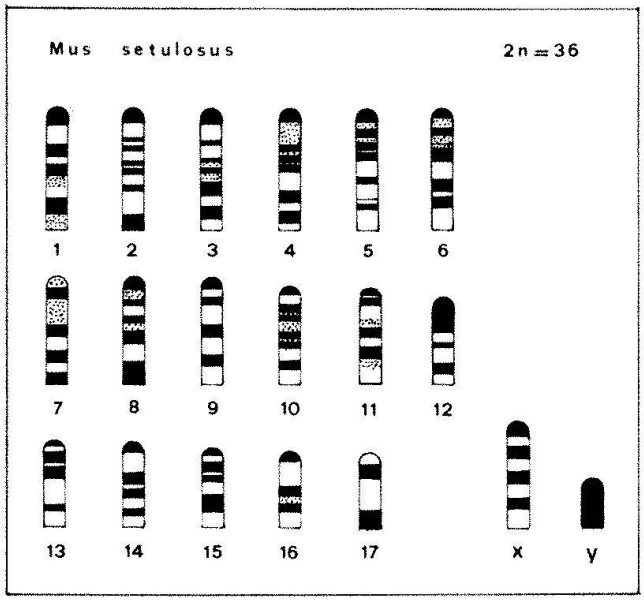


Fig. 3. Mus setulosus: schéma de la répartition des bandes G et Q. Les segments noirs correspondent aux bandes G. Les pointillés recouvrent des zones qui, bien que moins colorées que les bandes G, le sont relativement plus que les bandes claires. La répartition des bandes Q est la même que celle des bandes G. Les segments en pointillé fluorescent relativement moins que les bandes Q.

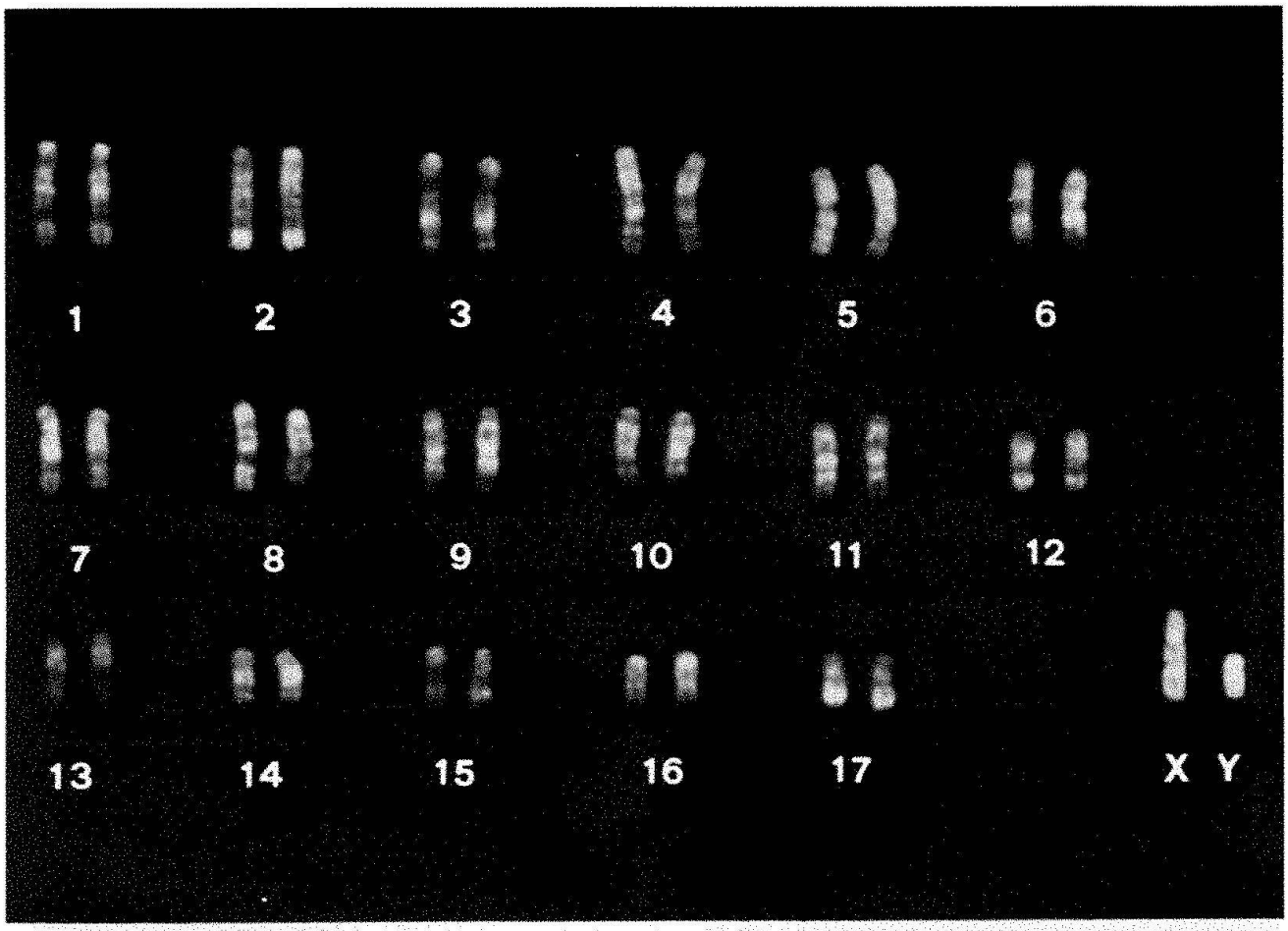
centromérienne, les 3 autres se succédant le long du bras long.
Le chromosome Y est un élément de petite taille qui se colore intensément sur toute sa longueur.

b) Bandes Q (fig. 4)
La répartition des zones fluorescentes et non fluorescentes correspond étroitement à celle des bandes G sombres et claires. Pour la description et la répartition des bandes Q, il est donc possible de se référer à la fig. 3.
Les centromères des chromosomes 1, ainsi que les télomères de la paire 2 fluorescent de manière relativement plus intense que le reste des chromosomes. Le chromosome Y ne présente pas de particularité.

c) Bandes C
Dans le but d'observer la réaction propre à chaque chromosome, toutes les métaphases analysées ont fait l'objet d'une double coloration, d'abord par la moutarde de quinacrine (identification des chromosomes), puis en bandes C. Les fig. 4 et 5 représentent la même métaphase de *Mus setulosus* mâle colorée de ces deux manières.
Les centromères des 17 paires autosomiques, ainsi quceux des chromosomes sexuels, se colorent de manière intense. Au niveau des paires 5 et 7, la coloration s'étend du centromère jusqu'aux ⅔ de la longueur du bras long.
Les chromosomes 17 présentent, à leur extrémité proximale, deux bandes sombres dont l'interprétation pose les mêmes problèmes que ceux évoqués à propos des bandes G. Soit la bande terminale, qui a l'aspect d'une petite boule, correspond à un bras court éventuel et la bande subterminale marque le centromère, soit la bande terminale se situe à l'endroit du centromère et la bande subterminale se situe dans le ¼ supérieur du bras long.
Le chromosome X présente 3 bandes caractéristiques, l'une au niveau du centromère, les deux autres situées le long du bras long.
Le chromosome Y se colore uniformément.
La fig. 6 représente les autosomes des paires 5, 7 et 17, de même que les chromosomes sexuels de *Mus setulosus* mâle (4 métaphases) et de *Mus setulosus* femelle (4 métaphases). Le schéma de la coloration en bandes C est constant d'une métaphase à l'autre et, en ce qui concerne les autosomes, d'un sexe à l'autre.
d) Les organisateurs nucléolaires n'ont pas pu être identifiés avec précision. Dans la fig. 7 illustrant une métaphase spermatogoniale, cinq chromosomes présentent un précipité argentique à l'extrémité distale de leurs bras longs. Deux petits points foncés s'observent au niveau de chaque centromère.

La spermatogénèse

a) Coloration argentique
En leptoténie (fig. 8a), les chromosomes sexuels, bien individualisés, se différencient des autosomes qui ne forment qu'une masse



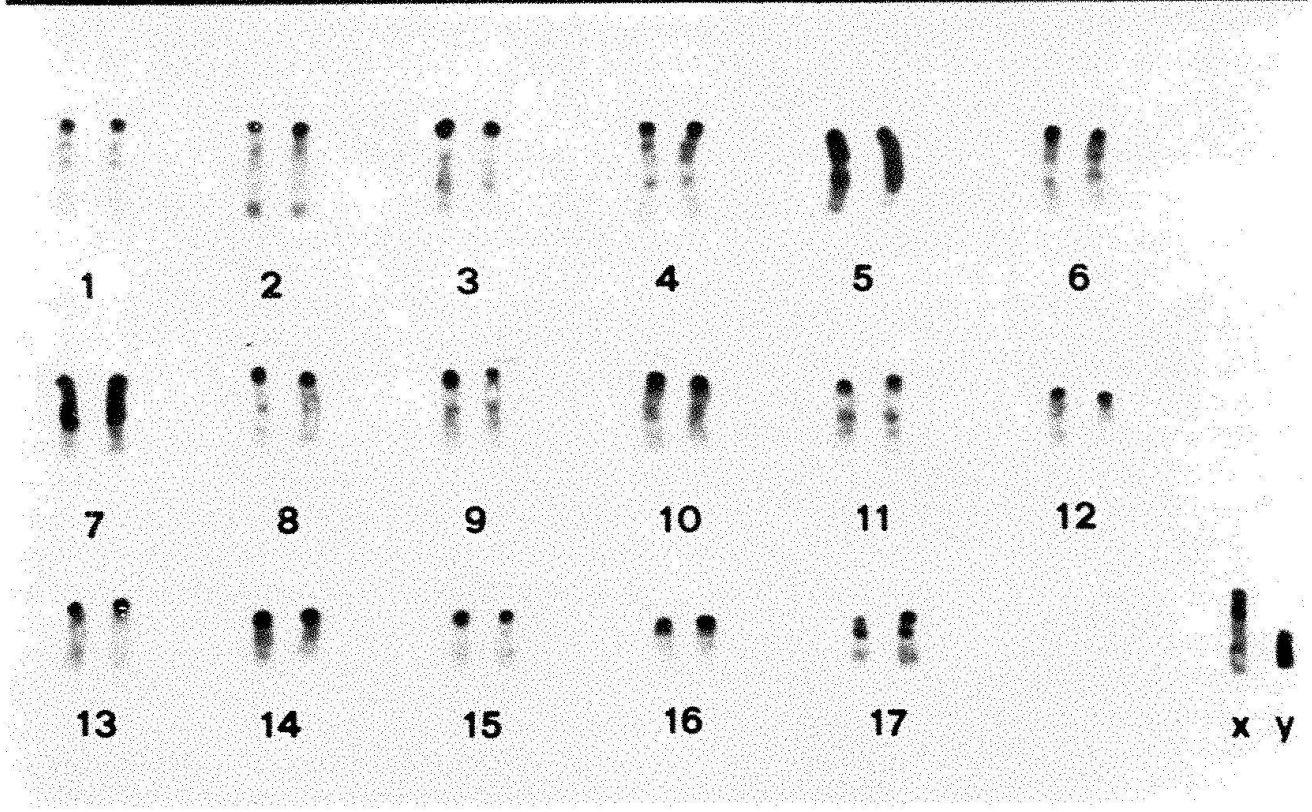


Fig. 4 et 5. Mus setulosus ♂: la même métaphase colorée successivement en bandes Q et en bandes C.

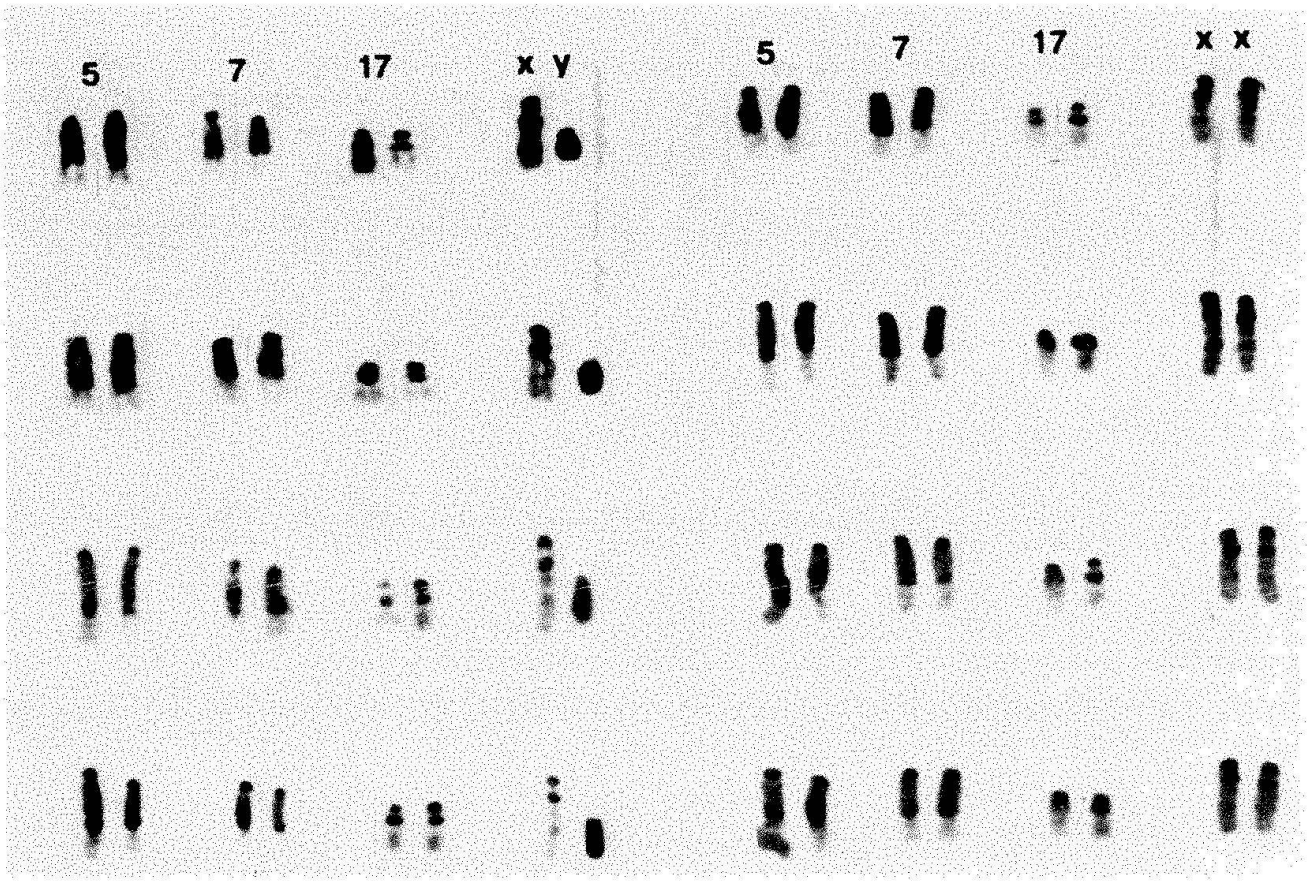


Fig. 6. Les autosomes des paires 5, 7, 17 et les chromosomes sexuels (bandes C) chez un *Mus setulosus* ♂ (4 métaphases) et un *Mus setulosus* ♀ (4 métaphases).

diffuse et compacte. L'X et l'Y se trouvent l'un à côté de l'autre et sont situés à la périphérie du noyau. Ils sont fins et néanmoins plus spiralisés que les autosomes; ils se colorent plus intensément qu'eux. Au niveau du nucléole (nu), on distingue un précipité argentique important.

Au cours de la zygoténie (8b, c, d), les chromosomes sexuels restent à la périphérie du noyau; ils sont enchevêtrés l'un dans l'autre ou situés l'un près de l'autre, mais ne présentent aucun signe d'appariement (fig. 9). Ils se colorent plus intensément que les autosomes. Au niveau de ceux-ci débute le processus de synapsis et des fragments de complexe synaptinémique deviennent visibles. Le grand précipité argentique observé au niveau du nucléole leptotène est fractionné en des Ag-NORS qui sont le plus souvent au nombre de 5 et dont la taille augmente au cours de la zygoténie.

Au cours de la pachyténie se développe la vésicule sexuelle, au niveau de laquelle on observe un précipité argentique dont l'intensité augmente au fur et à mesure du déroulement du stade. Au sein de la vésicule sexuelle, les chromosomes X et Y peuvent présenter diverses orientations (fig. 8e, f, g). Le chromosome X a généralement l'allure d'un U au sommet duquel il est parfois possible d'observer une structure en «épingle à cheveux» (fig. 9g). Au cours de la pachyténie, le volume de la vésicule sexuelle diminue, et les hétérochromosomes, tout en se contractant, deviennent compacts. Malgré leur proximité les chromosomes X et Y ne s'apparient pas. Au niveau des autosomes, les éléments axiaux des complexes synaptinémiques sont distincts. Le nombre de précipités argentiques est difficile à estimer. Il n'est pas égal à la demi du nombre observé en leptoténie et en zygoténie, ainsi qu'on pourrait s'y attendre en raison de l'appariement synaptique. Au cours de la pachyténie, les blocs argentiques disparaissent alors que les centromères présentent une réaction argentique positive.

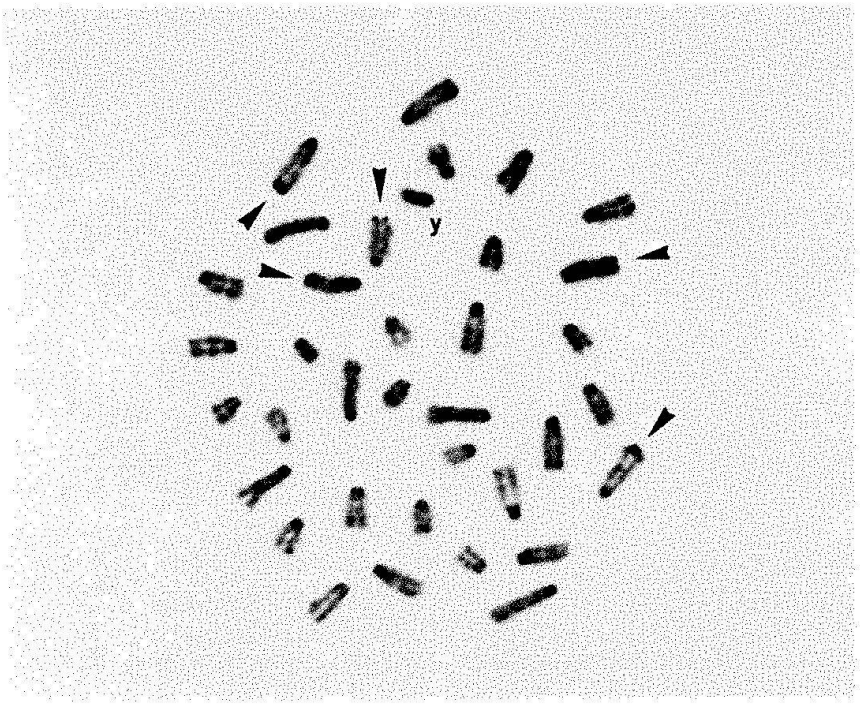
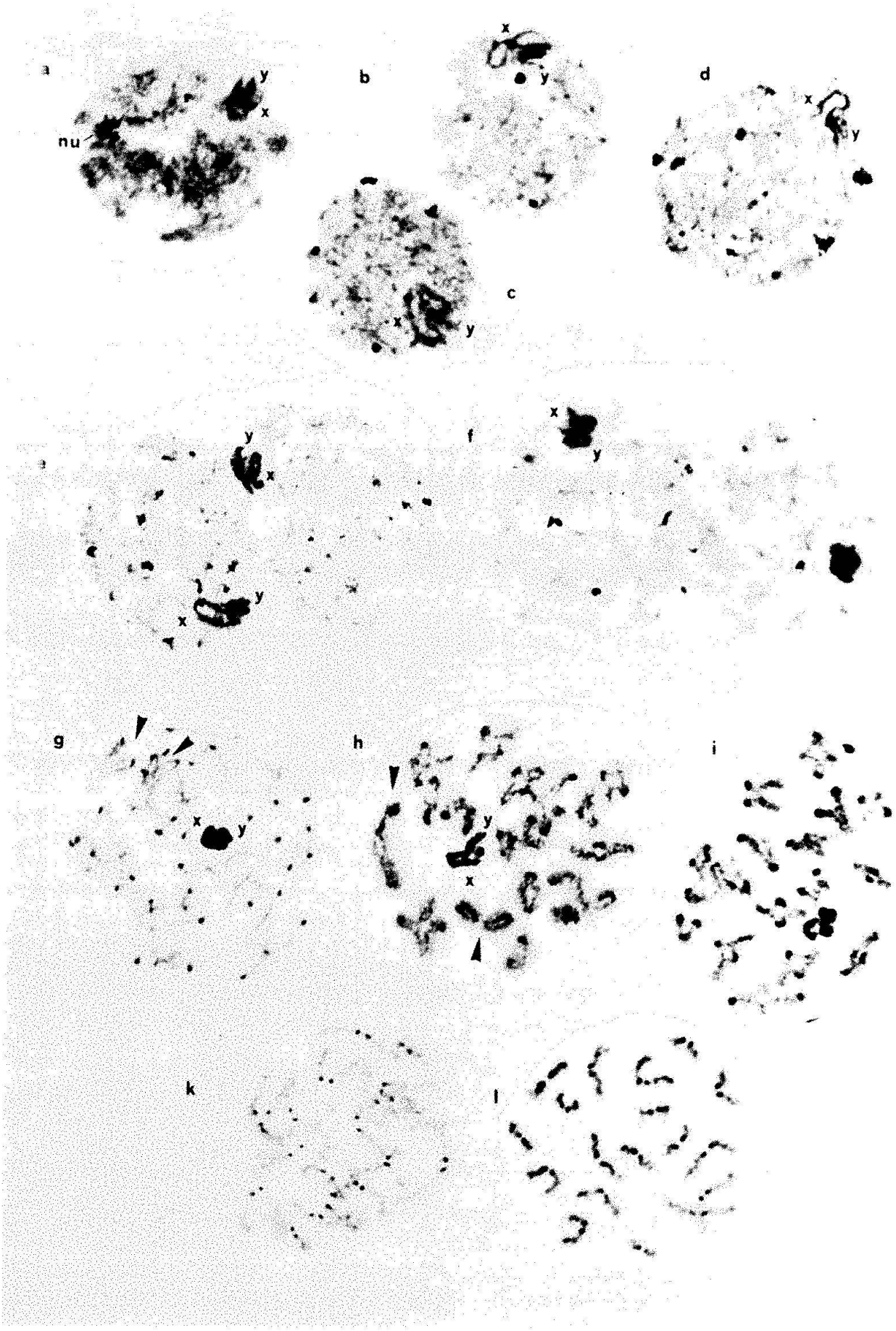


Fig. 7. Mus setulosus: métaphase spermatogoniale colorée selon la méthode argentique. Cinq chromosomes présentent un précipité argentique à l'extrémité distale de leurs bras longs (flèches).

En diploténie et en diacinèse (fig. 8h et 8i), l'X et l'Y sont le plus souvent éloignés l'un de l'autre. Parfois, ils sont accollés, mais il s'agit plutôt d'un rapprochement extrême dû à un artéfact technique que d'une association véritable. L'X et l'Y restent relativement plus colorés que les autosomes. Ceux-ci réagissent faiblement à la coloration argentique. On note néanmoins un léger précipité au niveau des centromères. Il n'y a pas trace de nucléoles ou d'Ag-NORS.
Les fig. 8k et 8l se rapportent à des métaphases II, l'une (8l) plus avancée que l'autre. Là aussi, il n'y a pas d'Ag-NORS et les centromères se colorent positivement.

b) Bandes C
Les fig. 10a, b, c et d se rapportent à des pachyténies, la première étant la moins avancée, ainsi qu'en atteste l'arrangement des autosomes «en bouquet». Dans ces 4 figures, on distingue la vésicule sexuelle (la morphologie de l'X et de l'Y n'est pas claire), les centromères des autosomes et une masse sombre, parfois deux, à l'intérieur desquelles se distinguent deux éléments dont les propriétés hétérochromatiques laissent supposer qu'il s'agit des bivalents 5 et 7. La comparaison de plusieurs noyaux pachytènes montre que la disposition de ces deux bivalents peut varier à l'intérieur de la vésicule. Il n'y a pas d'appariement au niveau des régions hétérochromatiques des chromosomes 5 et 7. La vésicule hétérochromatique est toujours fortement colorée, ce qui laisse supposer l'accumulation à cet endroit de certains produits de synthèse. En diploténie et diacinèse (fig. 10e, f, g), les tétrades 5 et 7 s'identifient facilement, d'une part en raison de leurs propriétés hétérochromatiques et d'autre part parce que la terminalisation des chiasmas y a lieu beaucoup plus rapidement qu'au niveau des autres autosomes. Dans la figure 10e, les chromosomes X et Y sont dans le prolongement l'un de l'autre. L'identification des zones hétérochromatiques permet de montrer que l'association a lieu entre le télomère du bras long du chromosome X et l'un des télomères du chromosome Y. Dans la fig. f, l'X et l'Y sont proches sans être associés. Dans ce cas, l'Y se trouve à proximité du centromère de l'X. Dans la fig. 10g, l'X ET L'Y sont tout à fait séparés. L'X présente une allure particulière «en anneau» à cause du rapprochement de ses deux télomères. Une telle configuration a été observée à plusieurs reprises.
Les fig. 10h et i se rapportent à deux spermatocytes en métaphase II, l'un doté du chromosome X et l'autre du chromosome Y. A noter les chromosomes 5 et 7 dans les deux métaphases.


a
y
x
nu
b
x
y
d
x
y
c
x
y
e
y
x
y
x
f
x
y
g
x
y
h
y
x
i
k
l

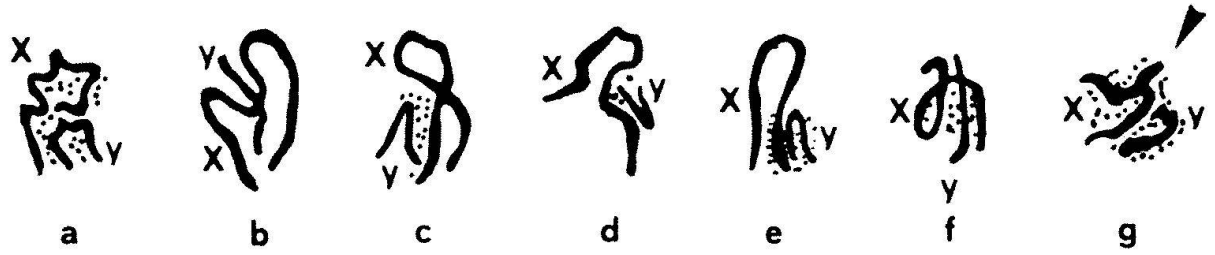


Fig. 9. Représentation graphique de l'X et de l'Y colorés par le nitrate d'argent: a) leptoténie, b, c, d) zygoténie, e, f) pachyténie jeune, g) pachyténie avancée.
Bien que l'X et l'Y restent à proximité l'un de l'autre, il n'y a pas d'appariement. L'X et l'Y peuvent occuper diverses positions l'un par rapport à l'autre. L'X est généralement replié et prend la forme d'un U. Parfois, en pachyténie avancée (g), il est possible de distinguer une structure «en épingle à cheveux» au sommet de la courbe de l'X. L'Y peut être replié ou rectiligne. Les pointillés signalent les zones de coloration argentique intense.

Discussion

La vésicule sexuelle et le comportement méiotique de l'X et de l'Y.

Chez les Mammifères en général, les chromosomes X et Y forment, au cours de la pachyténie, une structure amorphe que l'on appelle la vésicule sexuelle. Comme c'est le cas chez *Mus musculus*, les chromosomes sexuels et la vésicule sexuelle de *M. setulosus* ont la propriété de se colorer intensément en présence de nitrate d'argent, alors que les bivalents autosomiques ne réagissent pas ou presque pas à la coloration argentique. Pathak et Hsu (1979) supposent que cette différence de colorabilité réside dans le fait que les autosomes sont le site d'une transcription intense alors que les chromosomes sexuels sont «inertes». L'X a généralement la forme d'un U au sommet duquel on observe parfois une configuration en «épingle à cheveux». Nous n'avons pas observé un site de synthèse particulier le long du chromosome X comme c'est le cas chez *Mus musculus*.

L'appariement incomplet de l'X et de l'Y représente un phénomène commun chez les Mammifères, indépendant de la taille et de la morphologie des chromosomes sexuels (Pathak, 1980). Par contre, l'absence d'appariement synaptique entre l'X et l'Y représente une situation rare, qui a été décrite jusqu'ici chez 5 espèces de Mammifères seulement, soit *Monodelphis dimidiata* (opossum à queue courte), *Psammomys obesus* (rat des sables), *Didelphis virginiana* (oppossum de Virginie), *Baiomys musculus* («southern pigmy mouse») et *Microtus agrestis* (campagnol des champs).
Le comportement méiotique des chromosomes sexuels de *Mus setulosus* ressemble étroitement à celui des hétérochromosomes de *Didelphis virginiana*. Dans notre matériel, il n'a pas été possible de mettre en évidence un complexe synaptinémique entre l'X et l'Y. Dans les figures diploténiques où l'X et l'Y se trouvent situés l'un à côté de l'autre, on a davantage l'impression d'une proximité que d'une association. D'ailleurs, les cas de proximité sont rares puisque sur 37 figures

Fig. 8. Mus setulosus: les différents stades de la spermatogénèse selon la coloration argentique. En leptoténie (a), l'X et l'Y se colorent plus intensément que les autosomes. Ils sont situés à la périphérie du noyau. Un précipité argentique important permet de mettre le nucléole (nu) en évidence. Au cours de la zygoténie (b, c, d), les chromosomes sexuels gardent la propriété de se colorer plus intensément que les autosomes. Ils restent en bordure du noyau. Quelques fragments de complexe synaptinémique (CS) apparaissent. On note dans chaque noyau plusieurs précipités argentiques de grande taille. Lors de la pachyténie (e, f, g) apparaît la vésicule sexuelle qui se colore fortement par le nitrate d'argent et au sein de laquelle l'X et l'Y présentent diverses orientations. Au fur et à mesure que la pachyténie avance, les chromosomes sexuels se raccourcissent. Les éléments axiaux des CS sont distincts. Les centromères autosomiques se colorent positivement. Les bivalents 5 et 7 s'identifient facilement (g, flèches); ils ne présentent pas de chiasmas au niveau des zones hétérochromatiques. Entre e et g, le nombre et la taille des précipités argentiques diminuent. En diploténie et diacinèse (h, i), les chromosomes sexuels sont contractés et se colorent vivement. La terminalisation des chiasmas s'effectue très rapidement au niveau des bivalents 5 et 7 (h). Les centromères se colorent positivement. Il n'y a pas d'Ag- NOR. En métaphases II (k, l), les centromères se colorent positivement; il n'y a pas trace de nucléole ou d'Ag-NOR.

a
vs
b
vs
vs
d
c
vs
e
x
y
f
y
x
g
y
x
h
i
y

analysées, 24 révèlent des chromosomes tout à fait séparés, 9 des chromosomes sexuels proches, mais non associés, et 4 montrent l'X et l'Y dans le prolongement l'un de l'autre.
Solari et Ashley (1977) proposent qu'il n'y a pas formation de complexe synaptinémique entre l'X et l'Y de *Psammomys obesus* parce que les régions d'appariement ont été déplacées ou modifiées par l'addition de matériel hétérochromatique à l'extrêmité de l'X. Chez *Mus setulosus*, le chromosome X présente une bande hétérochromatique subterminale et l'Y est entièrement hétérochromatique. L'absence d'appariement pourrait résulter de la nature des extrémités distales de l'X et de l'Y. En effet, Gropp et al. (1969) chez *Erinaceus europaeus* et Zenzes et Wolff (1971) chez *Microtus agrestis* ont démontré qu'il n'y a pas formation de chiasma au niveau des zones hétérochromatiques lors de la prophase de première division méiotique.
Se basant sur leurs observations portant chez *Baiomys musculus* et *Didelphis virginiana*, Pathak et al. (1980) pensent qu'en l'absence de complexe synaptinémique, les télomères eux-mêmes peuvent constituer une zone d'appariement entre les chromosomes sexuels. Le repli des bras chromosomiques et l'association des télomères autologues montrent qu'il existe autant d'homologie entre les télomères de l'X qu'entre les télomères de l'X et de l'Y. Les télomères de l'X de *Mus setulosus* manifestent une telle homologie car il n'est pas rare de trouver des figures diploténiques ou diacinétiques où cet élément, replié sur lui-même, prend la forme d'un anneau.

Le comportement méiotique des chromosomes des paires 5 et 7.

Gagné (1972, 73, 74) et Stahl (1974) ont montré qu'au cours des stades zygotènes et pachytènes de la spermatogénèse humaine, les zones hétérochromatiques des chromosomes 1, 9 et 16 sont associées à des paramères, sortes de vésicules ayant l'aspect de petits nucléoles. Les mêmes observations ont été faites sur les ovocytes humains au même stade. L'hétérochromatine constitutive, dont l'activité de transcription est nulle dans les cellules somatiques, pourrait être le site d'une synthèse active au cours de la prophase de la première division méiotique. La grande ressemblance qu'il y a entre nucléoles et paramères a laissé supposer que ceux-ci pourraient consister en r-RNA et en protéines ribosomales. Des expériences d'hybridisation in situ ont montré qu'il ne s'agit pas de r-RNA 18 S ou 28 S.
Le comportement méiotique des segments hétérochromatiques des paires 5 et 7 de *Mus setulosus* ressemble à celui de l'hétérochromatine des chromosomes humains 1, 9 et 16. S'il n'est pas possible de mettre en évidence des paramères analogues à ceux observés par Gagné et Stahl, la coloration en bandes C de même que la coloration argentique révèlent l'accumulation de matériel de synthèse au niveau de ces deux bivalents qui, dans la plupart des figures, se trouvent proches l'un de l'autre, voire enchevêtrés.

L'activité des NORS au cours de la spermatogénèse

La coloration argentique constitue un test de l'activité des organisateurs nucléolaires car seuls les NORS qui sont en phase de synthèse ou qui l'ont été précédemment se colorent positivement. Hofgärtner et al. (1979) ont montré que la synthèse du RNA ribosomal et la coloration argentique déclinent au cours de la fin de la pachyténie, pour devenir imperceptible en diploténie, en diacinèse et lors des métaphases I et II. Il en va de même chez *Mus setulosus* où, de la pachyténie au premier stade de la spermiogénèse, il n'y a pas d'Ag-NORS décelables. De la diploténie à la métaphase II, les centromères se colorent

Fig. 10. Mus setulosus: les différents stades de la spermatogénèse selon la coloration en bandes C. Dans les noyaux pachytènes (a, b, c, d), on observe deux vésicules, la vésicule sexuelle (VS), où il est difficile de préciser le contour de l'X et de l'Y, et une vésicule sombre à l'intérieur de laquelle se distinguent deux éléments hétérochromatiques (bivalents 5 et 7). En diacinèse et métaphase I (e, f, g), les tétrades 5 et 7 s'identifient facilement (flèches). L'X et l'Y ne sont pas associés, même s'ils se situent dans le prolongement l'un de l'autre. A noter l'X en anneau (g). Les figures h et i se rapportent à deux spermatocytes en métaphase II, l'un doté d'un X (h), l'autre d'un Y (i). Dans les deux cas, les chromosomes 5 et 7 s'identifient aisément (flèches). De la prophase à la métaphase II, les centromères se colorent intensément.

positivement à l'image de ce qui se passe chez *Mus musculus* (Pathak et al. 1979).

Le genre Mus: taxonomie et évolution

Ellermann (1941, 1947) répartit les *Mus* qu'il considère comme un genre parfaitement naturel en six groupes, dont trois groupes eurasiatiques *booduga/dunni, cervicolor/musculus, platythrix* et trois groupes africains *bufotriton, minutoides* et *tenellus*.
L'hypothèse classique de la différentiation des espèces du genre *Mus* (Jotterand 1971) repose sur deux critères, les données cytogénétiques traditionnelles et les données statistiques (Matthey, 1958–1970) selon lesquelles chez les Euthériens plus du 50% des formules chromosomiques sont situées dans le «spectre des valeurs modales» (2n compris entre 40 et 56). Chez les Muridae, le 62,6% des espèces sont comprises dans cette bande et les valeurs inférieures à 40 ne se rencontrent que dans le 5,5% des cas. Il était donc tentant d'attribuer un caractère primitif aux formes ayant les nombres diploïdes les plus élevés, donc de considérer *Mus dunni* comme la souris la plus proche de l'ancêtre du genre (Matthey et Petter, 1968), dont auraient dérivé les *Mus* des groupes *musculus* et *booduga* puis, plus loin, ceux du groupe *platythrix* et les *Mus* africains.
Des arguments modernes relevant de l'écologie, des ectoparasites, de la cytologie et de la morphologie montrent que Ellermann est allé trop loin dans son désir de simplifier la classification des *Mus*. Marshall (1977) propose de répartir les souris asiatiques en 3 sous-genres: *Pyromys* («spiny-mice») qui groupe les espèces *saxicola, platythrix, shortridgei, phillipsi* et *fernandosi*, *Coelomys* («shrew mice») avec *M. pahari, M. mayori, M. crociduroides, M. vulcani, M. famulus* et *Mus* constitué par *M. caroli, M. cervicolor, M. cookii, M. dunni, M. booduga, M. booduga fulvidiventris, M. booduga lepidoides, Mus musculus* et sous-espèces, *M. poschiavinus*.
Les données cytogénétiques relatives à ces 3 entités systématiques sont nombreuses, tout en étant incomplètes.
Si les données traditionnelles ont permis de formuler un schéma simple et satisfaisant de la différentiation des *Mus* eurasiatiques, les résultats actuels sont beaucoup plus difficiles à interpréter. Non seulement, ils ne permettent pas de confirmer les hypothèses précédentes, mais encore ils ne suggèrent aucune relation caryologique simple entre les trois entités systématiques de Marshall.
Le sous-genre *Pyromys* présente une grande diversité chromosomique, les nombres diploïdes oscillant entre 22 et 49, les NF entre 26 et 52 (Pathak, 1970, Dhanda et al., 1973, Satya Prakash, 1972). Si l'on tient compte du «spectre des valeurs modales», on pourrait être tenté de considérer *Mus shortridgei* (Gropp et al., 1973) comme l'ancêtre du groupe. Cependant, la nature de son caryotype et surtout la présence de chromosomes surnuméraires rendent une telle hypothèse caduque.
Nous n'avons pas assez de données sur les *Coelomys* (Gropp et al., 1973) pour qu'il soit possible d'envisager la cytotaxonomie de ce groupe.
La plupart des espèces du sous-genre *Mus* présentent le même arrangement chromatinien, même si dans certains cas le nombre diploïde est inférieur à 40 (Markvong et al., 1975, Dev et al., 1976, Hsu et al. 1978). Si la réalisation de fusions centriques implique des modifications structurelles au niveau des régions centromériennes, elle ne modifie pas la répartition de l'euchromatine et de l'hétérochromatine le long des bras chromosomiques (Gropp et al., 1970–72, Capanna et al., 1976). Le cas de *Mus dunni* est particulier (Markvong et al., 1975). Les propriétés hétérochromatiques des chromosomes de cette espèce (X, Y, bras courts autosomiques) ne permettent pas de confirmer l'hypothèse selon laquelle *Mus booduga* dériverait de *Mus dunni* par inversions péricentriques et translocations (Matthey et Petter, 1968). Les deux espèces différant par leur contenu en hétérochromatine, il est probable que le caryotype de *Mus dunni* tire son origine de celui de *Mus booduga* par l'hétérochromatinisation d'une partie du génome ou par la duplication répétée de certains segments hétérochromatiques. *Mus booduga* et *Mus dunni* sont sympatriques et Markvong (1975) d'ajouter: «It is tempting to speculate that heterochromatin may play a role in species isolation».
La situation observée chez *Mus dunni* se rapproche de celle décrite par Pathak et al. (1973) chez les *Peromyscus*.
L'interprétation des différences caryotypiques qui existent entre *Mus, Pyromys* et

Coelomys est rendue d'autant plus difficile que dans ces deux derniers sous-genres la répartition des zones eu- et hétérochromatiques est mal connue. Les seules données dont nous disposons consistent en l'étude comparée des caryotypes de *Mus shortridgei*, *Mus pahari* et *Mus musculus* qui en présentent aucune analogie de «banding pattern» (Hsu et al., 1978).

La différentiation des Muridae à partir des Cricetidae remonte au Miocène et il est généralement admis qu'elle a eu lieu dans le Sud Est Asiatique. La présence de Muridae en Afrique implique la migration de ceux-ci à travers les régions subdésertiques irako-iraniennes et certaines formes de savanes, seules aptes à supporter les conditions écologiques d'alors, atteignirent l'Arabie, d'où à la faveur de connexions terrestres unissant celle-ci à l'Afrique, elles gagnèrent ce continent au Miocène supérieur et au Pliocène. La découverte de Muridae fossiles dans le Tertiaire africain pourrait conduire à modifier cette conception. Le berceau du groupe serait en Afrique et le peuplement de l'Asie se serait ultérieurement produit. Thenius (1969) estime que cette hypothèse est néanmoins moins probable.

Les *Mus* africains des groupes *bufo/triton*, *minutoides* et *tenellus* sont très disparates et Petter (Jotterand, 1971) renonce à constituer des groupes d'espèces à partir des Leggadas africaines. *Mus setulosus* avec ses chromosomes sexuels de type primitif (Jotterand, 1971), son nombre diploïde et son nombre fondamental de 36, se rapproche le plus de l'ancêtre présomptif des *Mus* africains. Les critères morphologiques et caryologiques traditionnels font dériver *Mus setulosus* des *Mus* du groupe *musculus*.

L'analyse comparée des bandes G révèle de nombreuses analogies entre *Mus musculus* et *Mus setulosus*. Les paires *setulosus* 4, 12, 13, 14 et 15 s'homologuent parfaitement aux paires *musculus* 1, 10, 11, 12 et 13 respectivement. Les chromosomes 6 de *setulosus* se rapprochent étroitement des 8 de *musculus*, bien que ceux-ci présentent un petit espace clair juxtacentromérien qui fait défaut sur les 6 de *setulosus*. Les chromosomes 8 de *setulosus* présentent un problème d'homologie. Dotés d'une zone claire intercalaire aisément reconnaissable, ils sont aussi proches des chromosomes 3 que des chromosomes 8 de *musculus*. Cependant, compte tenu de l'étendue de la zone claire intercalaire, les chromosomes 8 de *setulosus* semblent s'apparenter davantage aux *musculus* 8 qu'aux *musculus* 3. Les paires *setulosus* 1 et 2 s'homologuent partiellement (⅔ distaux) aux paires 9 et 14 de *Mus musculus*. Les chromosomes *setulosus* 10 présentent un espace clair caractéristique en dessous du centromère que l'on retrouve, bien que légèrement déplacé, le long du bras long des chromosomes *musculus* 2. Les paires *setulosus* 16 et 17 sont difficiles à comparer car leur «banding pattern» n'a rien de particulier. Néanmoins, il est possible de les rapprocher des paires *musculus* 18 et 16 respectivement. Les paires 3, 5, 7, 9 et 11 de *Mus setulosus* n'ont pas d'homologues chez *Mus musculus*. Le chromosome X de *setulosus* présente la même morphologie et la même succession de bandes que l'X de la souris domestique. Le chromosome Y, le plus petit des chromosomes dans les deux compléments respectifs, se colore de manière uniforme dans les deux espèces.

Chez *Mus musculus*, seuls les centromères réagissent en bandes C. La situation s'avère légèrement différente chez *Mus setulosus* où, en plus des centromères, 4 paires chromosomiques répondent positivement à la coloration. Les paires 5 et 7 présentent un bloc hétérochromatique s'étendant sur les ⅔ proximaux du bras long. Il est intéressant de rappeler que l'autoradiographie (Jotterand, 1972) a révélé dans les deux sexes la présence de 4 autosomes particuliers dont les bras longs sont presque entièrement late replicating. La paire 17 présente deux bandes sombres dont l'étendue peut varier légèrement d'un homologue à l'autre. Le chromosome X présente un centromère très coloré, une première bande sombre située un peu en dessous du centromère, et une deuxième bande, relativement moins importante, située à la limite entre les 2e et 3e tiers distaux. Le chromosome Y est entièrement hétérochromatique et late replicating (Jotterand, 1972). En plus des bandes C que nous venons de décrire, on observe le long de certains autosomes des segments qui, bien que beaucoup moins colorés que les bandes C, le sont légèrement plus que le reste du bras. La morphologie de ces zones n'étant pas bien définie, et le caractère de la coloration laissant supposer qu'il ne s'agit pas d'hétéro-

chromatine constitutive traditionnelle, nous n'en tiendrons pas compte ici.
La grande ressemblance qui existe entre les caryotypes de *Mus musculus* et de *Mus setulosus* confirme l'hypothèse selon laquelle *Mus setulosus* dériverait des *Mus* du groupe *musculus*. Néanmoins, l'existence de paires non homologues et plus particulièrement les différences qui résident au niveau de la disposition et de l'étendue des zones hétérochromatiques démontrent que le caryotype de *Mus setulosus*, en dérivant du type *musculus*, a fait l'objet de plusieurs remaniements chromosomiques dont il n'est pas possible de déterminer la nature précise, malgré le raffinement des méthodes de coloration différentielles.
Faute de connaissances sur les «banding pattern» des *Pyromys* et des *Coelomys*, nous n'avons pu y comparer *Mus setulosus*.

Résumé

Les chromosomes de *Mus setulosus* sont décrits en bandes G, Q et C. Chez le ♂, cinq chromosomes sont dotés d'un Ag-NOR, situé à l'extrémité distale du bras long. Les divisions méiotiques de *Mus setulosus* ♂ ont été étudiées selon la coloration argentique et en bandes C. L'X et l'Y restent l'un près de l'autre au cours des stades leptotène, zygotène et pachytène; ils n'établissent pas d'association end-to-end ou side-by-side. Lors de la diploténie, de la diacinèse et de la métaphase I, ils sont le plus souvent éloignés l'un de l'autre. A la pachyténie, les bivalents 5 et 7 sont situés l'un à côté de l'autre et s'entourent d'une «vésicule hétérochromatique». La synthèse du r-RNA décline vers la fin de la pachyténie et s'arrête pendant la diploténie, la diacinèse, les métaphases I et II. Au cours de ces quatre derniers stades, les centromères sont Ag-positifs. L'étude comparée des données récentes de la systématique et de la cytogénétique permet de faire quelques considérations sur la cytotaxonomie des *Mus* eurasiatiques et africains. L'analyse comparée des bandes G révèle de nombreuses analogies entre *Mus musculus* et *Mus setulosus*, ce qui confirme l'hypothèse selon laquelle *Mus setulosus* dériverait des *Mus* du groupe *musculus*. Néanmoins, l'existence de paires non-homologues et les différences qui résident au niveau de la distribution et l'étendue des zones hétérochromatiques démontrent que la dérivation du caryotype de *setulosus* à partir de celui de *musculus* a impliqué des remaniements chromosomiques complexes, dont la nature n'a pu être précisée malgré le raffinement des méthodes de coloration actuelles.

Références

Capanna, E., Gropp, A., Winking, H., Noack, G. and Civitelli, M.-V.: Robertsonian metacentrics in the Mouse. Chromosoma *58:* 341–353 (1976).

Caspersson, T., Zech, L., Modest, E.J., Foley, G.E., Wagh, U. and Simonsson, E.: Chemical differentiations with fluorescent alkylating agents in Vicia faba metaphase chromosomes. Exp. Cell Res. *58:* 146–152 (1969).

Caspersson, T., Zech, L. and Johansson, C.: Differential binding of alkylating fluorochromes in human chromosomes. Exp. Cell Res. *60:* 315–319 (1970).

Dev, V.G., Miller, D.A., Tantravahi, A., Schrech, R.P., Roderich, T.-H., Erlanger, B.P. and Miller, O.J.: Chromosome markers in *Mus musculus:* differences in C-banding between the subspecies M.m.musculus and M.m.molossinus. Chromosoma *53:* 335–344 (1975).

Dhanda, V., Mishra, A.C., Bhat, U.K.M. and Wagh, U.V.: Karyological studies in two sibling species of the spiny-mouse *Mus saxicola* and *Mus platythrix*. The Nucleus *16:* 56–59 (1973).

Ellermann, J.R.: The families and genera of living rodents. Trust. Brit. Mus., London, 1940–1941.

Ellermann, J.R.: A key to the Rodentia inhabiting India, Ceylon and Burma based on collections in the British Museum. J. Mammalogy *28:* 357–387 (1947).

Evans, E.P., Breckon, G. and Ford, C.E.: An air-drying method for meiotic preparations from mammalian testes. Cytogenetics *3:* 289–294 (1964).

Gagné, R. and Laberge, C.: Specific cytological recognition of the heterochromatic segment of number 9 chromosome in man. Exp. Cell Res. *73:* 239–242 (1972).

Gagné, R., Laberge, C. et Tanguay, R.: Aspect cytologique et localisation intranucléaire de l'hétérochromatine constitutive des chromosomes C 9 chez l'homme. Chromosoma *41:* 159–166 (1973).

Gagné, R., Luciani, J.M., Devictor-Vuillet, M. and Stahl, A.: C 9 heterochromatin during the first meiotic prophase of human fetal ovocyte. Exp. Cell Res. *85:* 111–116 (1974).

Gropp, A., Citoler, P. und Geisler, M.: Karyotypvariation und Heterochromatinmuster bei Igeln (*Erinaceus* und *Hemiechinus*). Chromosoma *27:* 288–307 (1969).

Gropp, A., Tettenborn, U. und v. Lehmann, E.: Chromosomenvariation vom Robertsonischen Typus bei der Tabakmaus, *Mus poschiavinus* und ihren Hybriden. Cytogenetics *9:* 9–23 (1970).

Gropp, A., Winking, H., Zech, L. and Müller, Hj.: Robertsonian chromosomal variation and identification of metacentric chromosomes in feral mice. Chromosoma *39:* 265–288 (1972).

Gropp, A., Marshall, J. and Markvong, A.: Chromosomal findings in the Spiny Mice of Thailand (Genus Mus) and occurrence of a complex intraspecific variation in *M. shortridgei.* Z. Säugetierkunde *38:* 159–168 (1973).

Hofgärtner, F.J., Schmid, M., Krone, W., Zenzes, M.T. and Engel, W.: Pattern of activity of nucleolus organizers during spermatogenesis in Mammals as analyzed by silver-staining. Chromosoma *71:* 197–216 (1979).

Howell, W.M. and Black, D.A.: A rapid technique for producing silver-stained nucleolus organizer regions and trypsin-Giemsa bands in human chromosomes. Hum. Genet. *43:* 53–56 (1978).

Hsu, T.C. and Kellogg, D.S.: Primary cultivation and continuous propagation *in vitro* of tissues from small biopsy specimens. J. Nat. Cancer Inst. *25:* 221–235 (1960).

Hsu, T.C., Markvong, A. and Marshall, J.T.: G-band patterns of six species of mice belonging to subgenus *Mus.* Cytogenet. Cell Genet. *20:* 304–307 (1978).

Jotterand, M.: Le polymorphisme chromosomique des *Mus* (Leggadas) africains. Cytogénétique, zoogéographie, évolution. Rev. Suisse Zool. *79:* 287–359 (1972).

Markvong, A., Marshall, J.T., Pathak, J.S. and Hsu, T.C.: Chromosomes and DNA of *Mus:* the karyotypes of *M. fulvidiventris* and *M. dunni.* Cytogenet. Cell Genet. *14:* 116–125 (1975).

Marshall, J.T.: A synopsis of Asian species of *Mus* (Rodentia, Muridae). Bull. Amer. Museum Nat. History *158:* 176–220 (1977).

Matthey, R. et Petter, F.: Existence de deux espèces distinctes, l'une chromosomiquement polymorphe, chez des Mus indiens du groupe booduga. Etude cytogénétique et taxonomique. Rev. Suisse Zool. *75:* 471–498 (1968).

Matthey, R., 1958–1970. Pour les références à ces travaux cf. Cytotaxonomy and Evolution, pp. 513–616. Acad. Press, London, New York 1973.

Pathak, S.: The karyotype of *Mus platythrix* Bennett (1832), a favorable mammal for cytogenetic investigation. Mamm. Chrom. Newsl. *11:* 105 (1970).

Pathak, S., Hsu, T.C. and Arrighi, F.E.: Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia, Cricetidae). IV. The role of heterochromatin in karyotypic evolution. Cytogenet. Cell Genet. *12:* 315–326 (1973).

Pathak, S. and Hsu, T.C.: Silver-stained structures in Mammalian meiotic prophase. Chromosoma *70:* 195–203 (1979).

Pathak, S., Elder, F.F.B. and Maxwell, B.L.: Asynaptic behavior of X and Y chromosomes in the Virginia oppossum and the southern pigmy mouse. Cytogenet. Cell Genet. *26:* 142–149 (1980).

Salamanca, F. and Armendares, S.: C-bands in human metaphase chromosomes treated by $Ba(OH)_2$. Ann. Génét. *17:* 135–136 (1974).

Satya Prakash, K.L. and Aswathanarayana, N.V.: Somatic chromosomes in the field mouse *Mus booduga* (Gray). Mamm. Chrom. Newsl. *13:* 110 (1972).

Satya Prakash, S. and Aswathanarayana, N.V.: The chromosomes of the spiny mouse *Mus platythrix.* Mamm. Chrom. Newsl. *13:* 120 (1972).

Seabright, M.: Rapid banding technique for human chromosomes. Lancet *II:* 971 (1971).

Solari, H.J. and Ashley, T.: Ultrastructure and behavior of the achiasmatic, telosynaptic XY pair of the sand-rat *(Psammomys obesus).* Chromosoma *62:* 319–336 (1977).

Stahl, A., Luciani, J.M., Gagné, R., Devictor, M. and Capodano, A.M.: Heterochromatin, micronucleoli and RNA containing body in the diplotene stage of the human oocyte. Chromosomes Today *5:* 65–73 (1974).

Thenius, E.: Phylogenie der Mammalia. Stammgesgeschichte der Säugetiere (einschliesslich der Hominiden). (W. de Gruyter, Berlin 1969).

Zenzes, M.T. und Wolf, U.: Paarungsverhalten der Geschlechtschromosomen in der männlichen Meiose von *Microtus agrestis.* Chromosoma *33:* 41–47 (1971).

Adresse de l'auteur:

Dr. Martine Jotterand-Bellomo
Division autonome de Génétique Médicale, CHUV
CH-1011 Lausanne