Institutional Repository - Research Portal
Dépôt Institutionnel - Portail de la Recherche
researchportal.unamur.be
University of Namur

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES

Caryotype du porc, du sanglier et de leurs hybrides

Goffaux, Philippe

Award date:
1984

Awarding institution:
Universite de Namur

Link to publication

General rights
Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy
If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Download date: 02. May. 2026

FM B04/1984/21

T 142

CARYOTYPE DU PORC, DU SANGLIER ET DE LEURS HYBRIDES.



Philippe GOFFAUX

REMERCIEMENTS.

Je tiens à exprimer mes plus vifs remerciements à tous ceux, correspondants parfois anonymes, relations, amis, parents qui par leur aide et leurs conseils ont permis la réalisation de ce mémoire. Grâce à leur collaboration, il m'a été possible de recueillir les renseignements et la documentation nécessaires et d'avoir accès aux animaux pour les observations et examens.

Je remercie particulièrement :

- Monsieur le Docteur L. Koulischer, pour tous les conseils et l'aide qu'il m'a dispensés. Ses encouragements m'auront été précieux pour surmonter les différents problèmes auxquels j'ai dû faire face.
- Les différentes techniciennes du laboratoire de cytogénétique de l'Institut de Morphologie Pathologie de Loverval. Leurs conseils m'auront permis de me familiariser rapidement aux diverses manipulations pratiques.
- Les éleveurs, gardes forestiers, chasseurs, qui ont accepté que j'étudie leurs animaux. A savoir : Messieurs Claude, Duchamps, Dumoulin, Mangeot, Nicaise, Ninane et toutes les personnes qui, pour des raisons personnelles, désirent garder l'anonymat.

Il m'est impossible de citer ici toutes les personnes qui, même indirectement, m'ont aidé mais je leur témoigne mes plus vifs remerciements. Je pense en particulier aux représentants de la firme Jansen Pharmaceutica, et à Monsieur le Professeur Giffroy, qui m'ont si aimablement procuré les substances nécessaires pour endormir les sangliers.

Enfin, je remercie Monsieur Roland Hübner pour tous les conseils dispensés tout au long de l'élaboration de ce mémoire.

TABLE DES MATIERES.

REMERCIEMENTS

INTRODUCTION page 1

CHAPITRE I : CHROMOSOMES ET SPECIATION 4

I.1. Le caryotype comme élément de reconnaissance d'une espèce 5

a. Concept biologique de l'espèce

b. Critère chromosomique de l'espèce

c. Etude des hybrides

I.2. Rappel des différents mécanismes impliqués dans la spéciation 11

a. Notion de spéciation

b. Rôle des réarrangements chromosomiques dans la spéciation

c. Problèmes liés à la fixation d'un nouveau type chromosomique

d. Importance relative de l'isolement géographique

e. L'organisation sociale des populations de mammifères comme facteur d'évolution chromosomique

I.3. Variation au sein d'une famille 15

a. Lignées évolutives par fusions robertsoniennes

b. Evolution sans changement apparent du caryotype

c. Autres modes de changement

d. Evolution du caryotype sans différentiation anatomique

CHAPITRE II : VARIATION AU SEIN DE LA FAMILLE DES SUIDAE 18

II.1. Notion de systématique 20

II.2. Etude du genre Sus 23

a. Le porc domestique

1. Conséquences pathologiques de certains réarrangements chromosomiques chez le porc

2. Variant chromosomique et réduction de fertilité

b. Les sangliers

c. Les hybrides porc-sanglier

1. Introduction d'hybrides porc-sanglier dans les parcs à sangliers

2. Perspectives d'élevage

II.3. Les réarrangements chromosomiques au sein de la famille des Suidae 34

a. Etude de différents genres de la famille

1. Babyrussa babyrussa

page

2. Phacochoerus aethiopicus
3. Potamochoerus porcus
4. Hylochoerus meinertzageni
5. Tayassu albirostris (pécari à lèvres blanches) et Tayassu tajacu (pécari à collier)

b. Relations phylogénétiques entre les différents taxa sur base des réarrangements chromosomiques
1. Systématique
2. Evolution chromosomique

c. Etude paléontologique

CHAPITRE III : ORIGINE HISTORIQUE DU PORC DOMESTIQUE 44

CHAPITRE IV : POSSIBILITES D'UNE FISSION CHROMOSOMIQUE COMME FACTEUR D'EVOLUTION 48

IV.1. Nature exacte des fusions robertsoniennes 49
IV.2. Etude au microscope électronique du centromère 51
IV.3. Etude moléculaire des télomères 51

Discussion 53

I. Le porc 53
a. Origine historique du porc domestique
b. Systématique

II. Variations chromosomiques chez le sanglier : systématique et évolution 59
a. Systématique
b. Evolution
1. Nature du réarrangement chromosomique
2. L'isolement géographique
3. Organisation sociale

CHAPITRE V : ETUDE DU CARYOTYPE DU PORC, DU SANGLIER ET DE LEURS HYBRIDES AU MOYEN DES BANDES R 65

V.1. Collecte du matériel 66
a. Le sanglier
b. Le porc
c. Le sanglochon

V.2. Technique de culture des lymphocytes 69
a. Généralités
b. Description de la technique
1. Mise en culture
2. Arrêt de la culture

page

3. Solution hypotonique
4. Fixation
5. Etalement
6. Colorations
7. Techniques d'observation : microscopie et photographie
8. Classement des chromosomes

V.3. Présentation des résultats 76

a. Les sangliers 76

1. Description du phénotype
2. Description du caryotype

b. Les porcs 86

1. Description du phénotype
2. Description du caryotype

c. Les sanglochons 88

GROUPE I : 88

1. Description du phénotype
2. Description du caryotype

GROUPE II : 92

1. Description du phénotype
2. Description du caryotype

GROUPE III : III. 1 95

1. Description du phénotype
   - En première génération
   - En deuxième génération
2. Description du caryotype

III. 2

Description du phénotype

III. 3

Description du phénotype

V.4. Interprétation des résultats et discussion 98

a. L'étude des bandes R

b. Nombre de chromosomes chez le sanglier

1. Conséquences écologiques des croisements porc-sanglier
2. Perspectives économiques des croisements porc-sanglier

RESUME 106

BIBLIOGRAPHIE I - XI

Introduction

INTRODUCTION.

La cytogénétique a pour but l'étude des chromosomes. Du point de vue de la spéciation, les chromosomes et le caryotype caractérisent une espèce au même titre que les données morphologiques, biochimiques,...
Toutes les espèces (sauf très rares exceptions) ont un caryotype bien individualisé et stable. De plus, il est possible au sein d'une même famille, de relier les caryotypes des différentes espèces qui la composent, à partir d'un caryotype ancestral. De nouveaux caryotypes semblent associés à l'apparition d'espèces nouvelles, ce qui témoigne de l'importance des réarrangements chromosomiques dans les mécanismes de spéciation.

Les variations cytogénétiques sont réparties en deux grandes classes :

- les séries robertsoniennes, où les fusions centriques semblent être le facteur dominant d'évolution chromosomique ;
- les séries non-robertsoniennes, où les fusions centriques entre chromosomes acros et télocentriques n'ont qu'un rôle secondaire, mais où importent les translocations réciproques et les inversions para ou péricentriques.

On ne peut cependant pas toujours retracer l'évolution chromosomique car, d'une part, les remaniements chromosomiques sont complexes; et, d'autre part, l'extinction de nombreuses espèces nous prive de renseignements concernant les réarrangements chromosomiques intermédiaires qui ont permis le façonnement des espèces actuelles.

Dans ce cas, des études paléontologiques permettent de vérifier et compléter les données cytogénétiques.

L'objet de ce mémoire est l'étude du caryotype du porc domestique (Sus scofra domestica) et du sanglier (Sus scofra scofra).

Ces animaux appartiennent à la même espèce bien qu'ils aient cependant des nombres chromosomiques différents : le sanglier d'Europe a 36 chromosomes tandis que le porc en a 38.

Des hybrides fertiles, avec un nombre chromosomique intermédiaire (2n = 37) ont été décrits. L'introduction de ces hybrides dans certains parcs à gibier expliquerait le polymorphisme intraspécifique à 2n = 36,37,38 chromosomes, observé dans ces populations de sangliers.

En général, on admet que l'espèce la plus récente a le nombre chromosomique le plus réduit. Si l'on considère que le porc est une forme domestiquée du sanglier, l'évolution, dans ce cas, se ferait avec augmentation du nombre de chromosomes, ce qui est un exemple rare.

Il m'a donc semblé intéressant d'aborder ce problème. Les objectifs du présent travail seront donc :

1. l'étude comparée du caryotype du porc et du sanglier à l'aide des bandes R;

2. l'étude des chromosomes des hybrides et de leurs descendants éventuels;

3. L'étude cytogénétique d'une population de sangliers ardennais.

Puisque les références seront d'ordre systématique et évolutif, un rappel théorique du concept d'espèce et de la spéciation chromosomique me semble nécessaire avant la présentation et l'interprétation des résultats.

Chapitre 1 :

CHROMOSOMES ET SPECIATION .

I. CHROMOSOMES ET SPECIATION.

I.1. Le caryotype comme élément de reconnaissance d'une espèce.

a. Concept biologique de l'espèce.

L'extraordinaire diversité du monde vivant a toujours intrigué les scientifiques désireux d'organiser une systématique claire et univoque. Les premiers essais de codification de la systématique proposés par Linné en 1735 se basaient essentiellement sur des caractères morpholgiques externes. L'individu est l'unité de base de la systématique et la similitude morphologique entre chaque spécimen définit le critère de l'espèce. C'est ainsi que de nombreux variants individuels ont été élevés au rang d'espèce distincte.

Frappé par la variabilité intraspécifique (notamment les énormes différences morphologiques entre mâle et femelle) HUXLEY publie en 1940 "The new systematics". Cette nouvelle systématique tient compte de l'ensemble des critères appartenant à toutes les disciplines biologiques.

On y tient compte des données morphologiques, écologiques, éthologiques, biochimiques, physiologiques, biogéographiques. C'est ainsi que s'est développé le concept biologique de l'espèce. La définition de l'espèce qui en résulte est la suivante : "les espèces sont des groupes de populations naturelles capables d'intercroisement et qui sont reproductivement isolés d'autres groupes semblables.". L'isolement reproducteur, contrairement aux caractères morphologiques, crée une séparation très nette entre les espèces. L'amixie est donc le critère qui permet le mieux de distinguer une espèce.

Une espèce à grande distribution géographique est généralement constituée de nombreuses populations locales, qui quelques fois peuvent présenter des caractéristiques morphologiques, éthologiques, écologiques, propres qui les différencient nettement d'autres populations de l'espèce avec lesquelles cependant une continuité génétique potentielle ou réelle existe. Si ces populations se rencontrent, les individus peuvent se croiser et donner une descendance fertile ce qui témoigne bien de leur appartenance à la même espèce. On considère alors ces populations comme des sous-espèces d'une espèce polytypique. Eventuellement, on pourra parler de races distinctes, mais ce terme est plus souvent réservé aux animaux d'élevage.

De nombreux facteurs génétiques ont été étudiés pour caractériser les races. Une race pure est composée d'individus présentant une homozygotie pour tous les gènes.

Il est évident que ce n'est pas le cas généralement, et la distinction (race ou sous-espèce et espèce) repose alors sur des notions statistiques qu'il

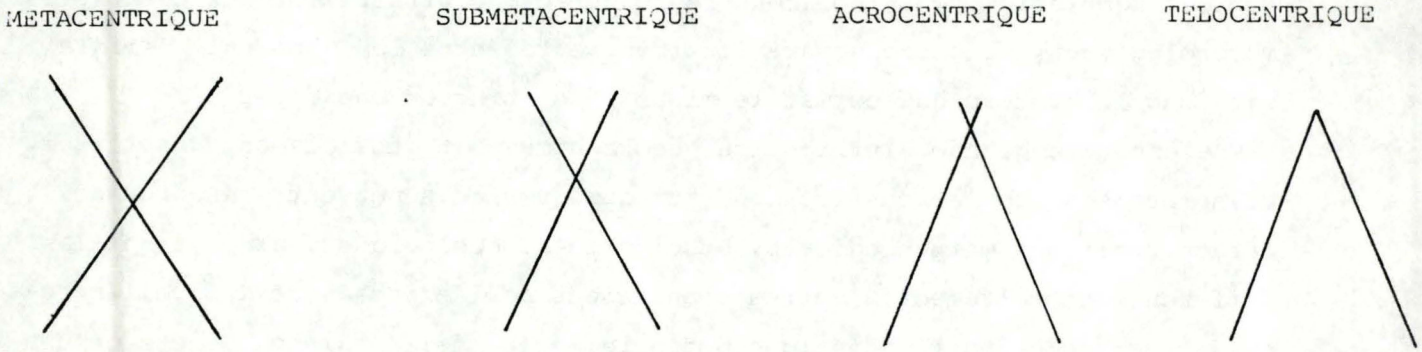


Figure 1 : Forme des chromosomes en fonction de l'indice centrométrique.

n'est pas toujours aisé d'interpréter.

Le meilleur critère reste encore l'amixie : le croisement de deux animaux de race différente donne un métis fertile, tandis que deux espèces distinctes ne peuvent se croiser. Si elles se croisent,les hybrides seront stériles.

Au sein d'une même population, des individus peuvent présenter des phénotypes discontinus. Il s'agit alors d'un polymorphisme intraspécifique qui résulte de la présence simultanée, dans une population, de plusieurs facteurs génétiques (allèles) à effets phénotypiques discontinus.

Polytypie et polymorphisme sont deux notions bien distinctes, puisque la première concerne des populations différentes tandis que la seconde se limite à une seule population.

b. Critère chromosomique de l'espèce.

L'importance du critère chromosomique pour préciser le concept d'espèce est maintenant reconnu. La systématique intègre ainsi un nouveau critère de distinction.

D'une façon générale, on remarque que les espèces fixées, c'est-à-dire isolées reproductivement d'autres espèces ont un nombre de chromosomes fixe également. Dans ces conditions, le nombre, mais aussi la forme des chromosomes, ainsi que le banding caractérisent une espèce tout comme le pelage, la taille, l'anatomie et la physiologie des animaux.

Les principales caractéristiques observables d'un chromosome sont les télomères (extrémités distales des chromosomes particulièrement bien mises en évidence par les bandes T et R),et le centromère ou constriction primaire. La forme du chromosome est précisément déterminée par la position du centromère. On appelle indice centromérique (Ic) le rapport entre la longueur du bras court et la longueur totale du chromosome. L'indice centromérique est situé entre 0 et 1/2. S'il est de 1/2, le centromère est médian et le chromosome est appelé métacentrique; s'il est situé entre 0,5 et 0,2, le chromosome sera submétacentrique; s'il est de 0,1 le centromère est presque terminal et le chromosome est acrocentrique; enfin, s'il est terminal, il n'y a pas de bras courts, l'indice centromérique est de 0 et le chromosome est télocentrique. (Cfr. figure 1). Les différentes techniques de coloration mettent en évidence des bandes particulières sur chaque paire de chromosomes; ce qui permet de mieux décrire le caryotype de l'espèce.

C'est ainsi que l'on observe généralement que les espèces bien établies ont des caryotypes bien distincts.

On constate cependant quelques exceptions à cette règle générale : des espèces distinctes morphologiquement présentent des caryotypes similaires.

Chez les Camélidés, des animaux aussi distincts que les Camélidés (Camelus bactrianus à 2 bosses et Camelus dromaderius à 1 bosse) et les Lamas (guanacos, alpacos) ont tous 2n = 74 chromosomes identiques.

Chez les bovidés, on peut remarquer qu'un grand nombre d'espèces différentes ont le même caryotype que Bos taurus (taureau), Poephagus gruniers (Yack), Bison bison (bison d'Amérique), Bison bonasus (bison d'Europe) et même l'antilope Cephalophus gremmi (duiker), avec des variations mineures portant sur le chromosome Y. On peut penser qu'il ne s'agit pas d'espèces mais de races différentes; les différences morphologiques seraient dues à l'accumulation de mutations géniques. Cela pourrait être le cas pour Bos taurus et Bison bison puisque ces espèces sont interfécondes. Il pourrait aussi s'agir d'espèces d'apparition récente qui ne sont pas encore parfaitement isolées du point de vue reproducteur. (Koulischer, 1967)

En tous cas cela montre bien que du point de vue de la systématique, la morphologie prime la cytogénétique. On peut cependant essayer de rapprocher les deux points de vue. De toutes façons, un isolement reproducteur efficace existe entre le bison et le duiker, même si le caryotype est le même. Ce sont donc deux espèces bien distinctes.

La seconde restriction concerne les variations chromosomiques observées au sein d'une même espèce.

Evans et al. ont découvert chez une chèvre (Capra hircus) un nombre chromosomique 2n = 59 alors que le caryotype normal est 2n = 60, tous télocentriques. La réduction du nombre de chromosomes s'explique par la fusion de deux autosomes acrocentriques formant ainsi un chromosome métacentrique.

S'il s'agit d'un cas isolé, sa signification est nulle pour la spéciation mais si un ensemble d'animaux présente ce réarrangement à l'état homozygote, il pourrait alors s'agir d'espèces naissantes.

Les souris à fusions robertsoniennes découvertes dans les régions alpines (Mus poschiavinus 2n = 26 alors que Mus musculus à 2n = 40 chromosomes) mais aussi en Belgique (Cfr mémoire de Roland Hubner, souris à 2n = 39 et 38 chromosomes) en sont un exemple.

Il est donc nécessaire, pour établir avec certitude le caryotype d'une espèce d'étudier un nombre suffisant d'individus de cette espèce.

En résumé, si l'étude cytogénétique ne permet pas toujours de définir le statut d'une espèce, une telle étude nous apporte cependant des renseignements qui permettent de compléter et corriger les études classiques morphologiques et anatomiques.

La cytogénétique s'inscrit alors parfaitement dans l'idée de la systématique

synthétique, qui tient compte d'un maximum de critères biologiques : génétiques, écologiques, éthologiques, anatomiques, physiologiques; cela afin de mieux définir le statut d'une espèce.

c. Etude des hybrides.

Le critère chromosomique de l'espèce trouve sa justification dans la définition même de l'espèce. Le statut de l'espèce repose sur l'amixie. Or, la divergence caryotypique entre espèces proches assure, du moins chez les mammifères, l'isolement reproducteur. Si, exceptionnellement ou artificiellement, la fécondation a pu aboutir à la conception et à la naissance d'un hybride viable, les problèmes méiotiques peuvent provoquer la stérilité de cet hybride. En effet, lors de la méiose, les chromosomes homologues d'origine paternelle et maternelle doivent s'apparier. Cet appariement ne pose aucun problème si la garniture chromosomique est identique, ce qui est le cas lorsque les individus parentaux sont de même espèce, en raison de la constance morphologique et numérique des chromosomes. Il arrive cependant, lorsque des réarrangements chromosomiques simples (une paire de chromosomes métacentriques obtenus par fusion de chromosomes télocentriques) sont impliqués entre des espèces proches parentes, que des hybrides viables et fertiles puissent résulter de croisements interspécifiques. Dans ce cas (chromosomes métacentiques obtenus par fusion de chromosomes télocentriques), la formation de trivalents à la méiose permet de résoudre les problèmes d'appariement synaptique évoqués ci-dessus. Toutefois, une réduction de fertilité peut sanctionner ces contacts interspécifiques en raison des problèmes d'aneuploidie provoqués par une mauvaise répartition des chromosomes. Puisque les trisomies et monosomies sont généralement léthales dans le monde animal, il y a donc réduction de fertilité.

La constance caryotypique joue un rôle évolutif important puisqu'elle assure le maintien de l'espèce en empêchant le mélange des pools de gènes des différentes espèces. Si la nature supprimait les barrières reproductrices, la vie serait alors représentée par un ensemble d'hybrides hétérogènes, ce qui effacerait tous les caractères adaptatifs propres à chaque espèce. (l'espèce en tant qu'unité écologique représente un pool de gènes protégés qui a été sélectionné par l'environnement). C'est pourquoi les cas d'hybridation dans la nature sont exceptionnels. Les facteurs écologiques, éthologiques, géographiques et les réarrangements chromosomiques constituent de très efficaces barrières reproductrices !

La détection des hybrides n'est pas toujours facile et certains naturalistes non avertis pensent parfois, sur base de critères morphologiques, être en présence d'une espèce nouvelle.

Mais du point de vue cytogénétique, les hybrides doivent posséder un nombre chromosomique intermédiaire entre ceux des espèces parentes ainsi qu'une garniture chromosomique proche. On peut donc facilement mettre en évidence un hybride ainsi que les espèces dont il est issu.

Description de quelques hybrides.

Au sein de la famille des Equidae, différents croisements interspécifiques ont donné des hybrides parfois fertiles : exemples (Chandley, 1974)

Equus przewaslkii x Equus caballus = hybrides fertiles (2n = 65)
(2n = 66) (2n = 64)

Equus asinus x Equus caballus = mulet stérile (2n = 63)
(2n = 62) (2n = 64)

Equus grevyi x Equus burchelli = hybride (2n = 45)
(2n = 46) (2n = 44)

Chez les bovidés, des hybrides fertiles existent entre le bison (Bison bison) et les vaches (Bison taurus). Les mâles sont moins fertiles que les femelles. De tels croisements ont été expérimentés en Amérique et au Canada mais n'ont pu aboutir à la création de nouvelles races plus performantes, car dans les générations suivantes (croisements de retour ou croisements entre hybrides F1) les animaux présentent une nette réduction de fertilité combinée à un faible taux de viabilité. (Basrur, comparative mammalian cytogenetics)

Chez les cervidés, l'exemple le plus remarquable du point de vue chromosomique est l'hybride obtenu par croisement du "muntjac chinois" (Muntiacus muntiacus reevesi 2n = 46) avec le "muntjac rouge" (Muntiacus muntiacus muntiacus 2n = 7 chez le mâle et 2n = 6 chez la femelle). Le caryotype de l'hybride est parfaitement représenté par le set haploïde complémentaire de chacun des parents : le mâle a 27 chromosomes tandis que la femelle en a 26. Il a été signalé (Gray, 1945) que les hybrides F1 pouvaient se reproduire, mais cette observation semble peu probable du point de vue cytogénétique.

Il est évident que l'existence d'hybrides fertiles posent le problème du statut des espèces concernées. S'agit-il d'espèces ou de races distinctes avec métis fertiles ?

Puisque le critère qui définit l'espèce est l'amixie, il est tentant dans ce cas de parler de races. Néanmoins, les croisements interspécifiques ont généralement lieu dans des conditions artificielles, en laboratoire ou en captivité. Dans des conditions naturelles, c'est-à-dire pour les animaux qui

vivent librement dans leur environnement naturel sans aucune contrainte humaine, ces croisements n'auraient pas été possibles, même si potentiellement les espèces ont la possibilité de se croiser et de donner une descendance fertile. C'est notamment le cas pour les bongos et sitatunga qui vivent ensemble en troupeaux et dans lesquels aucun hybride n'est observé. Ce sont donc des facteurs éthologiques, écologiques ou géographiques qui assurent l'isolement reproducteur et le statut d'espèce ne peut-être remis en question. Lorsque les hybrides obtenus sont stériles, cela signifie sans aucun doute qu'il s'agit d'espèces distinctes. Le fait que des contacts interspécifiques se soldent par la naissance d'hybrides viables témoigne néanmoins de la proche parenté phylogénétique de ces espèces.

Dans le cas du cheval de Przewalski (Equus prezwalskii) et du cheval domestique (Equus caballus) notamment, un doute subsiste car, non seulement des hybrides fertiles existent mais de plus de tels croisements interspécifiques ont lieu naturellement. C'est ainsi que les Tartares laissaient leurs juments (Equus caballus) en semi-liberté la nuit, dans l'espoir qu'un cheval sauvage (Equus Prezwalskii) vienne les saillir et "fortifie" ainsi la race pour la rendre plus robuste et nerveuse.

Si l'on se base uniquement sur l'étude du caryotype, on est en présence de deux espèces distinctes (Equus prezwalskii 2n = 66 et Equus caballus 2n = 64) mais comme le critère d'amixie n'est pas vérifié, il pourrait s' agir de deux races distinctes.

Selon Frechkop, les différences morphologiques (taille principalement) et cytogénétiques sont conséquentes et justifieraient le statut d'espèces distinctes. Le problème de croisements interspécifiques peut aussi être lié au processus de domestication. Nous aborderons ce problème ultérieurement, dans la discussion qui terminera la partie bibliographique de ce mémoire.

I.2. Rappel des différents mécanismes impliqués dans la spéciation.

a. Notion de spéciation.

La signification la plus générale de la spéciation est l'apparition de nouvelles espèces, ce qui est généralement interprété comme une multiplication des espèces.

L'introduction concernant le concept d'espèce était donc nécessaire pour bien comprendre les mécanismes fondamentaux impliqués dans la spéciation. Il ne s'agit pas du seul mode d'évolution possible. Une population insulaire peut aussi se transformer au cours du temps d'une espèce A en espèce B puis C et D sans qu'il y ait eu division en plusieurs espèces.

L'isolement reproducteur assure l'intégrité du pool génétique responsable de l'adaptation de l'espèce à son environnement. Ce pool de gènes peut cependant varier, sous l'action combinée des mutations et de la recombinaison (rendue possible grâce à la reproduction sexuée), dans les limites telles que le complexe génique de base et donc le caractère adaptatif de l'espèce soit préservé. Des conditions changeantes de l'environnement ou l'envahissement de nouvelles niches écologiques, interprétés comme des critères d'adaptation et de compétition différents, peuvent remettre en question le caractère adaptatif de l'espèce et créer ainsi les conditions nécessaires à l'appparition de nouvelles espèces. La spéciation peut donc être interprétée comme une voie de déviation à un système trop rigide d'homéostasie génétique.

b. Rôle des réarrangements chromosomiques dans la spéciation.

Les différents exemples de réarrangements chromosomiques au sein des différentes familles de mammifères suggèrent l'importance de ce type de mutation dans la spéciation.

L'apparition de variants chromosomiques (par ex. les souris à fusion robertsonienne à 2n = 22 et 24 chromosomes), très tôt dans les mécanismes de spéciation, au stade de "race chromosomique", semble leur attribuer un rôle causal évident.

Les remaniements chromosomiques sont susceptibles de créer des barrières reproductives, ce qui est une étape essentielle de la spéciation. Ce ne serait que secondairement que les mutations génétiques interviendraient pour façonner les espèces ainsi isolées.

c. Problèmes liés à la fixation d'un nouveau type chromosomique.

Les remaniements chromosomiques sont considérés comme des événements uniques dont la fréquence d'apparition, longtemps sous estimée, n'en demeure pas moins supérieure à celle des mutations géniques. Suite à l'apparition d'un

variant chromosomique, trois situations peuvent se présenter :

- si le réarrangement est néfaste pour l'individu, il est rapidement éliminé par la voie de la sélection naturelle;

- si au contraire, le réarrangement assure une supériorité aux hétérozygotes (hétérosis) un polymorphisme balancé s'établit et se maintient au sein de la population. Un équilibre s'établit alors de telle manière que l'ancien et le nouveau type chromosomique persistent indéfiniment dans la population. Il n'y a donc pas de spéciation chromosomique. Il n'est cependant pas exclu que ce polymorphisme balancé puisse se fixer. On observe quelques fois des cas intéressants de réarrangements chromosomiques qui existent au stade de polymorphisme balancé dans certaines populations mais qui existent aussi au stade homozygote et créent ainsi des différences cytotaxonomiques entre espèces proches. C'est le cas chez les Drosophiles, pour certaines inversions paracentriques.

- Si le nouveau type chromosomique provoque une réduction de fertilité des hétérozygotes sans pour autant l'éliminer, une fixation au stade homozygote peut avoir lieu. Une barrière reproductrice provoquée par les deux stades homozygotes annonce le début d'un mécanisme de spéciation. C'est ainsi que, paradoxalement, l'évolution aurait lieu par l'intermédiaire de mutations défavorables. En effet, pour que le réarrangement chromosomique puisse se maintenir, il faut que l'individu porteur se croise avec les autres membres (non porteurs) de la population, ce qui entraîne des problèmes d'aneuploïdie (trisomie et monosomie). Néanmoins, la descendance sera aussi composée d'individus normaux et d'autres hétérozygotes pour le nouveau type chromosomique. Une relation incestueuse permettra alors le passage au stade homozygote.

Différents facteurs pourraient favoriser le maintien et la fixation de mutations chromosomiques.:

- la dérive méiotique : proposée par White en 1968 et qui correspond à un avantage ségrégationnel lors de la méiose chez la femelle. Le nouveau type chromosomique passerait plus souvent dans le noyau de l'oeuf que dans le noyau polaire.

- l'inbreeding : ou consanguinité, qui se traduit par des relations incestueuses, favorisées par un avantage sélectif des nouveaux homozygotes, suite à un effet de position par exemple.

- la dérive génétique : changement dans la fréquence génique d'une petite population, composée de quelques reproducteurs, qui s'isole et qui présentera alors un pool génétique différent de l'espèce. Par changement génique, on sous-entend aussi les réarrangements chromosomiques.

d. Importance relative de l'isolement géographique.

Avant l'avènement de la cytogénétique, c'est-à-dire jusqu'au début des années 60-70, on considérait généralement que l'évolution avait lieu par accumulation graduelle de micromutations ou mutations géniques.

La spéciation sympatrique a lieu sans isolement géographique. Ce sont des facteurs écologiques (adaptation à des niches écologiques différentes) qui sont responsables de la division du pool de gènes. L'acquisition de mécanismes d'isolement génétique peut faciliter la différenciation de ces races en espèces distinctes.

Le modèle allopatrique suppose la séparation en deux groupes distincts grâce à une barrière géographique. L'action combinée de la sélection liée aux nouvelles conditions locales et des mutations différencieront ces sous-populations. Si l'isolement géographique est strict, une coupure du flux génique favorisera l'acquisition d'isolements reproducteurs et on sera alors en présence de deux espèces distinctes.

Puisque les réarrangements chromosomiques peuvent créer des barrières reproductrices, l'isolement géographique pourrait alors jouer un rôle accessoire. C'est pourquoi deux modèles nouveaux, principalement axés sur les conditions de dispersion d'un nouveau type chromosomique, ont été proposés.

Le modèle stasipatrique a été proposé par White qui essaye d'expliquer comment des espèces proches avec des animaux peu mobiles ont des caryotypes bien distincts ainsi qu'une étroite zone d'hybridation. Le réarrangement chromosomique s'établit au sein de la population et, grâce principalement à la supériorité des homozygotes progresse radiairement à partir de ce centre de distribution. L'espèce naissante se fixe au centre de l'aire de distribution et l'espèce la plus ancienne est refoulée à la périphérie. L'importance de l'isolement géographique est donc moindre. Ce modèle pourrait, par exemple, rendre compte de la spéciation des espèces continentales. (White, 1969, 1978)

Le modèle péripatrique proposé par Mayr qui remarque que la spéciation est beaucoup plus active dans les petites populations isolées des îles que pour les espèces continentales à large distribution géographique. Le pool de gènes d'une petite population isolée composée de quelques individus (founder population) est plus rapidement réorganisé. Cela peut déboucher rapidement sur un isolement reproducteur. Un réarrangement chromosomique défavorable à l'état hétérozygote se fixerait plus facilement dans une population déjà isolée en périphérie de l'aire de distribution. (Mayr, 1982)

Ecologie FUN Animale

e. L'organisation sociale des populations de mammifères comme facteur d'évolution chromosomique.

L'évolution chromosomique observée chez certaines espèces de mammifères pourrait être liée au degré d'organisation sociale de leur population. La fixation d'un nouveau type chromosomique est plus facile dans une population déjà isolée et composée de quelques individus. Or, la subdivision d'une large population en petits groupes isolés peut-être favorisée, non seulement par l'isolement géographique suite par exemple à un environnement inégal, mais aussi par des caractères de structure sociale tels que : une faible mobilité, une forte territorialité. Ainsi les harems ou clans d'un seul mâle dominant, qui assure le principal des saillies, et de quelques femelles favorisent la consanguinité. (Wilson, 1975)

C'est le cas chez les primates pour les espèces du genre Cercopithecus qui sont organisés en petites troupes constituées d'un seul mâle adulte et de plusieurs femelles. Ces espèces sont généralement sympatriques avec des différences chromosomiques nettes.

Il en serait de même pour les souris où les populations sont subdivisées en groupe de 4 à 6 individus avec un mâle dominant. Les jeunes se détachent cependant de ces groupes sociaux et se diluent dans d'autres populations, brisant ainsi la consaguinité qui y règne.

Il est donc nécessaire d'étudier minutieusement les rapports sociaux, ainsi que la dynamique de distribution des populations des différentes espèces de mammifères; cela afin de préciser les conditions de spéciation au sein de ces espèces

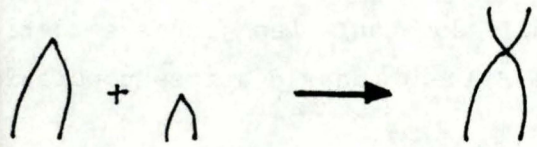
Conclusion

Il est évident que la spéciation tient compte de trois facteurs essentiels qui sont : l'isolement géographique, les réarrangements chromosomiques et les mutations géniques, ainsi que des données éco/éthologiques telles que l'organisation sociale, la faculté d'adaptation aux nouveaux environnements.

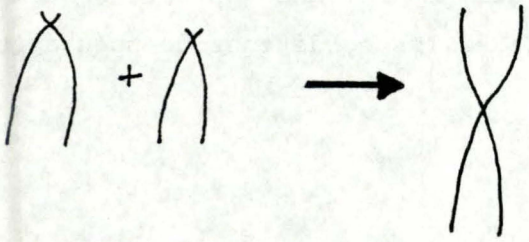
Des scientifiques de formation différente (généticiens, paléontologistes, zoologistes,...) peuvent privilégier un facteur plutôt qu'un autre et ainsi forcer quelque peu l'interprétation du processus en cours.

Aussi deux principes fondamentaux doivent être respectés : (Mayr, 1982)

- le principe de simultanéité selon lequel les 3 facteurs, ainsi que d'autres sans doute, procèdent souvent simultanément et il est donc nécessaire d'en tenir compte.



FUSION DE DEUX CHROMOSOMES TELOCENTRIQUES



FUSION DE DEUX CHROMOSOMES ACROCENTRIQUES

Figure 2 : Fusions Robertsoniennes.

- Le principe de pluralisme : différents schémas d'interprétation des mécanismes de spéciation sont possibles, mais dans tous les cas un mécanisme d'isolement reproducteur doit être impliqué. C'est ainsi que les conditions de spéciation sont différentes dans les groupes continentaux ou sur les îles, pour les animaux à grande facilité de dispersion ou au contraire peu mobiles.

Un schéma général d'interprétation d'un mécanisme universel de spéciation est absolument impossible car les données correctes récoltées à partir d'une espèce bien précise ne peuvent être extrapolées à d'autres espèces.

I.3. Variation au sein d'une famille.

L'étude cytogénétique permet généralement de rapprocher différentes espèces au sein d'un même genre et différents genres au sein d'une même famille. Les réarrangements chromosomiques entre espèces témoignent donc d'une filiation provoquée par l'évolution. Généralement les espèces supposées les plus anciennes , sur base d'études paléontologiques notamment, présentent un nombre chromosomique supérieur et, c'est à partir de ce caryotype ancestral que se différencient les espèces les plus récentes.

a. Lignées évolutives par fusions robertsoniennes.

Dans ces lignées, le mode dominant d'évolution sont les fusions centriques entre deux chromosomes acro ou télocentriques pour former un chromosome méta ou submétacentrique selon la proportion respective des chromosomes acro ou télocentriques impliqués. (Cfr. figure 2)

Le nombre chromosomique varie au sein de la même famille tandis que le nombre fondamental qui correspond au nombre total de bras chromosomiques reste relativement constant. Ce nombre est de 1 pour les chromosomes télocentriques et acrocentriques (on ne tient pas compte des petits bras) et de 2 pour les autres types chromosomiques.

Généralement on préfère caractériser le caryotype d'une espèce par le nombre de bras autosomiques (N.B.A. ou N.A.A. en anglais : number of autosomic arms). Ce nombre tient compte du nombre de bras autosomiques uniquement, sans compter les chromosomes sexuels ou hétérosomes dont la forme est variable. Ces chromosomes semblent aussi moins importants dans le processus de spéciation.

L'exemple le plus frappant d'évolution par fusion robertsonienne se retrouve au sein de la famille des bovidés. C'est une famille en pleine expansion avec 129 espèces récentes. Elle comprend plus d'espèces récentes que d'espèces fossiles, ce qui témoigne de l'efficacité des processus de spéciation impliqués.

PARACENTRIQUE

PERICENTRIQUE



Figure 3 : Inversions chromosomiques.

La spéciation a lieu par fusion centromérique entre chromosomes acro ou télocentriques avec formation de nouveaux chromosomes méta ou submétacentriques. Le N.B.A reste constant mais le nombre de chromosomes diminue.

La chèvre Capra hircus a 60 chromosomes télocentriques (NF = 60). Suite à une première fusion entre deux paires autosomiques on obtient Ammotragus levera avec 2n = 58 dont une paire d'autosomes métacentriques. Une fusion supplémentaire aboutit à Ovis ammon qui a 2n = 56 chromosomes dont deux paires d'autosomes métacentriques. Ovis aries a 2n = 54 chromosomes et trois paires de métacentriques.

b. Evolution sans changement apparent du caryotype.

Les cétacés ont tous un caryotype avec 2n = 44 chromosomes sauf Satritia quienensis un dauphin nain d'Amazonie qui a 2n = 42 chromosomes.

Chez les félidés Panthera tigris (tigre), Panthera pudus (léopard), Panthera aca (jaguar), Panthera leo (lion), Felis catus (chat), Felis caracal (lynx) ont tous un caryotype très similaire a 2n = 38 chromosomes. Une étude plus fine du caryotype, grâce à des techniques de banding adéquates (bandes G, chromosomes allongés en prométaphase) permet cependant de distinguer quelques remaniements chromosomiques discrets. Une inversion du chromosome 6 sépare le genre Panthera du genre Felis et une inversion péricentrique du chromosome 4 existe entre le lion et le tigre. (Cfr. figure 3) (Wurster, 1973)

c. Autres modes de changement.

Chez les Equidae, une fusion robertsonienne explique le passage du cheval de Przewalski, Equus przewalskii (2n = 66) au cheval domestique, Equus caballus (2n = 64). (Ryder, 1978)

Des remaniements chromosomiques plus complexes peuvent expliquer la filiation entre les autres espèces : Equus asinus (âne, 2n = 62), Equus onager (onagre, 2n = 56), Equus zebra (zèbre, 2n = 44) et Equus grevyi (zèbre, (2n = 46). Dans ce cas, une suite de translocations, inversions, assurent un bon isolement reproducteur entre les espèces mais il est alors très difficile de retracer l'évolution de ces espèces.

d. Evolution du caryotype sans différenciation anatomique.

L'exemple le plus spectaculaire est celui du Muntiacus muntiacus reevesi (2n = 46) et du Muntiacus muntiacus muntiacus (2n = 7 et 6). L'étroite ressemblance du phénotype contraste avec l'extrême divergence du caryotype. Les chromosomes du "muntjac chinois" sont tous télocentriques tandis que le "muntjac rouge" a deux paires d'autosomes dont un long métacentrique et une paire télocentrique plus une paire de chromosomes X submétacentriques. L'évolution aurait lieu par translocations successives de plusieurs chromosomes sur un chromosome ayant gardé son centromère. Les chromosomes transloqués auraient perdu leur partie centromérique et télomérique, sauf le dernier qui aurait gardé ses télomères. (Liming, 1980)

L'alignement successif sur le premier chromosome produit un seul et long chromosome.

Discussion. (= Conclusion?

L'étude cytogénétique de différents mammifères nous montre qu'à un phénotype très similaire, correspond parfois une divergence caryotypique énorme (muntjac, les souris à fusion robertsonienne) et que des variations morphologiques importantes ne sont pas toujours associées à des changements importants au niveau du caryotype. (Cfr félidés inversions chromosomiques).

D'autres remaniements chromosomiques plus discrets et donc plus difficilement identifiables doivent exister et sont essentiels pour accentuer la divergence morphologique et anatomique. Il est néanmoins surprenant que l'effet de position des gènes se fasse sentir de façon marquée par la position de quelques gènes alors que dans d'autres cas, un changement de position important induit une spéciation sans changement morphologique net.

La localisation de certains gènes serait donc plus importante que d'autres !

Chapitre 2 :

VARIATION AU SEIN DE LA FAMILLE DES SUIDAE .

Ordre des Artiodactyles

Mammifères ongulés chez lesquels l'axe des membres passe entre les troisième et quatrième doigts, ceux-ci égaux ou subégaux, le premier doigt ayant disparu dans les espèces actuelles.

Tableau des superfamilles et des familles

Ruminants, à estomac composé				Non ruminants : l'estomac, non composé, peut cependant être subdivisé en zones et, même, présenter une ébauche de compartimentation. Peau épaisse à sous-couche graisseuse	
SOUS-ORDRE **RUMINANTS** 4 superfamilles				SOUS-ORDRE **SUIFORMES**	
Tylopoïdés	***Tauroïdes***	***Elaphoïdes***	***Giraffoïdes***	15 ou 16 paires de côtes. Présence d'une membrane interdigitale facilitant la natation. Extrémité du museau arrondie	13 ou 14 paires de côtes. Pas de membrane interdigitale. Extrémité du museau tronquée en groin
Chameaux Lamas	Bœufs Buffles Antilopes Ovins Caprins	Cerfs Chevreuils Chevrotains	Girafes Okapis	Famille ***Hippopotamidæ*** 2 genres	Famille ***Suidæ*** 5 genres

Tableau 1 *Systématique des* ***Artiodactyles.*** (Marion, 1982)

Famille des Suidæ - Tableau des genres

Canines peu courbées sans croissance continue, les supérieures normalement dirigées vers le bas		Canines recourbées à croissance continue, les supérieures retroussées vers la haut ou l'arrière					
		Canines antagonistes ne s'usant pas l'une contre l'autre	Canines antagonistes s'usant l'une contre l'autre				
SOUS-FAMILLE **DICOTYLINAE**		SOUS-FAMILLE **BABIRUSSINAE**	SOUS-FAMILLE **SUINAE**				
Fusion partielle des os principaux du métatarse. Collier de poils blancs. Longueur toujours inférieure à un mètre	Fusion partielle des os principaux du métatarse. Poils clairs à la mâchoire inférieure. Longueur pouvant dépasser un mètre		Canines inférieures abrasées par les supérieures et bien moins développées que celles-ci	Canines supérieures s'usant contre les inférieures, légèrement plus grandes qu'elles dans une espèce (*Sus barbatus*), moins développées dans les autres.			
			Canines supérieures retroussées dans un plan voisin de l'horizontale.	Canines supérieures retroussées dans un plan oblique par rapport à l'horizontale.	Alvéole de la canine supérieure surmontée d'une apophyse	Pas d'apophyse supra alvéolaire	
						13 paires de côtes. Très petite taille. Queue très courte.	14 paires de côtes. Grande taille. Queue normale.
genre **DICOTYLES**	genre **TAYASSU**	genre **BABIRUSSA**	genre **HYLOCHŒRUS**	genre **PHACOCHŒRUS**	genre **POTAMOCHŒRUS**	genre **PORCULA**	genre **SUS**
Ce sont les pécaris, propres au Nouveau Monde		Tous ces genres sont propres à l'Ancien Continent					

Tableau 2. *Systématique des* ***Suidae.*** (Marion, 1982)

II. VARIATION AU SEIN DE LA FAMILLE DES SUIDAE.

II.1. Notion de systématique.

Le porc domestique (Sus scrofa domestica) et le sanglier (Sus scrofa scrofa) appartiennent au groupe des Ongulés, ordre des Artiodactyles, sous-ordre des Suiformes, famille des Suidae, sous-famille des Suinae, genre Sus. Comme les ruminants, les Suiformes sont des Artiodactyles, c'est-à-dire qu'ils ont un nombre pair de doigts. Cependant, par opposition à ce que l'on observe chez presque tous les Ruminants, ils posent sur le sol par quatre doigts. De plus, chez les Suiformes, l'estomac est moins différencié que chez les Ruminants et la dentition est adaptée au régime omnivore (Cfr. tableaux 1 et 2).

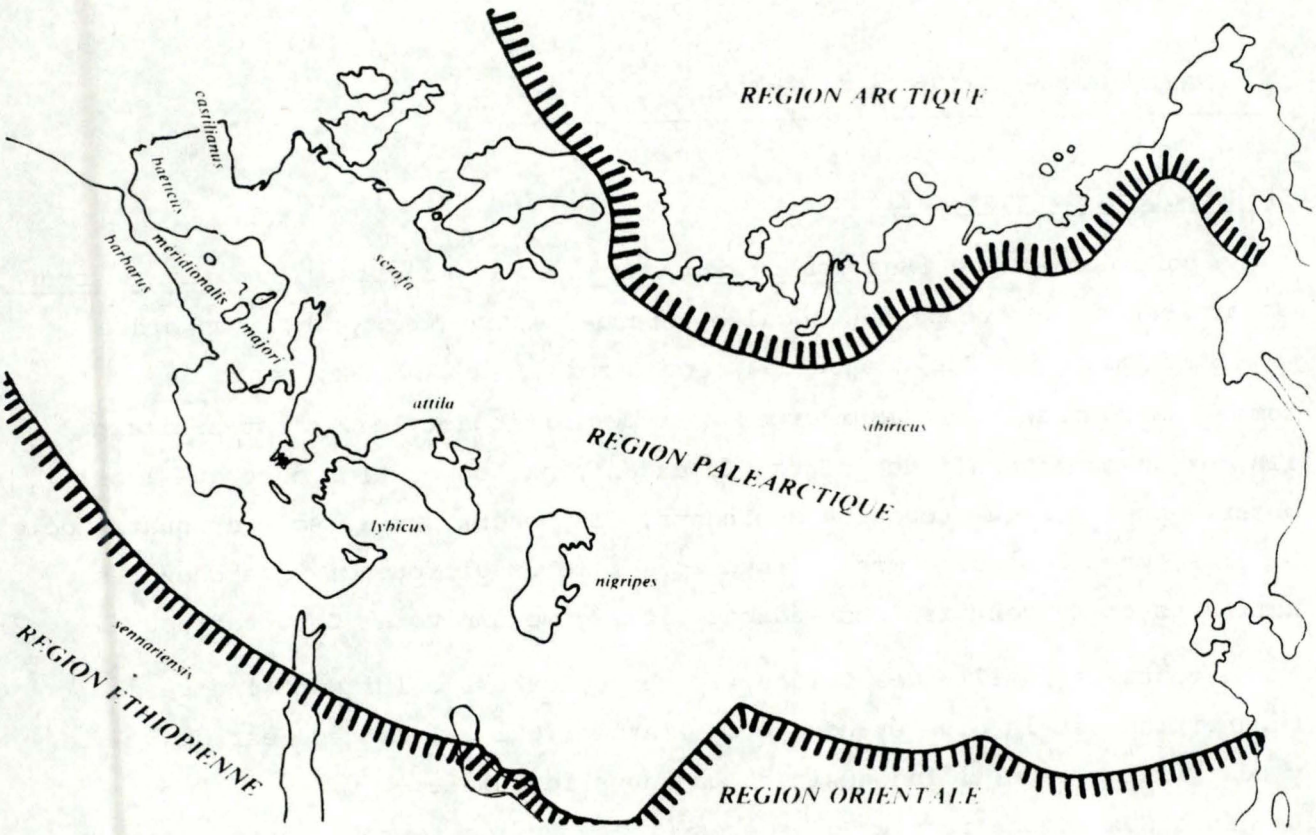
De toute la famille des Suidae, le genre Sus est celui dont l'aire de répartition est la plus étendue : de l'Atlantique à l'extrême est de l'Asie, y compris le Japon, l'Indonésie et la Nouvelle Guinée.
Le genre Sus compte le plus d'espèces et le plus de représentants, mais aussi un grand nombre de variétés locales et formes diverses, ce qui est normal pour ces espèces à large distribution géographique.

C'est pourquoi, dans un souci de clarté, je me limiterai aux quelques généralités nécessaires pour la bonne compréhension du mémoire.

Le genre Sus comprend 3 espèces indiscutables, Sus verrucosus Sus barbatus, Sus scrofa, plus pour certains une quatrième espèce Sus vittatus qui ne serait considérée par d'autres que comme une sous-espèce de Sus scrofa (Cfr.tableau 3)

<table>
<tr><th></th><th colspan="3">Genre Sus - Tableau des espèces</th></tr>
<tr><td>Trois verrues de chaque côté du visage.</td><td colspan="3">Moins de trois verrues de chaque côté du visage.</td></tr>
<tr><td></td><td>Deux verrues de chaque côté du visage. Silhouette élancée, haute sur pattes. Soies de la touffe terminale de la queue implantées sur deux rangs.</td><td colspan="2">Pas de verrues sur les côtés du visage. Silhouette trapue, basse sur pattes. Soies de la touffe terminale implantées tout autour de la queue.</td></tr>
<tr><td></td><td></td><td>Côtés du visage généralement concolores. Certaines formes, cependant, présentent plus ou moins régulièrement une bande latérale plus claire.</td><td>Côtés du visage toujours agrémentés d'une bande de poils clairs plus ou moins nette.</td></tr>
<tr><td>verrucosus</td><td>barbatus</td><td>scrofa</td><td>vittatus</td></tr>
<tr><td colspan="4">La valeur de cette distinction spécifique est discutable</td></tr>
</table>

Tableau 3. *Systématique du genre* **Sus.** (Marion, 1982)



Carte 1 **Sus scrofa.** *Répartition géographique des sous-espèces (groupe* ***vittatus*** *non compris, bien que* ***sibiricus*** *s'y rattache peut-être).* (Marion, 1982)

En effet, Sus scrofa vittatus et Sus scrofa scrofa peuvent se croiser et donner des hybrides fertiles. C'est ainsi que dans certaines régions, on trouve aussi bien des individus à bande faciale (vittatus) ou sans (scrofa) ainsi que toutes les possibilités intermédiaires avec bande plus ou moins nette et plus ou moins étendue .

De nombreuses sous espèces de vittatus et scrofa ont été décrites (Cfr. figure 4 , carte 1 et carte 2).

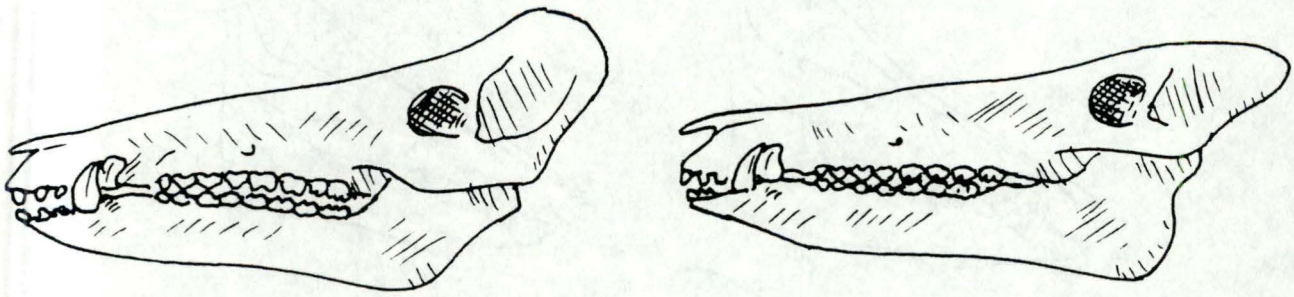
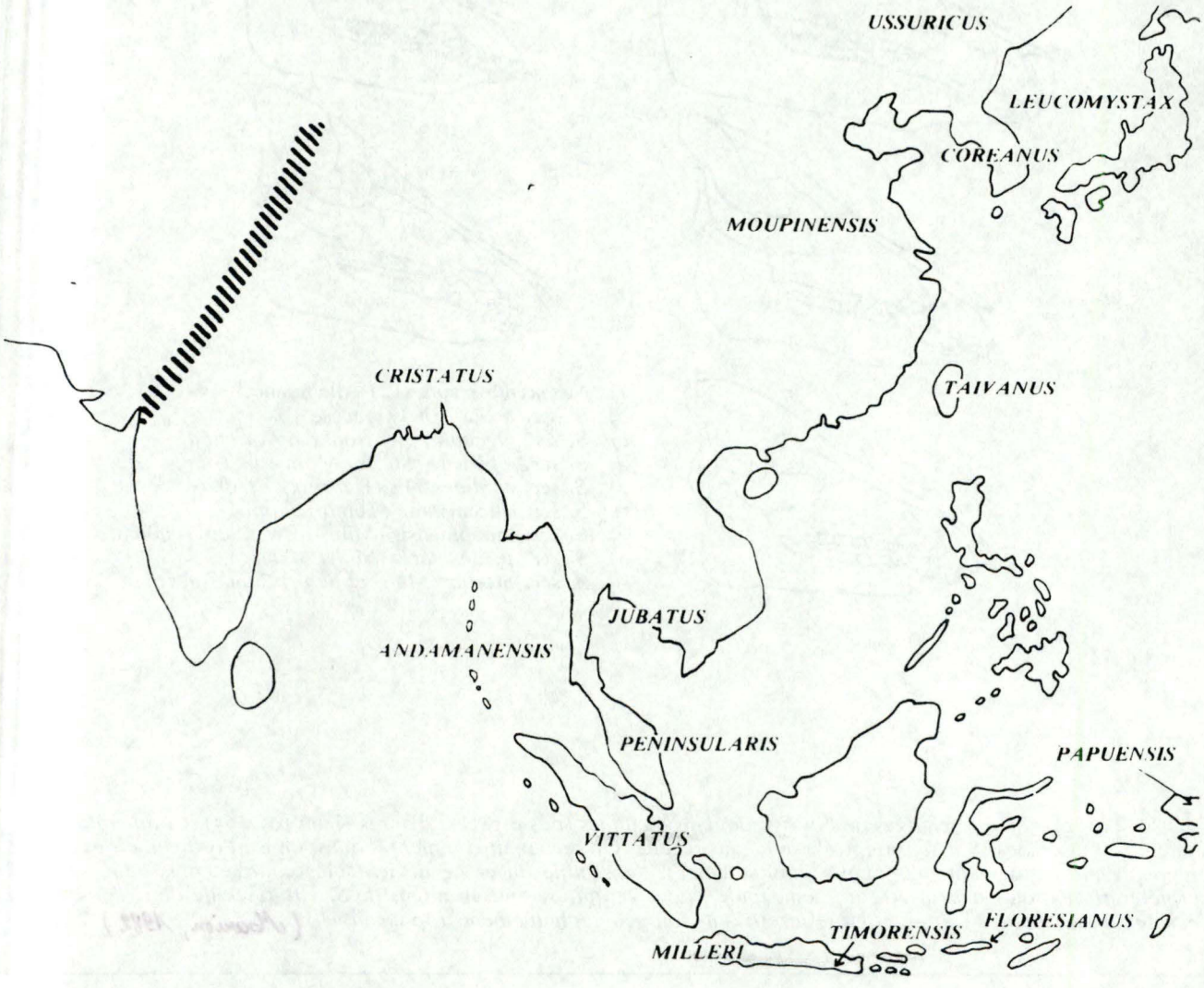
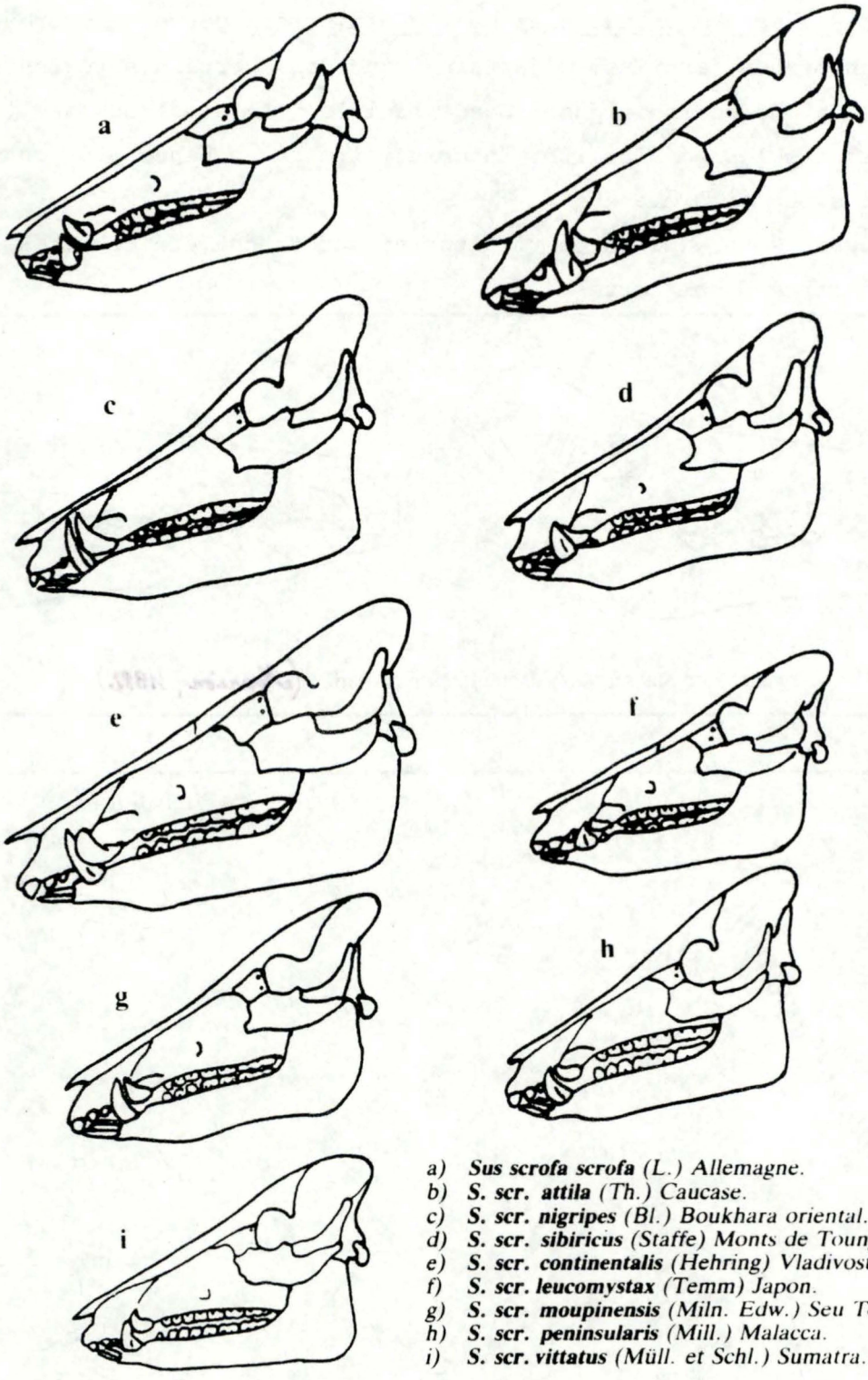


Figure 4 *Crânes, à gauche de* ***Sus scrofa****, à droite de* ***Sus vittatus****.* (Marion, 1982)



Carte 2 *A l'est de la ligne hachurée, aire de distribution de* ***Sus vittatus*** *(= **Sus scrofa vittatus**) et de quelques unes de ses sous-espèces ou variétés.* (Marion, 1982)



a) ***Sus scrofa scrofa*** *(L.) Allemagne.*
b) ***S. scr. attila*** *(Th.) Caucase.*
c) ***S. scr. nigripes*** *(Bl.) Boukhara oriental.*
d) ***S. scr. sibiricus*** *(Staffe) Monts de Toungouzie.*
e) ***S. scr. continentalis*** *(Hehring) Vladivostok.*
f) ***S. scr. leucomystax*** *(Temm) Japon.*
g) ***S. scr. moupinensis*** *(Miln. Edw.) Seu Tchouan.*
h) ***S. scr. peninsularis*** *(Mill.) Malacca.*
i) ***S. scr. vittatus*** *(Müll. et Schl.) Sumatra.*

Planche 1 *Longueurs relatives de l'os hyoïde dans quelques sous-espèces, d'après Kelm (o.c. 54). Commentaire de l'auteur : "Les crânes sont représentés à la même échelle. On reconnaît comment d'ouest en est l'os hyoïde raccourcit progressivemet et devient plus haut ; simultanément, l'ensemble du crâne devient plus court et plus haut." Cette dernière affirmation est peut-être un peu rapide ; pour ce qui est tout au moins de* ***S. vittatus,*** *elle doit reposer sur l'examen d'exemplaires soit en nombre insuffisant, soit géographiquement trop localisés.* (Marion, 1982)

La distinction se base généralement sur la couleur du pelage, la taille, l'examen de l'os lacrymal et la conformation générale du crâne (Cfr. planche 1)

Il convient cependant d'être prudent car certains critères de distinction sont discutables. Ainsi, les différences de taille sont inévitables pour une espèce à si large distribution géographique. Chez le sanglier, le poids et la taille vont en augmentant d'Ouest en Est. Les formes continentales sont aussi plus vigoureuses que les formes insulaires. C'est ainsi que les sangliers de la Sardaigne ont une taille de 50 centimètres pour un poids de 50 Kg, alors que ceux des Carpathes ont une hauteur de 110 centimètres et un poids de 350 kilos ! Ces variations de taille et de poids sont aussi observées chez des animaux tels que le chevreuil et le lynx. (Marion, 1982)

La coloration est sujette aussi à caution car la domestication entraîne une dépigmentation plus ou moins totale et qu'en bien des endroits des croisements ont lieu avec des porcs retournés à l'état sauvage. De plus, le nomadisme poussé des sangliers favorise à l'extrême l'existence de formes intermédiaires.

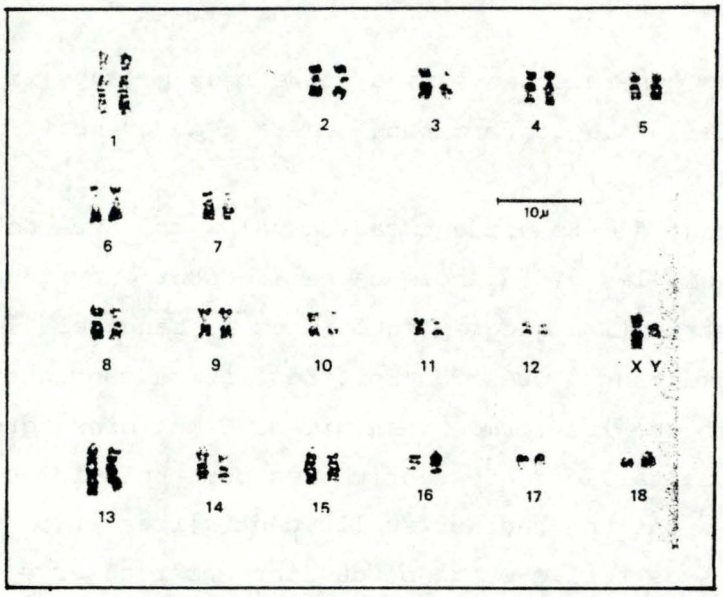


Figure 5 : Caryotype en bandes G du porc domestique. (Bosma , 1976)

II.2. Etude du genre Sus.

a. Le porc domestique.

Les porcs domestiques (Sus scrofa domestica)ont tous 2n = 38 chromosomes, indépendamment de leur origine. (Tikhonov, 1975)

Il est remarquable que des races aussi différentes que les landrace pietrain, porcs vietnamiens, pitman-moore, ainsi que des races plus rustiques comme les siberian omskaja gray, mangalica hungarian, ... présentent une telle constance du caryotype. Le caryotype du porc a déjà été identifié correctement en 1964 par Henricson.

Il y a 6 paires de chromosomes télocentriques, 5 paires de métacentriques, 5 paires de submétacentriques et 2 paires de subtélocentriques plus la paire de chromosomes sexuels. Le nombre de bras autosomiques (NBA) est égal à 30. Le chromosome X est métacentrique et a la même taille que le chromosome 9. Le chromosome Y est le plus petit de la série et est aussi métacentrique. (Cfr. figure 5). Les différentes techniques de banding, bandes R, bandes G, bandes Q, bandes C, ont permis de décrire avec précision les différentes paires chromosomiques chez le porc domestique.

On remarque ainsi que :

- le banding observé sur le chromosome X est similaire à celui de l'homme et à de nombreuses autres espèces de mammifères, ce qui confirmerait l'idée de la nature conservative du chromosome X chez les mammifères (OHNO,1976). Il aurait donc très peu évolué au cours du temps. (Hansen, 1980)

- Malgré la grande constance du caryotype chez le porc, différents réarrangements chromosomiques ont pu être observés chez certains animaux. Il s'agit de phénomènes isolés et leur signification pour l'évolution est nulle. Il s'agit plutôt de cas pathologiques.

1. Conséquences pathologiques de certains réarrangements chromosomiques chez le porc.

Mélander, en 1969, a été étudié les chromosomes d'un porcelet malformé et mort à la naissance. Tous les autres porcelets de la portée étaient normaux.

Différents organes de cet animal présentaient des malformations : tête avec une face de bulldog, bulbes occulaires absents, coeur hypertrophié, poumons atrophiés...

L'étude cytogénétique montre l'existence de deux clônes cellulaires : une avec le complément chromosomique normal et l'autre avec une translocation réciproque. La proportion des cellules avec garniture chromosomique anormale varie de 4 à 12% suivant les tissus étudiés (coeur, poumon, rein).

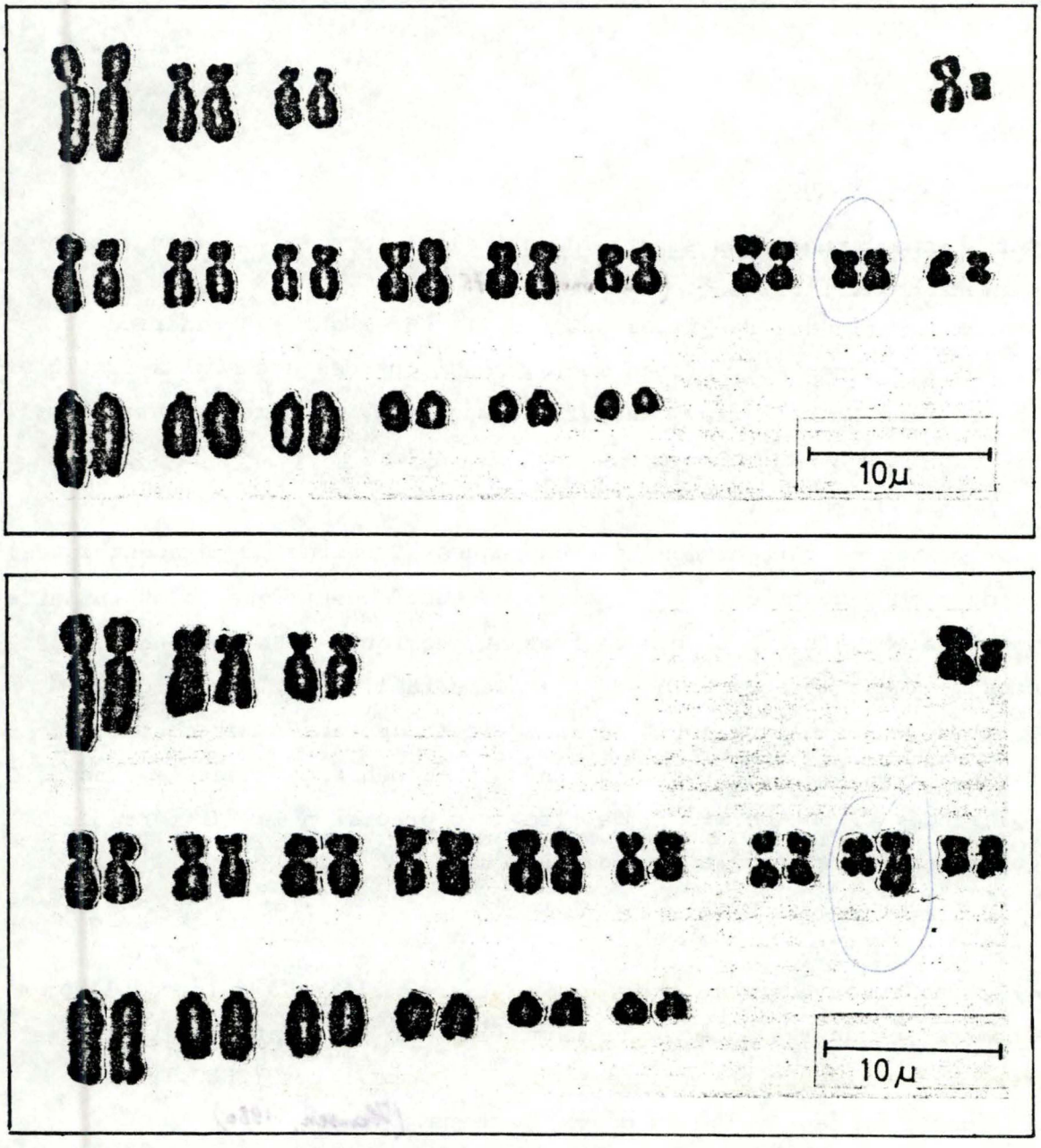


Figure 6 : Caryotype d'un porc normal. (Photo supérieure)
Caryotype avec la translocation (1 q^- , 12 q^+) ° (Photo inférieure)
(Haelander, 1970)

° l'abréviation (1 q^-, 12 q^+) signifie qu'un segment du bras long (q) du chromosome 1 a migré sur le bras long (q) du chromosome 12

p = bras court du chromosome

q = bras long du chromosome

La translocation affecte les chromosomes n°1 et n°12 (1 q^- et 12 q^+) (cfr. figure 6) et elle pourrait être accompagnée d'une délétion, ce qui expliquerait la grande malformation et la mort prématurée de l'animal. Puisqu'il s'agit d'une mosaïque et que les autres porcelets, sauf un, ne sont pas affectés, c'est que le réarrangement chromosomique a sans doute eu lieu chez le sujet lui-même lors de la mitose et non pas à la méiose d'un des parents.

2. Variant chromosomique et réduction de fertilité.

Certains variants chromosomiques sont mieux supportés et n'affectent pas le phénotype de l'animal. La fertilité est cependant réduite en raison des problèmes d'appariements synaptiques rencontrés à la méiose.

C'est suite à ces problèmes de fertilité, alors qu'aucune anomalie physiologique ou anatomique n'était observée, que l'on a étudié les chromosomes des animaux concernés.

Chez le porc domestique, diverses translocations ont ainsi été découvertes. HENRICSON en 1964 décrit le cas d'un verrat de swedish landrace. Il a sailli 51 truies. Les portées de ces truies étaient réduites de moitié. La translocation affecte les paires n°15 et 11 (11 p^+, 15 q^-). Le phénotype de l'animal est normal et le fait qu'il ait été sélectionné comme reproducteur atteste de sa bonne constitution.

Des cas similaires ont été observés par GUSTAVSON (translocation 13 q^-, 14 q^+ chez un swedish yorkshire et 1 p^-, 6 q^+ pour un large white), Förster (1 p^-, 16 q^+ german landrace) Popescu (4 q^+, 14 q^- produit de croisement large white-landrace), Madan (6 q^+, 14 q^-).

On remarque que le chromosome 14 est impliqué dans 3 types de translocations réciproques différentes. Le point de cassure apparaît situé au même endroit dans les deux cas (Popescu et Madan), ce qui pourrait indiquer l'existence d'un point fragile sur ce chromosome.

La réduction de la taille de la portée varie avec la nature de la translocation (26 à 56%). Ceci pourrait s'expliquer par le comportement différent de chaque chromosome à la méiose. Le nombre et l'emplacement des chiasmes au stade diplotène déterminent le mode de ségrégation ultérieure des chromosomes impliqués dans l'anomalie et l'apparition de gamètes déséquilibrés du point de vue chromosomique. Il semble que le facteur majeur pour la survie des gamètes déséquilibrées soit la taille du segment chromosomique remanié plutôt que son origine.

Les animaux concernés présentent un phénotype normal puisqu'ils sont sélectionnés comme rerpoducteurs dans des élevages de grande envergure (ce qui facilite la mise en évidence). Dans ce cas, l'effet de position des gènes suite aux réarrangements chromosomiques semble donc de moindre importance.

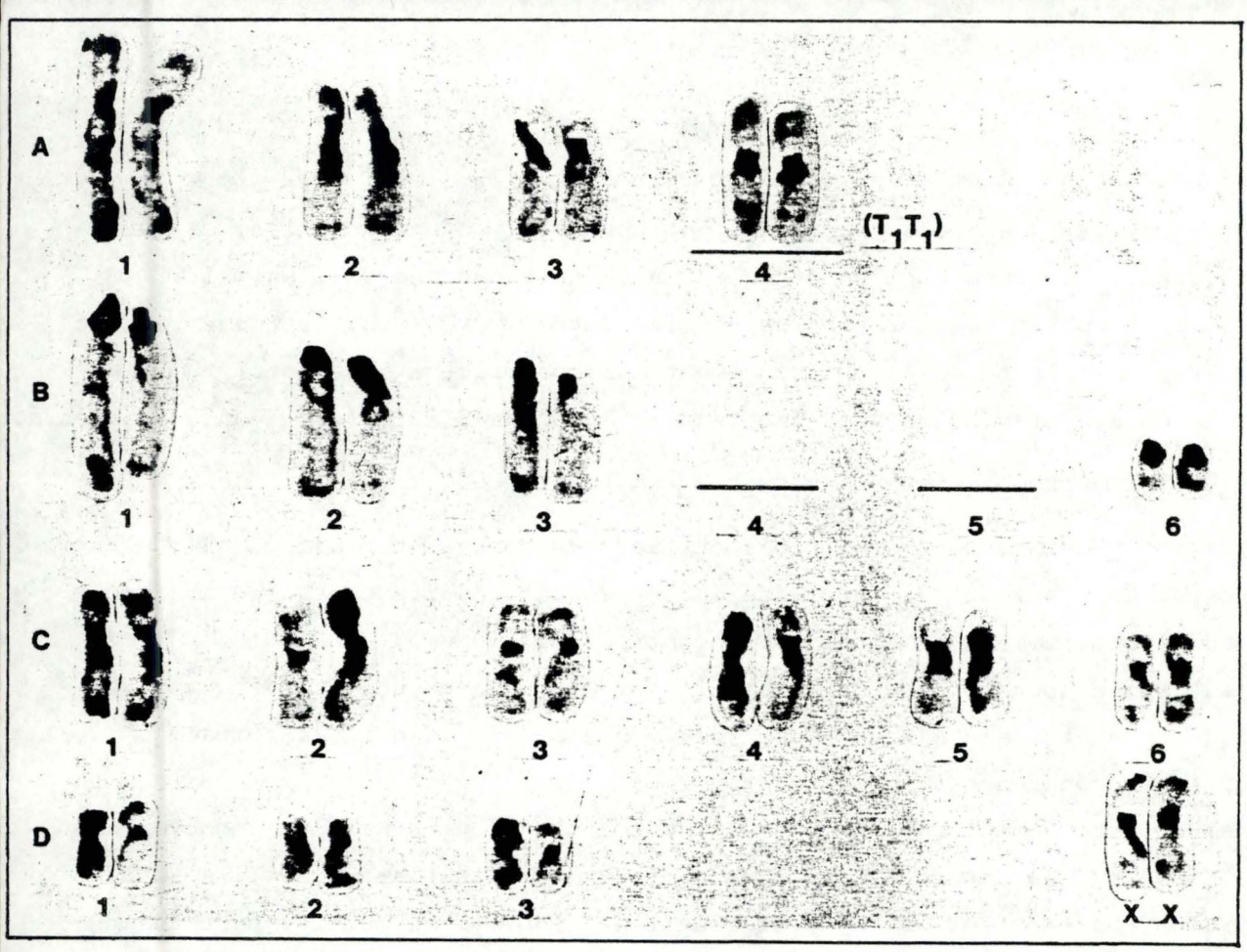


Figure 7 : Caryotype de Sus scrofa nigripes avec fusion des paires chromosomiques 16 et 17 (Eikhonov, 1980)

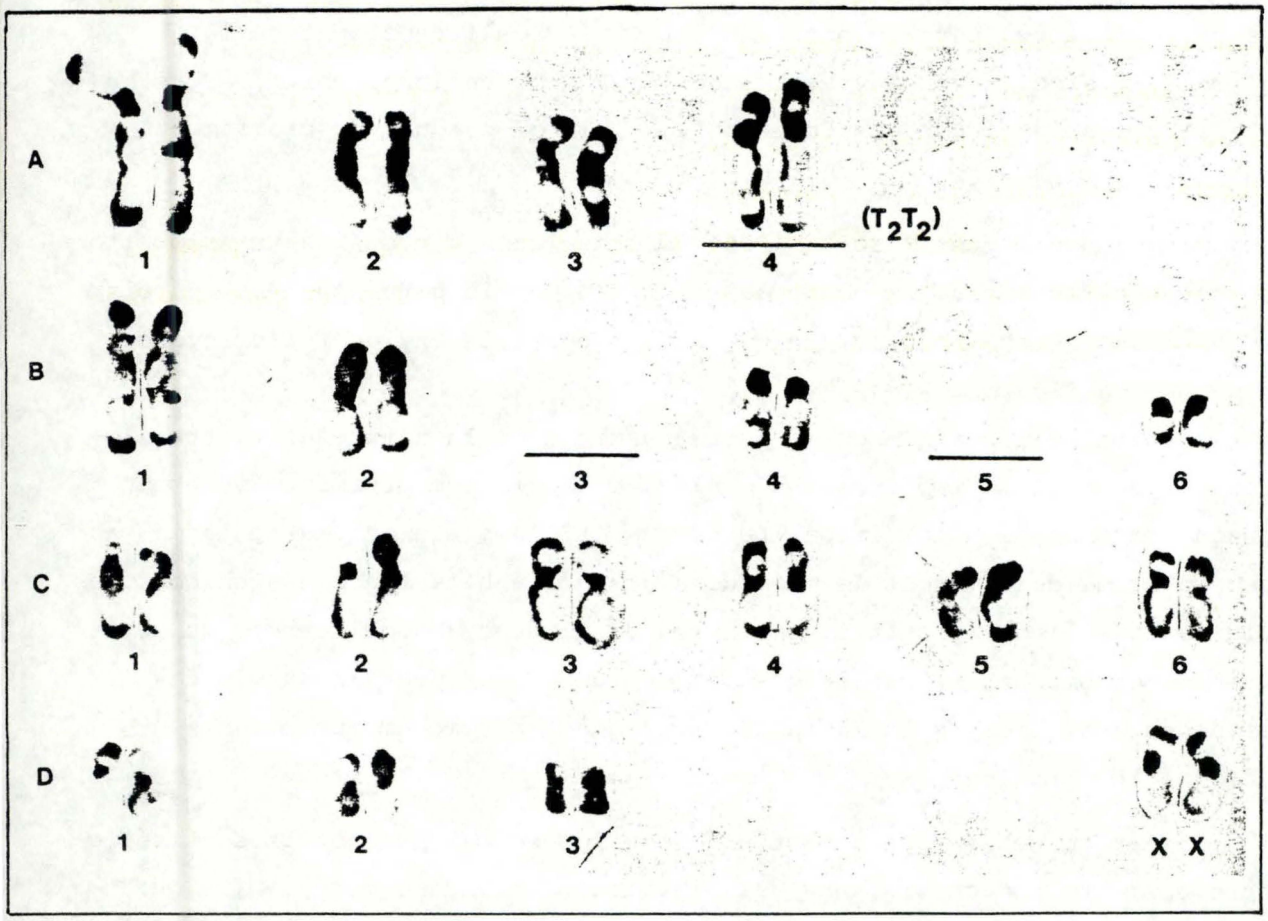


Figure 8 : Caryotype de Sus scrofa scrofa avec fusion des paires chromosomiques 15 et 17 (Eikhonov, 1980)

b. Le sanglier.

Comme je n'ai pas trouvé de renseignement concernant l'étude cytogénétique de Sus barbatus, Sus verrucosus ainsi que de Porsula salvinia, je me limiterai à la description de Sus scrofa.

Les sangliers ne présentent pas la même constance du caryotype que le porc domestique. On observe un polymorphisme intraspécifique a 2n = 36, 37 et 38 chromosomes, mais le nombre de bras autosomiques est toujours égal à 30 comme chez le porc domestique.

Les différentes techniques de banding ont permis de décrire avec précision chaque paire de chromosomes. Ces chromosomes sont identiques chez le porc et le sanglier, ce qui témoigne de leur proche parenté phylogénétique.

Un système de fusion-fission chromosomique explique le passage de 38 à 36 chromosomes et vice-versa. En Europe (Sus scrofa scrofa, Sus scrofa ferus) (ferus est un synomnyme de scrofa) ce sont les paires de chromosomes télocentriques 15 et 17 qui sont impliquées tandis qu'en Eurasie (Sus scrofa nigripes Sus scrofa attila) et en Asie (Sus scrofa ussuricus), le système de fusion-fission chromosomique concerne les paires 16 et 17 (TIKHONOV et TROSHINA) (cfr. figure 7 et figure 8)

On observe donc chez le sanglier, un polymorphisme concernant non seulement le nombre de chromosomes mais aussi la nature de la fusion impliquée. Il est donc ainsi possible de décrire cytogénétiquement les différentes populations de sangliers en Europe et en Asie.

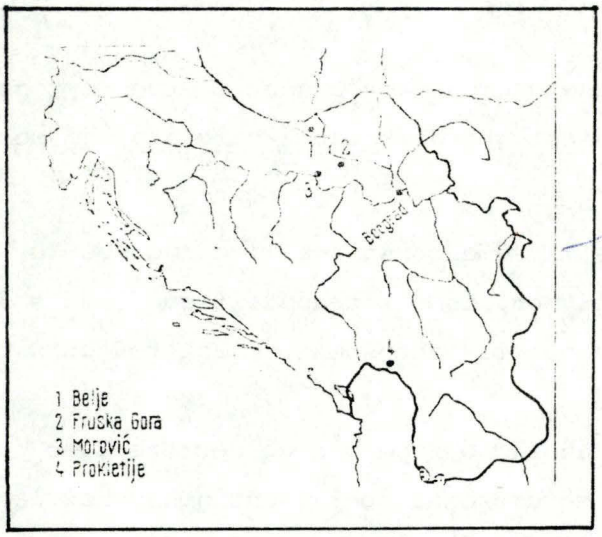
En Europe, le nombre de chromosomes dans les différentes populations de sangliers (Sus scrofa scrofa) est de 36, 37 et 38 chromosomes, avec prédominance des animaux à 36 et 37 chromosomes. Le système de fusion chromosomique implique toujours les paires 15 et 17.

Le polymorphisme intraspécifique varie cependant d'une région à l'autre de l'Europe.

En France, 28 sangliers prélevés lors de chasses dans le parc de Chambord et la forêt d'Arc en Barrois, présentent tous un caryotype à 36 chromosomes. (Popescu 1980)

Sur sept animaux prélevés dans un élevage, 6 présentaient un caryotype à 36 chromosomes et un animal roux (suspect ?) avait 38 chromosomes. Cet animal était probablement un produit de croisement avec un porc domestique. Ces hybrides deviennent après quelques générations impossibles à distinguer de la forme sauvage (MAUGET).

Dans la forêt domaniale de Chizé (Deux-Sèvres) qui renferme sur 2500 ha entièrement clôturés, une importante population naturelle de sangliers, on



pas très clair !?

Figure 9 : Carte de Yougoslavie avec les différentes régions d'où proviennent les sangliers étudiés. (Zivkovic, 1971)

trouve aussi des animaux à pelage clair mais qui ont aussi 36 chromosomes (7 animaux étudiés). (MAUGET)

Aux Pays-Bas, Bosma a étudié 15 sangliers provenant d'une réserve constituée à partir d'un stock de sangliers importés d'Allemagne au début de ce siècle.

11 sangliers avaient 2n = 36 chromosomes, 3 autres 2n = 37 chromosomes et 1 seul 2n = 38 chromosomes.

En Allemagne, une même étude montre que tous les animaux étudiés ont 2n = 36 chromosomes. Il est donc surprenant que des animaux à 37 et 38 chromosomes étudiés aux Pays-Bas mais originaires d'Allemagne aient été décrits.

En Yougoslavie, ZIVKOVIC a étudié le caryotype de 4 populations de sangliers originaires de différentes régions de Yougoslavie : Belze, Morovic, Fruska, Gora, Prokletije (Cfr. figure 9). Tous les spécimens étudiés présentent un complément chromosomique avec un nombre diploïde 2n = 38 identique à celui du porc domestique. Il est peu probable que ces animaux proviennent de croisements avec des porcs domestiquescar la région de Prokletije est occupée par des musulmans qui ne consomment jamais de porc et donc n'en élèvent pas. De plus, si ces sangliers à 38 chromosomes provenaient d'hybrides porc-sanglier on retrouverait des animaux avec un nombre chromosomique intermédiaire 2n = 36, 37 et 38 chromosomes.

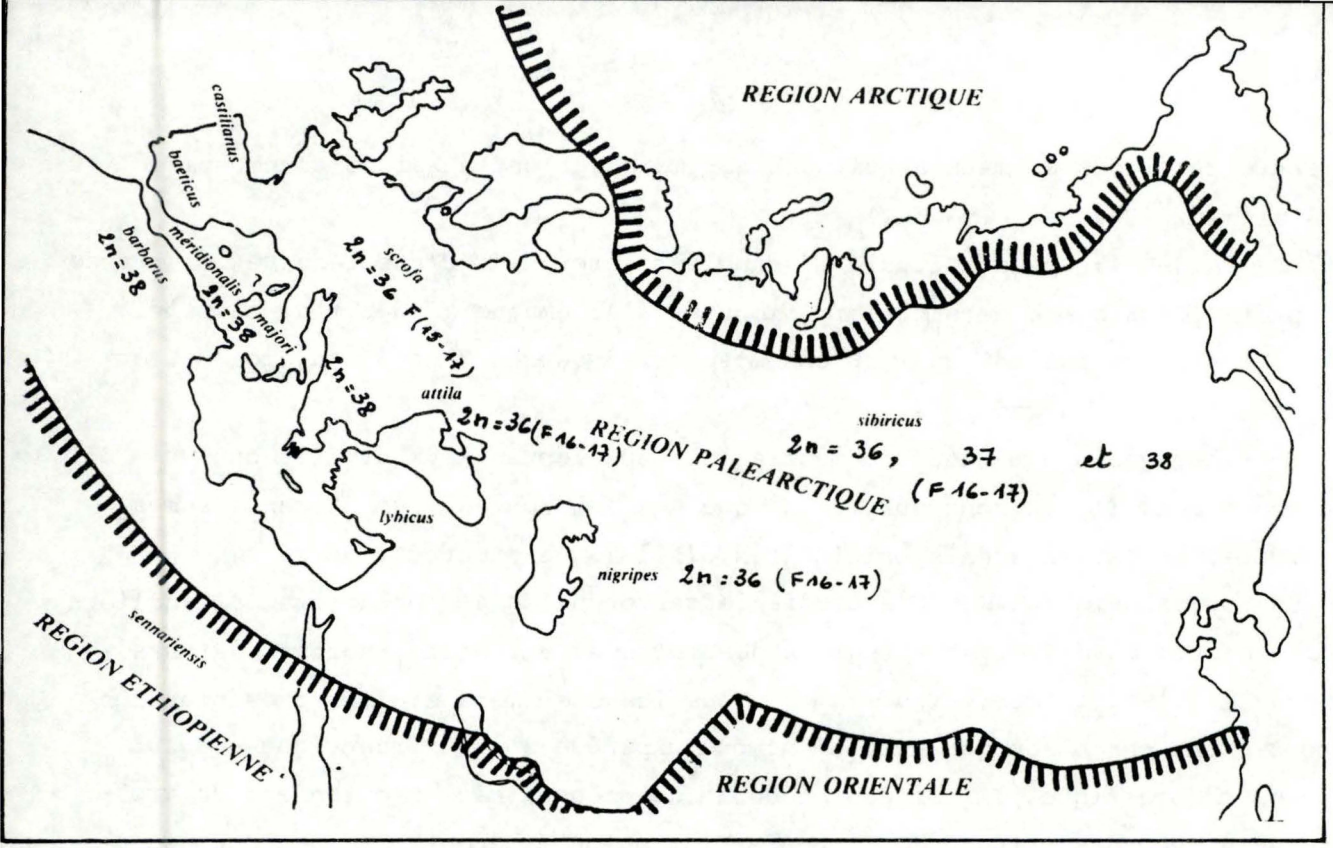
D'autres sangliers ont été étudiés par POPESCU en Corse et ils ont 2n = 38 chromosomes. L'origine exacte de cette population de sangliers corses pose problème. S'agit-il de sangliers continentaux (Sus scrofa scrofa) importés d'Europe, et dans ce cas une fission chromosomique aurait permis le passage de 36 à 38 chromosomes, ou bien s'agit-il d'une sous-espèce (Sus scrofa meridionalis) que l'on retrouve essentiellement en Sardaigne ? Une troisième hypothèse est le retour d'animaux domestiques à l'état sauvage. Le sanglier corse pourrait alors être un autre cas typique de marronage.

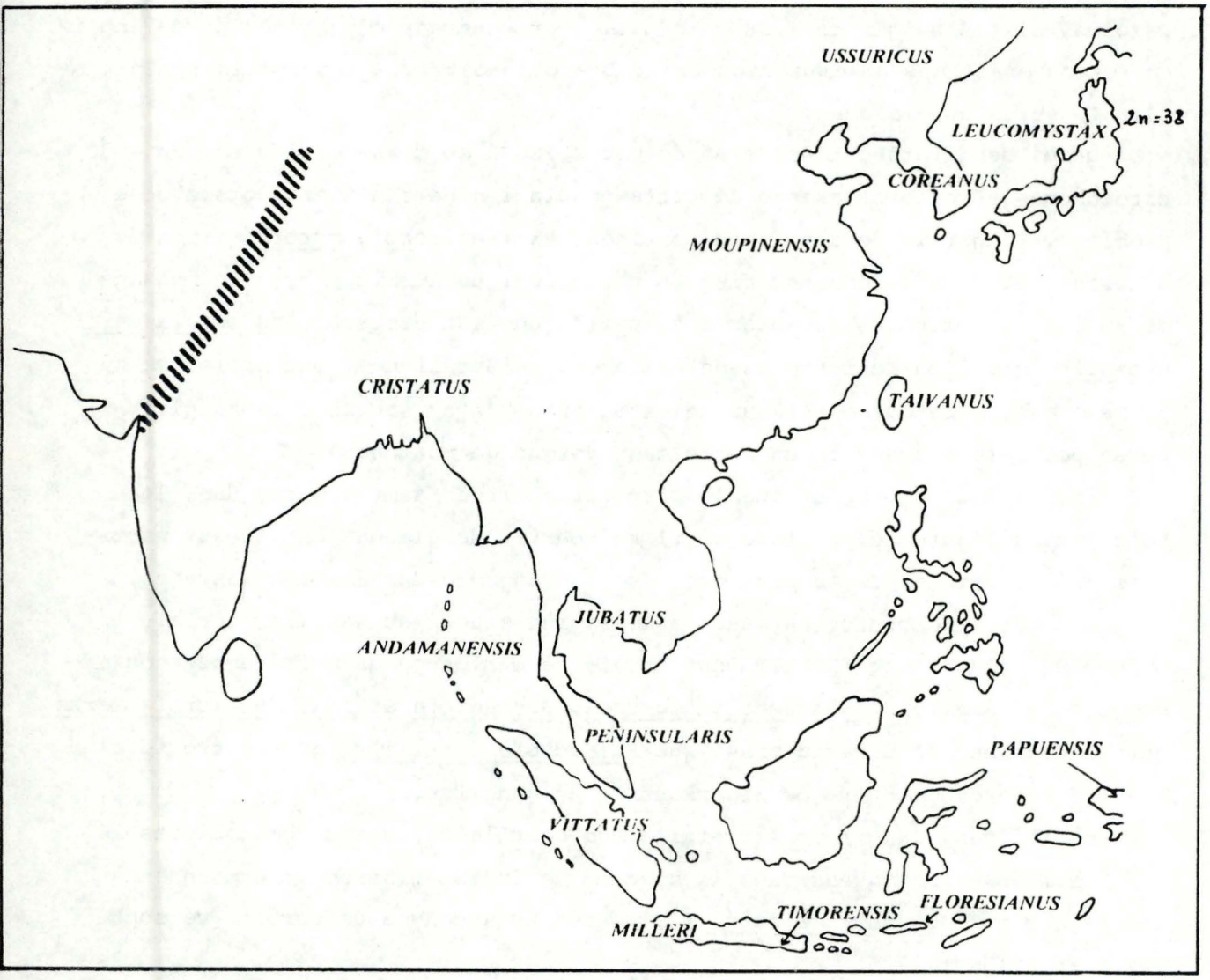
Enfin, il faut remarquer que le porc corse vit en semi-liberté dans les bois durant l'automne, période où il se nourrit de glands dont il est particulièrement friand. Il se peut qu'il se croise avec des animaux sauvages, d'où une certaine confusion quant à l'origine exacte du sanglier corse.

En URSS, TIKHONOV et TROSHINA ont étudié le caryotype de différentes sous-espèces de sangliers, Sus scrofa nigripes, Sus scrofa attila, Sus scrofa ferus, qui se trouvent en Eurasie ainsi que Sus scrofa ussuricus qui se trouve à l'extrême Nord de l'aire de distribution du sanglier.

Chez nigripes, ussuricus et attila, ce sont les paires chromosomiques 16 et 17 qui sont impliquées dans le système de fusion-fission robertsonienne tandis que pour Sus scrofa ferus (ferus est un synonyme de scrofa) ce sont les paires 15 et 17.

Tous les spécimens des différentes populations étudiées ont un nombre de





Carte 3 : Localisation des différents types chromosomiques chez le sanglier en Europe et en Asie (Marion, 1982)

chromosomes qui varie de 36 à 38. La majorité des sangliers provenant de l'Eurasie (Sus scrofa ferus, Sus scrofa attila) et de l'Asie centrale (Sus scrofa nigripes) (35 sangliers) ont 2n = 36 chromosomes. Les autres sangliers étudiés ont 37 ou 38 chromosomes. Il n'y avait pas de sanglier à 36 chromosomes dans les régions d'Extrême Orient et dans le Transcaucase. Comme il ne m'a pas été possible de consulter les articles parus dans la littérature soviétique, (TIKHONOV, V.N., TROSHINA, A.I., GORELOV,I.G. : Cytogenetic studier of far Eastern and Middle Asian Wild boars and domestic pigs (Russian) IZV. SO. AN SSSR 10-87 (1982).

TIKHONOV, V.N., TROSHINA, A.I. Karyotyps of some swine's breeds in connection with their phylogenesis (Russian) SELKHOZ-biol 6 (6) 874-881 (1971), je ne saurais préciser ni les conditions dans lesquelles ont été étudiés les animaux (animaux de parc, d'élevage ou gibier sauvage) ni la localisation exacte des différentes populations ainsi que leur "passé historique". Il est donc très difficile d'analyser les résultats, et donc de préciser les limites géographiques entre les populations de sangliers porteurs du type de translocation I (fusion 15-17, Europe de l'Ouest) et du type de translocation II (fusion 16-17, Europe de l'Est et Eurasie).

Le sanglier du Japon, Sus vittatus leucomystax a 2n = 38 chromosomes (Muramoto 1965) ce qui semble confirmer l'étude de TIKHONOV qui n'observe pas de sanglier à 36 chromosomes dans les régions de l'Extrême Orient.

Au Maroc, une étude très sommaire semble aussi montrer que Sus Scrofa barbarus a 2n = 38 chromosomes. Mais comme les analyses n'ont été faites que sur des animaux provenant d'un élevage du zoo de Témara et dont l'origine des mères est encore douteuse (l'une des 5 laies du zoo est d'origine tunisienne, mais les responsables de cet établissement ne se souviennent pas de laquelle !) (El Mastour) on ne peut pour le moment les généraliser pour l'ensemble des sangliers marocains. D'après la systématique, le sanglier d'Afrique du Nord Sus scrofa barbarus a une aire de distribution qui s'étend du Maroc à la Tunisie, et il est donc vraisemblable qu'il n'y ait aucune différence morphologique et cytogénétique entre les sangliers de ces 2 pays !

En résumé, l'étude des populations de sangliers nous montre que le polymorphisme intraspécifique concerne à la fois le nombre de chromosomes et le type de fusion-fission robertsonienne (Cfr. carte 3). Ces études sont malheureusement incomplètes : quelques dizaines d'animaux seulement sont étudiés et les limites géographiques entre les différents types chromosomiques sont imprécises ! Il est donc impossible de décrire le caryotype de chaque sous-espèce.

Lors de la discussion qui complètera la partie bibliographique, il sera

intéressant d'aborder les points suivants :

1. essayer de préciser et même expliquer quels sont les facteurs et les conditions qui ont permis le développement des 2 types de fusion robertsonienne observés au sein des différentes populations de sangliers.

2. L'étude cytogénétique montre des différences quantitatives (nombre chromosomique) et qualitatives (nature de la fusion chromosomique) entre les populations de sangliers. Il s'agit d'un élément nouveau dont on doit tenir compte pour clarifier la systématique au sein du genre Sus.

3. Puisque des populations de sangliers à 38 chromosomes ont été décrites, quelle peut être leur signification pour l'étude des différentes races porcines en relation avec la domestication ?

4. La présence d'animaux avec un nombre de chromosomes variables (2n = 36? 37, 38) peut s'expliquer par :

- des croisements "accidentels" avec des sangliers à 36 chromosomes ou avec des porcs domestiques (2n = 38).
- L'existence, tout comme dans certaines espèces de mammifères (souris à fusion robertsonienne) d'un polymorphisme intraspécifique pour un système de fusion-fission chromosomique, si bien que le nombre de chromosomes varie d'un individu à l'autre (Bosma 1976).

c. Les hybrides porc-sanglier.

L'hybride est le produit du croisement d'individus d'espèces différentes, ce qui n'est pas le cas du porc ni du sanglier qui, selon la systématique appartiennent à la même espèce Sus scrofa (en considérant que vittatus n'est qu'une sous-espèce de scrofa). Mais dans un contexte plus général, l'hybridation se rapporte au croisement d'individus appartenant à deux population naturelles dissemblables, ce qui est le cas du porc et du sanglier. C'est pourquoi nous parlerons d'hybrides porc-sanglier.

Le croisement de porcs domestiques (2n = 38 chromosomes) avec des sangliers à 36 chromosomes (homozygotes pour la fusion 15-17 ou 16-17) donnent des hybrides fertiles. (Mc Fee, 1969)

Chez les hybrides à 37 chromosomes, il y a formation de trivalents à la méiose. Le chromosome fusionné (15-17 ou 16-17) s'associe avec les chromosomes 15 et 17 ou 16 et 17. Lors de la séparation des homologues, le chromosome transloqué migre vers un pôle cellulaire et les deux autres chromosomes migrent vers l'autre pôle cellulaire. Il y a alors production de gamètes équilibrés qui formeront des zygotes normaux. Toute autre répartition des chromosomes (comme par exemple un chromosome transloqué et le chromosome 15 vers un pôle cellulaire et le chromosome 17 seul vers l'autre pôle cellulaire) entraînera la formation de zygotes aneuploïdes inviables et les hybrides seront moins fertiles ce qui ne semble pas être le cas des hybrides porc-sanglier.

Deux raisons essentielles justifient l'intérêt de l'étude des croisements porc-sanglier. Ces croisements pourraient expliquer d'une part, et en partie, le polymorphisme intraspécifique observé dans certaines populations de sangliers, et, d'autre part, du point de vue commercial, différents types de croisements sont expérimentés dans le but de sélectionner de nouvelles races d'élevage, bénéficiant à la fois des caractères propres aux sangliers (rusticité, vigueur, qualité de la viande) et aux porcs (bonne prolificité, croissance rapide).

Dans ces expériences de croisements, il serait possible de préciser le rôle éventuel des chromosomes transloqués qui serviraient de marqueurs génétiques dans la descendance. (Zikhonov, 1980)

1. Introduction d'hybrides porc-sanglier dans les parcs à sangliers.

Les premiers travaux concernant les croisements expérimentaux entre porc et sanglier ont permis d'expliquer la grande variabilité morphologique observée dans certaines populations de sangliers sauvages.

C'est ainsi qu'en Pologne, ZUROWSKY, a étudié la descendance de plusieurs générations de croisements entre des sangliers et une truie zlotnicka, qui avait été introduite dans un parc à gibier. Les croisements FI (sanglier et zlotnicka) et F2 (Fl et sanglier) ont participé à la reproduction un an plus tôt que les sangliers. Le rythme normal de la reproduction n'est cependant pas affecté et les naissances ont lieu, comme pour le sanglier, en avril. Les animaux issus de croisements ont généralement une couleur sauvage sauf quelques spécimens de F3 qui avaient la couleur du zlotnicka. En Fl et F2, l'accroissement de la taille et du poids, plus particulièrement, est très net. Les animaux de F2 sont cependant plus petits que ceux de la Fl. Dans les générations suivantes, F3 et F4, les animaux, contrairement à ceux de Fl et F2, sont devenus plus timides et farouches tout comme les animaux sauvages. Les dimensions sont alors identiques à celles des sangliers. Aucune étude cytogénétique n'a malheureusement pu compléter ce travail très intéressant dont le caractère le plus important est certainement la fertilité de tous les hybrides obtenus.

En Amérique, dans le parc naturel du Tennessee, une étude cytogénétique montre que 31,5% des animaux ont 36 chromosomes et 14,8% en ont 38. Le phénotype de ces animaux présente quelques particularités telles que : des taches de couleur plus foncée contrastant sur une robe à fond clair (ce qui témoigne de croisements porc-sanglier). C'est en 1912 qu'un groupe de sangliers européens a été introduit dans ce parc mais, des porcs domestiques se sont échappés des élevages avoisinants et sont retournés à l'état sauvage. Ils se seront croisés avec ces sangliers ce qui explique la variabilité observée. Aucune particularité du phénotype n'a pu être cependant reliée à un nombre chromosomique particulier. (Mc Fee, 1966)

Une expérience très intéressante et qui consiste à sélectionner, parmi les descendants d'une vingtaine de sangliers, ceux qui présentaient un phénotype caractéristique du sanglier montre que ces animaux ont tous 2n = 36 et 37 chromosomes, mais jamais 38. Tous ces animaux sont fertiles.

Par la suite, différents croisements entre sanglier et Pitmaan-moore n'ont toujours pas permis de préciser la relation (si elle existe) entre les couleurs des animaux et le nombre chromosomique. Néanmoins, il semblerait qu'il existe chez la forme sauvage, un facteur déterminant la couleur et un autre concernant la livrée rayée des marcassins, sans préciser si la fusion des chromosomes 15-17 occasionne un quelconque effet de position. Les chromosomes se répartissent comme les caractères mendéliens :

- les croisements 36 x 37 et 37 x 38 donnent une descendance avec un rapport 1-1;
- les croisements 37 x 37 ont dans leur descendance des animaux à 36, 37 et 38 chromosomes dans le rapport 1-2-1.

Il y a donc une répartition normale des chromosomes lors de la méiose chez les hybrides. Il semble donc y avoir très peu de problèmes d'aneuploidie à la méiose. (Mc Fee, 1969)

En ce qui concerne la population de sangliers étudiée en Hollande, tous les animaux présentent le phénotype caractéristique du sanglier, cela bien que le nombre chromosomique (2n = 36,37 et 38 chromosomes) semble montrer l'existence d'hybrides porc-sanglier. Il se peut qu'après quelques générations, les caractères sauvages dominants effacent les caractères liés à la domestication. Ce pourrait être le cas dans ce parc qui renferme un stock de sangliers importés d'Allemagne il y a 30 ans. Aucun autre sanglier n'a été ajouté ultérieurement. C'est donc l'introduction d'hybrides à 37 chromosomes, lors de la constitution de ce parc il y a 30 ans, qui expliquerait la variation du nombre de chromosomes. La seconde hypothèse proposée par Bosma, serait l'existence de variants chromosomiques au sein même de la population de sangliers.

En France, la forêt de Chizé renferme une population naturelle de sangliers parmi lesquels des animaux à pelage clair et même blanc pur ont été observés. Une étude du caryotype de ces animaux ne révèle aucune anomalie du nombre ou de la structure des chromosomes (2n = 36). Il semble donc que la modification de pigmentation est due à une mutation génique et n'est pas la conséquence d'une hybridation avec des porcs domestiques. (Mauget, 1977)

Des expériences d'hybridation entre large white et sangliers montrent qu'en première génération les hybrides sont semblables et présentent des caractéristiques morphologiques intermédiaires entre le porc et le sanglier.

Tableau 4 : Fertilité et viabilité des hybrides obtenus par croisement de : Landrace (L), Porc Vietnamien (V), Sus scrofa scrofa (s), Sus scrofa nigripes (n) (Tikhonov, 1980)

Cross No.	Generation	Type of cross father	mother	2n father	2n mother	Nr of sows	Number of hybrids total	per litter alive	stillborn	2-month ol Nr	%
1, 2	F_1	*n, s*	L	36	38	12	149	11.59	0.83	34	2
3	F_2	F_1(*n*xL)	F_1(*n*xL)	37	37	4	31	7.75	0	4	1
4	F_2'	*s*	F_1(*n*xL)	36	37	4	41	10.00	0.25	16	3
5	F_{2b}	F_1(*n*xL)	L	37	38	12	154	11.75	1.08	115	8
6	F_{2b}	F_1(*s*xL)	L	37	38	3	31	9.30	1.00	22	7
7	F_3	F_2	F_2	37	37	1	12	12.00	0	10	8
8	F_{3b}	F_2	L	37	38	22	219	9.64	0.32	98	4
9	F_4	F_3	F_3	37	37	5	43	8.40	0.20	28	6
10	F_{4b}	F_3	L	37	38	26	320	11.42	0.89	216	7
11	F_5	F_4	F_4	37	37	15	159	10.07	0.53	107	7
12	F_{5b}	F_4	L	37	38	35	415	11.34	0.51	289	7
13, 14	F_1	*n, s*	V	36	38	7	94	12.86	0.57	22	2
15	F_2	F_1(*n*xV)	F_1(*n*xV)	37	37	1	8	8.00	0	0	
16	F_{2b}	*n*	F_1(*n*xV)	36	37	4	40	10.00	0	10	2
17	F_{2b}	F_1(*n*xV)	V	37	38	17	167	9.29	0.53	75	4
18	F_3	F_2	F_2	37	37	11	81	7.36	0	37	4
19	F_{3b}	F_2	V	37	38	26	187	7.19	0	79	4

Tableaux 5 et 6 : Nombre de chromosomes des hybrides (Tikhonov, 1980)

Cross No.	Generation	Type of cross father	mother	2n father	2n mother	Number of newborn piglets with 2n = 38 Nr	%	2n = 37 Nr	%	2n = 36 Nr	%
1, 2	F_1	*n, s*	L	36	38	0	–	37	100	0	–
4, 16	F_2	*s, n*	F_1(*n*xL, V)	36	37	0	–	28	58.3	20	41.7
5	F_{2b}	F_1(*n*xL)	L	37	38	53	50.5	52	49.5	0	–
6	F_{2b}	F_1(*s*xL)	L	37	38	8	40.0	12	60.0	0	–
8	F_{3b}	F_2(*n*xL)	L	37	38	45	60.0	30	40.0	0	–
12a[x]	F_{3b}	L	F_2(*n*xL)	38	37	18	48.6	19	51.4	0	–
9	F_4	F_3	F_3	37	37	6	19.35	18	58.09	7	22.56
10	F_{4b}	F_3	L	37	38	72	49.31	74	50.69	0	–
11	F_5	F_4	F_4	37	37	23	31.5	42	57.5	8	11.0
12	F_{5b}	F_4	L	37	38	119	53.6	103	46.4	0	–
15	F_2	F_1(*n*xV)	F_1(*n*xV)	37	37	9	33.3	12	44.5	6	22.2
17	F_{2b}	F_1(*n*xV)	V	37	38	53	66.3	27	33.7	0	–
18	F_3	F_2	F_2	37	37	12	28.6	20	47.6	10	23.8
18	F_3	F_2	F_2	37	38	24	44.4	30	55.6	0	–

Cross Nr.	Generation	Type of cross father	mother	2n father	2n mother	Number of 6 months old piglets with 2n = 38 Nr	%	2n = 37 Nr	%	2n = 36 Nr	%
1, 2	F_1	*n, s*	L	36	38	0	–	17	100.0	0	–
4, 16	F_2	*s, n*	F_1(*n*xL, V)	36	37	0	–	12	63.2	7	36.8
5	F_{2b}	F_1(*n*xL)	L	37	38	45	49.5	46	50.5	0	–
6	F_{2b}	F_1(*s*xL)	L	37	38	8	42.1	11	57.9	0	–
8	F_{3b}	F_2(*n*xL)	L	37	38	36	64.3	20	35.7	0	–
12a*	F_{3b}	L	F_2(*n*xL)	38	37	7	46.7	8	53.5	0	–
12b*	F_{3b}	F_2(*s*xL)	L	37	38	9	52.9	8	47.1	0	–
9	F_4	F_3	F_3	37	37						
10	F_{4b}	F_3	L	37	38	70	50.0	70	50.0	0	–
11	F_5	F_4	F_4	37	37	19	33.3	31	54.4	7	12.3
12	F_{5b}	F_4	L	37	38	103	52.6	93	47.4	0	–
15	F_2	F_1	F_1	37	37	2	50.0	0	–	2	50.0
17	F_{2b}	F_1	V	37	38	39	68.4	18	31.6	0	–
18	F_3	F_2	F_2	37	37	9	30.0	12	40.0	9	30.0
18	F_3	F_2	F_2	37	38	14	45.2	17	54.2	0	–

A partir de la F2 (croisement de retenus de la Fl avec des sangliers, ainsi que croisements d'individus Fl entre eux). Trois phénotypes distincts apparaissent :

- blanc comparable aux sangliers blancs,
- noir comme les sangliers noirs
- blanc tacheté de noir.

Le phénotype blanc peut-être obtenu par hybridation mais de tels hybrides présentent également des formes tachetées ce qui n'a jamais été décrit dans la population concernée et confirme ainsi l'origine génique du caractère blanc. (MAUGET)

2. Perspectives d'élevage.

Les travaux les plus complets concernant les croisements porc-sanglier ont été réalisés en Russie par TIKHONOV et TROSHINA. Le but de ces études est de préciser le rôle génétique des chromosomes transloqués, 15-17 (Sus scrofa scrofa) et 16-17 (Sus scrofa nigripes), en relation avec la fertilité et la viabilité des hybrides porteurs de ces translocations.

Des hybrides issus de cinq générations de croisements entre formes sauvages (Sus scrofa scrofa, Sus scrofa nigripes) et porcs de race landrace ainsi que 3 générations de croisements entre forme sauvage et des porcs de race vietnamienne ont été étudiés. Sur les 2000 hybrides étudiés, 1000 ont été caryotypés. Les résultats sont résumés dans les tableaux 4, 5, 6 et 7
Des hybrides (2n = 36) porteurs de la double translocation à l'état hétérozygote (Tl et T2) ont été obtenus en croisant :

- Sus scrofa nigripes (T2, T2) x Sus scrofa scrofa (Tl, Tl) (Cfr figure 10) (4 hybrides ont été obtenus)
- Sus scrofa scrofa (Tl, Tl) x Fl femelle (tableau 4 n°4 et 16).

Ces derniers présentent un taux de viabilité embryonnaire important (10 porcelets par portée). La présence simultanée de deux chromosomes transloqués dans un zygote hybride ne perturbe donc pas la mitose durant l'embryogenèse.

Les croisements entre Sus scrofa nigripes et Sus scrofa scrofa avec les truies landrace et vietnamiennes (Tableau 4, croisements 1-2-13-14) ont donné 243 porcelets (2n =37) avec une portée moyenne de 12,42 porcelets. Il n'y a donc aucune problème de fertilisation entre gamètes à n=19 et n=18 chromosomes. Par contre la viablilité après la naissance est très faible puisque la proportion de porcelets vivants à 2 mois est de 29,81% pour le landrace et 24,44% pour les vietnamiens. On trouve aussi un faible taux de viabilité lors des croisements 3 et 15 dans le tableau 1.

L'analyse des chromosomes des hybrides provenant de croisements d'animaux à 37 chromosomes montre un rapport des animaux à 36, 37 et 38 chromosomes

Inheritance of chromosome number in hybrids from different types of crosses between wild and domestic pigs

Karyotype Father	Mother	% offspring with 2n = 38	2n = 37	2n = 36	Total number of piglets
$36(T_2T_2)$	$36(T_1T_1)$	–	–	100	4
$36(T_2T_2)$	$37(T_1 -)$	–	53,57	46,43	56
$36(T_1T_1)$	38	–	100	–	37
$37(T_2 -)$	$37(T_1 -)$	30,40	56,20	13,40	23
$37(T_1 -)$	38	52,8	47,2	–	718
$37(T_1 -)$	$37(T_1 -)$	18,5	53,2	28,3	173
38	$37(T_1 -)$	48,65	51,35	–	37
				Total:	1048

Note: T_1 – Robertsonian rearrangement of type I identified in *Sus scrofa nigripes*
T_2 – Robertsonian rearrangement of type II identified in *S. scrofa scrofa*

Tableau 7 : Proportion relative des différents types chromosomiques chez les hybrides issus de croisement porc - sanglier. (Zikhonov, 1980)

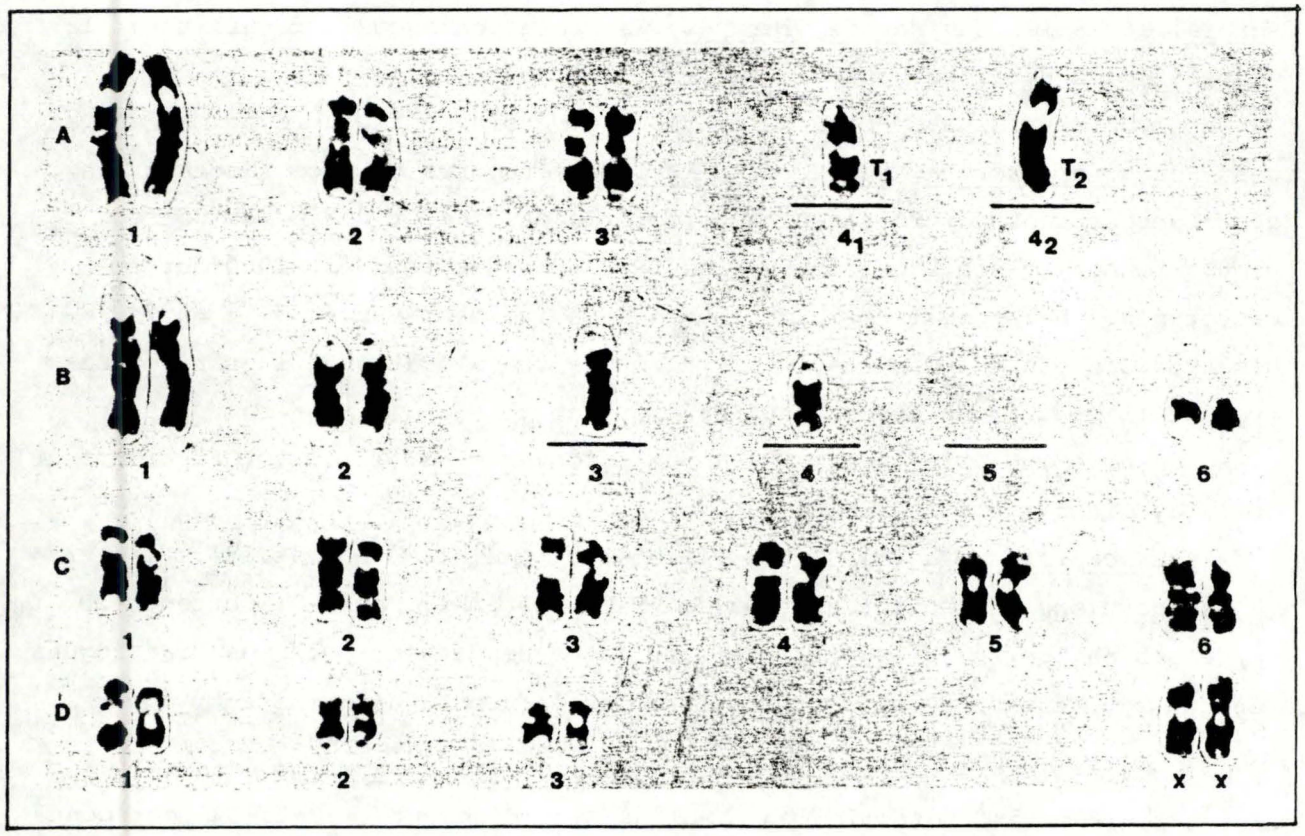


Figure 10 : Caryotype en bandes G d'un hybride 2n = 36 porteur de 2 types de translocation (15 - 17 et 16 - 17) (Zikhonov, 1980)

de 1-2-1. Pour les croisements d'animaux à 37 et 38 chromosomes, le rapport d'animaux à 37 et 38 chromosomes est de 1-1. Ces résultats confirment donc l'étude de Mac Fee sur la répartition mendélienne des chromosomes transloqués.

Cependant, dans les croisements de type F2 (♂n x ♀ v) x ♀ v on remarque que la viabilité embryonnaire et postnatale est plus faible chez les hybrides à 2n = 37 chromosomes que chez ceux à 38 chromosomes.

Cette faible viabilité, ainsi que celle observée en F1, pourrait s'expliquer par la présence de certaines divergences génétiques introchromosomiques entre les différentes formes sauvages et domestiques. De discrets remaniements chromosomiques (invisibles par les méthodes de banding) changent l'ordre de certains gènes, et peuvent perturber le développement physiologique des animaux, et donc provoquer la mort.

Les problèmes d'aneuploidie suite à la production de gamètes mal équilibrés suite à la formation de trivalents à la méiose ne semblent pas interférer dans la viabilité des porcelets puisque 1000 hybrides, dont les porcelets morts à deux mois, avaient un caryotype équilibré.

Il se peut que les gamètes anormaux soient éliminés avant la fertilisation, sous forme de fausse couche ou réaction analogue.

Chez les hybrides de F2 et F3, on observe une importante variation de viabilité parce que, durant l'hybridation, la combinaison de gènes coadaptés chez les formes domestiques et sauvages, a été détruite. De nouvelles combinaisons géniques sont ainsi formées, mais comme elles n'ont pas été revues et corrigées par le processus évolutif, les effets sont variables et souvent négatifs. Néanmoins, le polymorphisme induit par l'introduction de chromosomes transloqués dans les lignées domestiques, peut provoquer un éventuel effet d'hétérosis à l'état hétérozygote, car il y a une augmentation du nombre de caractères dominants (dont certains sont présents sur les chromosomes transloqués)

Ces croisements offrent alors certaines perspectives pour la création de nouvelles races d'élevage plus performantes et moins fragiles.

Une expérience comparable a été entreprise en France à la ferme expérimentale des Blétonnets. L'objectif était de stabiliser une forme d'hybridation valable du sanglier (Sus scrofa scrofa) et du porc (Sus scrofa domestica) afin de l'intégrer dans un réseau d'élevage et commercial. L'animal sélectionné doit être viable, fertile et de bonne qualité viandeuse. (D'HUART, 1980)

Ce projet a malheureusement avorté, mais les résultats obtenus (cfr. tableau 8) sont intéressants. La viabilité semble meilleure que dans l'expérience menée par Tikhonov et Troshina (Cfr. tableau 9 v. page suivante)

Tableau 8 : (D'HUART, 1980)

TYPES DE CROISEMENTS EFFECTUES

type	mère	x	père	mois de mise bas	nb de jeunes	nb de nichées	nb de jeunes morts nés	nb de jeunes à 2 mois	nb de jeunes à 6 mois
F1 SP	sanglier		porc	oct.	16	2	0	14	13
F1 SP	sanglier		porc	avril	12	2	1	11	10
F1 SP	sanglier		porc	juin	10	2	1	9	8
F1 SP	sanglier		porc	nov.	5	1	1	3	3
F1 SP	sanglier		porc	mars	4	1	0	0	0
F1 SP	porc		sanglier	sept.	11	1	0	0	0
F1 SP	porc		sanglier	juin	29	2	4	14	14
F2 P(SP)	porc		SP	oct.	21	3	0	21	21
F2 P(SP)	porc		SP	mars	41	3	3	29	29
F2 P(SP)	porc		SP	mai	12	2	0	0	--
F2 P(SP)	porc		SP	mai	6	1	0	6	--
F2 (SP)P	SP		porc	avril	13	2	0	6	--
F2 (SP)P	SP		porc	juin	2	1	0	0	--
F2 (SP)(SP)	SP		SP	avril	6	1	0	3	--

-- Sanglochons n'ayant pas encore atteint l'âge de 6 mois

Tableau 9 : (D'HOART, 1980)

	A. nbr. total d'hybrides	nbr. de morts nés (en % de A.)	nbr. de jeunes à 2 mois (en % de A.)	nbr. de jeunes à 6 mois (en % de A.)
RATIANI (1976) (1)	F1: 191	7,2%	24,2%	17,2%
	F2: 347	8,5%	58,7%	50,4%
TIKHONOV &	F1: 234	0,7%	23,6%	--
TROSHINA (1977) (1)	F2: 441	0,6%	52,9%	-- (2)
NOTRE ETUDE	F1: 87	7(8%)	51(58,6%)	48(55,2%)
	F2: 108	3(2,8%)	72(66,7%)	50/62 (80,6%) (3)

(1) Les croisements en F1 et F2 chez ces auteurs comprennent des géniteurs des races suivantes: Sus scrofa scrofa, Sus scrofa nigripes, porc Landrace, porc vietnamien et "mini-porc" sibérien (données globales).

(2) Les pourcentages de viabilité à 6 mois ont été calculés chez ces auteurs sur un échantillonnage différent: pour les F1 ils obtiennent 45,9% de survivants pour une population de 37 individus et pour les F2 ils obtiennent de 14,8% à 36,7% de survivants sur une population de 260 individus.

(3) Résultats calculés sur les seuls animaux ayant atteint 6 mois à la date de la rédaction de cet article.

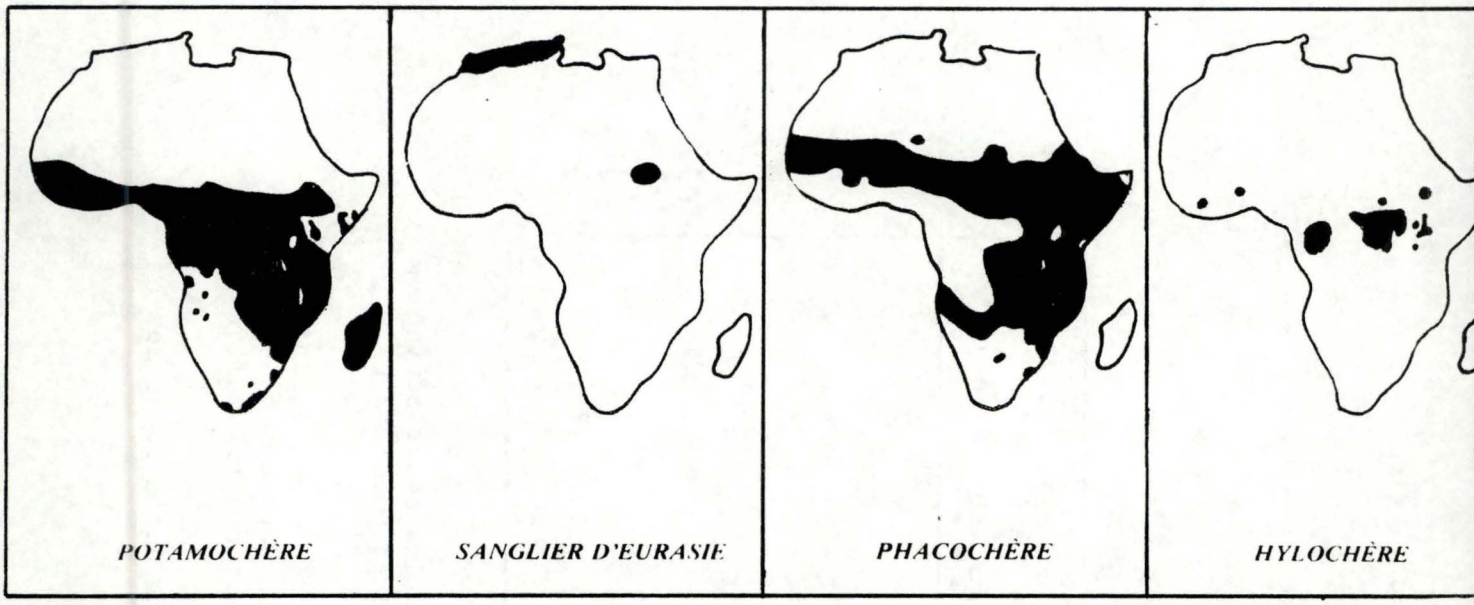
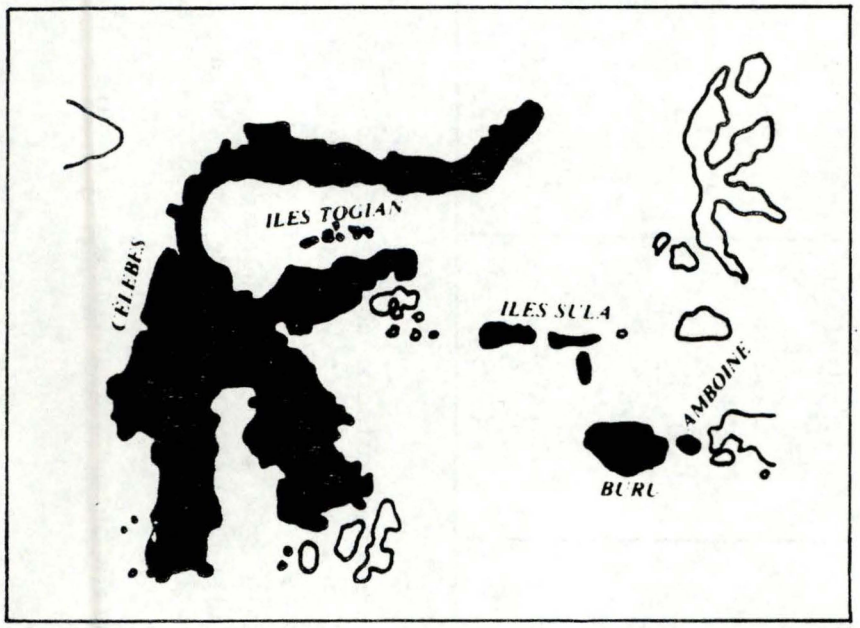


Planche 2 : Répartition géographique des suidés africains. (Marion, 1982)



Carte 4 : Aire de répartition du Babyrussa babyrussa (Marion, 1982)

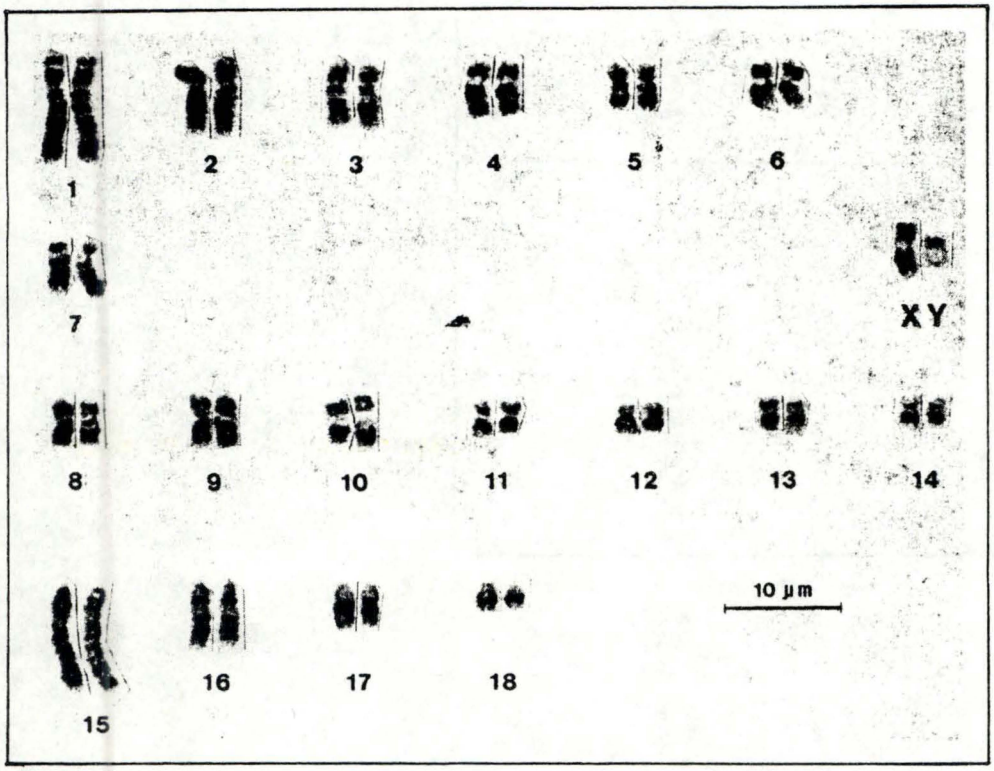


Figure 11 : Caryotype de Babyrussa babyrussa (Bosma, 1981)

II.3. Les réarrangements chromosomiques au sein de la famille des Suidae.

(Cfr. planche 2 en vis à vis et planche 3 ci-dessous)

a. Etude des différents genres de la famille

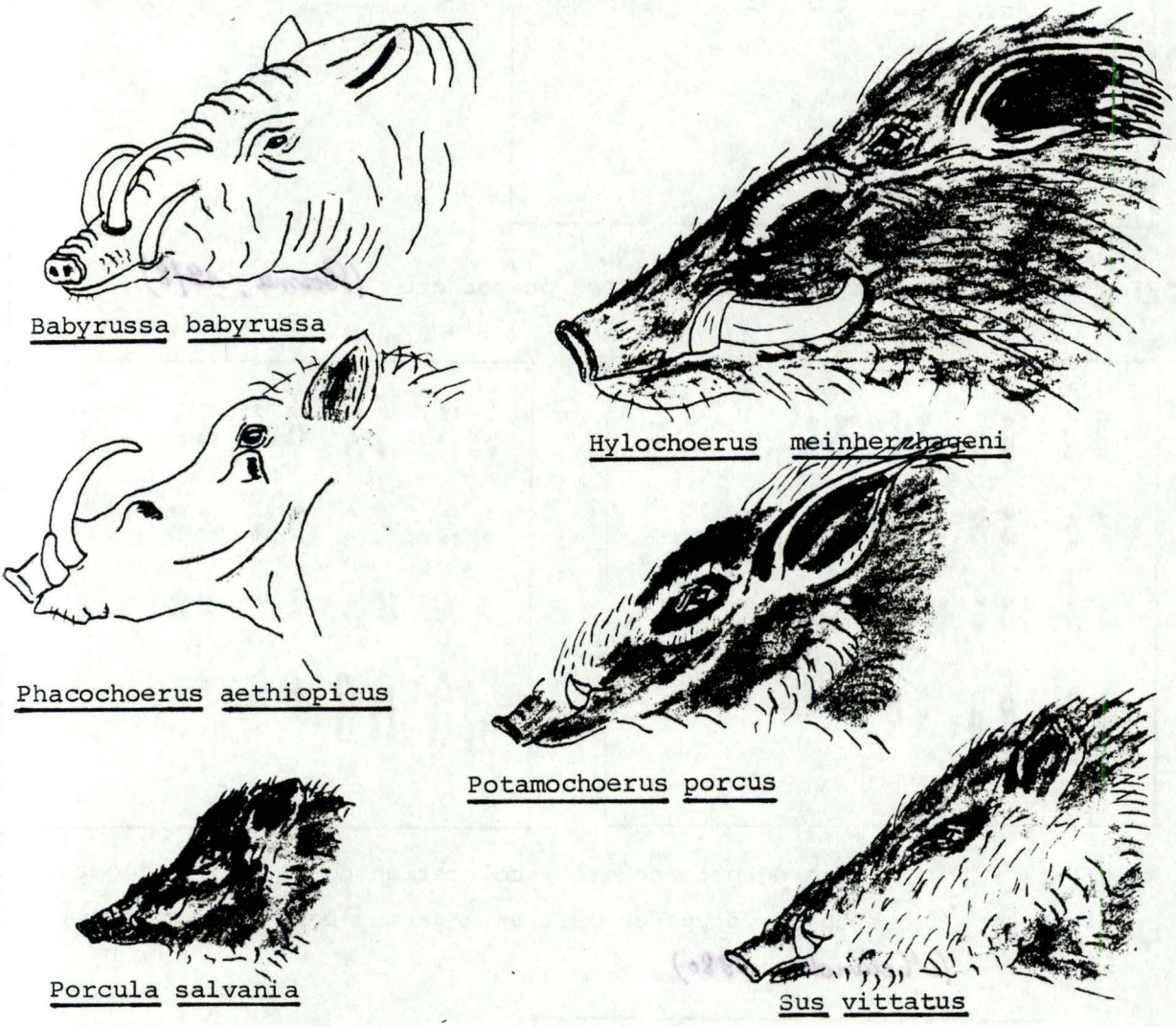


Planche 3 : Les six genres de suidés de l'Ancien Monde. (Marion, 1982)

1. Babyrussa babyrussa

Le babyrussa est un suidé très caractéristique. Il pèse environ 90 kg, les membres sont longs, la peau très dure et elle forme par endroits de larges plis. Elle est dépourvue de poils. Chez le mâle, les larges canines supérieures sont proéminantes, c'est la raison pour laquelle il est vulgairement appelé cochon cerf. Son aire de distribution est limitée aux îles Célèbes, Togian, Sula et Buru (Cfr. carte 4). Le babyrussa a 2n = 38 chromosomes. Les autosomes comprennent 6 paires de submétacentriques, une paire de subtélocentriques. Les chromosomes X et Y sont respectivement métacentriques et subtélocentriques. (Cfr; figure 11). (Bosma, 1981)

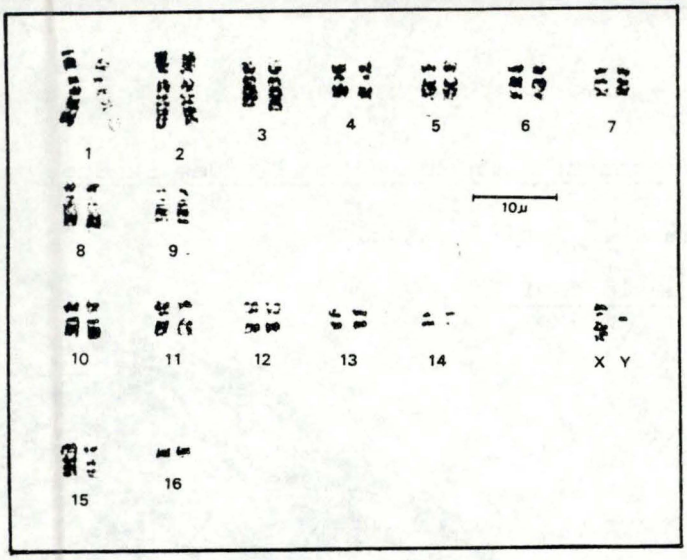


Figure 12 : Caryotype en bandes G de phacochère (Bosma, 1978)

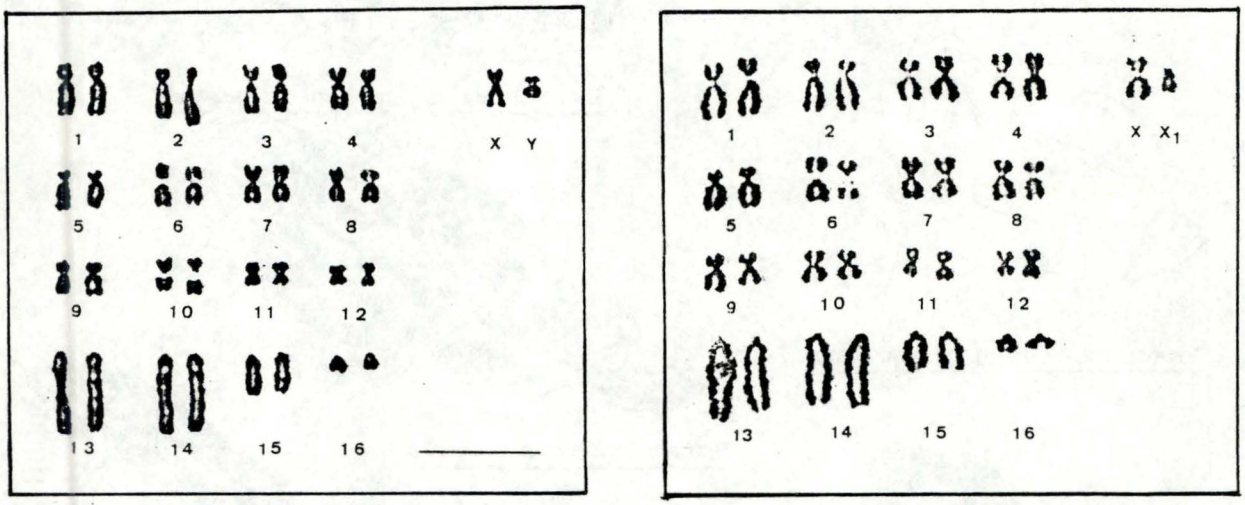


Figure 13 : Caryotype de potamochère : coloration de routine à l'orcéine. A droite caryotype du mâle et à gauche celui de la femelle. (Melander, 1980)

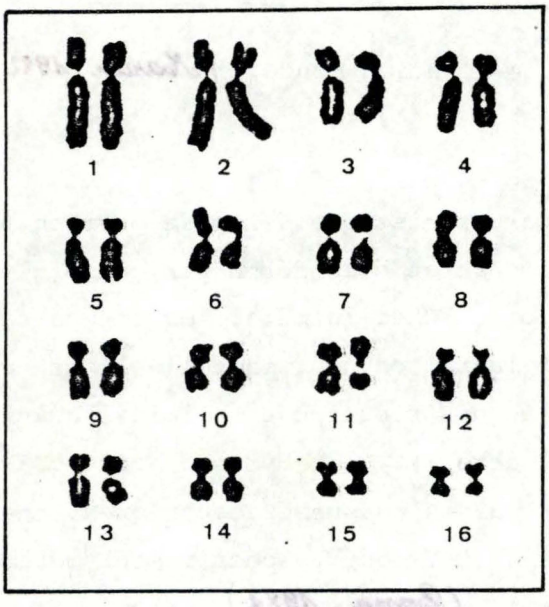


Figure 14 : Caryotype de l'hylochère : coloration de routine à l'orcéine. (Melander, 1980)

2. Phacochoerus aethiopicus.

Le phacochère est un suidé qui vit en savane africaine. Il est diurne. Il présente une morphologie très caractéristique avec de larges défenses (les plus grandes chez les Suidae) disposées obliquement.

Le phacochère a 2n = 34 chromosomes dont 7 paires de submétacentriques, 2 paires de submétacentriques/acrocentriques, 6 paires de métacentriques (5 paires d'autosomes et les hétérosomes) et 2 paires de télocentriques. (Cfr. figure 12). Selon Bosma NBA = 30. (Bosma, 1978)

3. Potamochoerus porcus. (Melander, 1980)

Le potamochère est un suidé qui vit dans les forêts équatoriales de l'Afrique. Les poils qui ornent l'extrémité des oreilles forment des pinceaux très caractéristiques. La femelle peut avoir 2 à 8 petits qui, comme les marcassins du sanglier viennent au monde porteurs d'une livrée rayée.

Le potamochère a 2n = 34 chromosomes dont 4 paires de télocentriques ! Le NBA = 28. Un des chromosomes X est métacentrique tandis que l'autre X est télocentrique ! Le chromosome Y est subtélocentrique (Cfr. figure 13).

4. Hylochoerus meinertzageni.

L'hylochère vit dans les forêts équatoriales d'Afrique. C'est un animal très puissant - les mâles peuvent dépasser un mètre de hauteur et une longueur de 1,50 mètre pour un poids de 250 kilos ! C'est un animal nocturne.

C'est pourquoi il a été découvert seulement en 1904, par le colonel anglais Richard Meinertzhagen.

L'hylochère a 32 chromosomes et aucun d'eux n'est télocentrique ! Le NBA est de 30 (Cfr. figure 14). (Melander, 1980)

5. Tayassu albirostris (pécari à lèvres blanches) et Tayassu tajacu (pécari à collier).

Les pécaris sont les seuls suidés du nouveau monde.
Ce sont des animaux de petite taille et de faible poids qui ne dépassent pas une cinquantaine de centimètres de hauteur pour un poids d'environ 40 kilos.

Tayassu tajacu a 2n = 26 chromosomes et le nombre de bras autosomiques est égal à 24 (Cfr. figure 16 v. page suivante) (Giannoni, 1981)

Tayassu albirostris a 2n = 30 chromosomes et le nombre de bras autosomiques est égal à 24 (Cfr. figure 15 v. page suivante) (Giannoni, 1982)

Diverses translocations et fusions affectant les paires chromosomiques n°2, 3, 6 et 8 ainsi qu'une inversion péricentrique du chromosome 3 expliquent le passage de 2n = 26 à 30 chromosomes.

Il m'est très difficile, à partir des documents dont je dispose (photocopies des photos du caryotype des pécaris), de comparer l'évolution chromosomique des pécaris avec les autres Suidae. C'est pourquoi, il n'en sera que très peu question dans la suite de l'exposé.

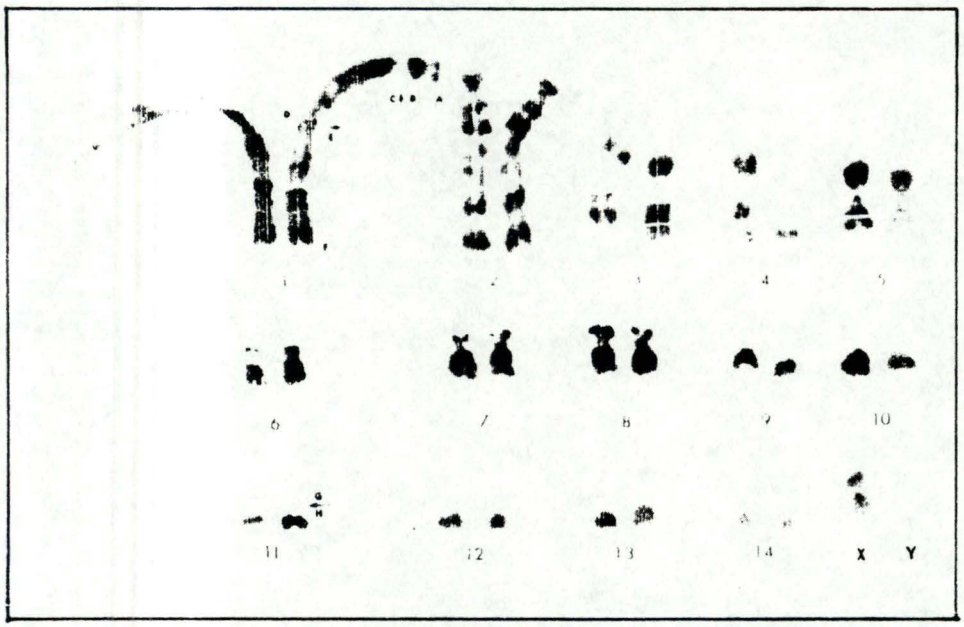


Figure 15 : Caryotype du Tayassu albirostris (2n = 30) (Giannoni, 1981)

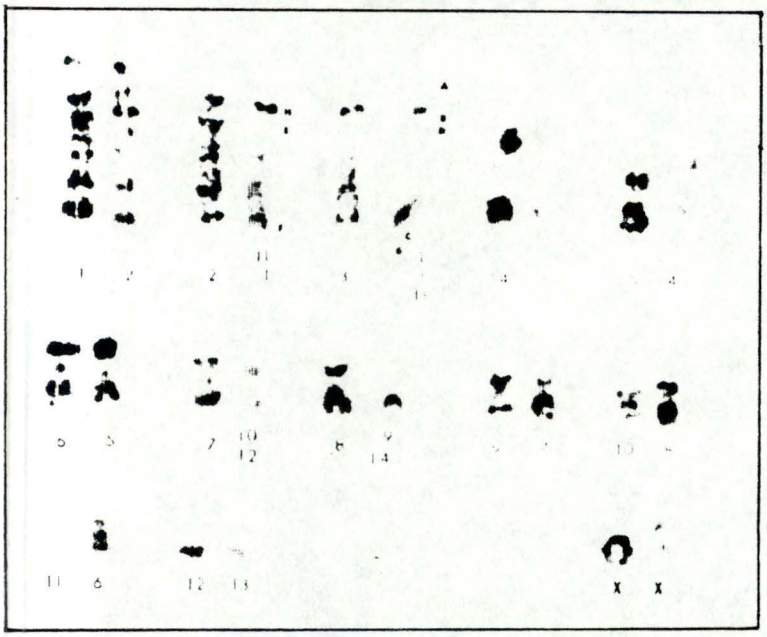


Figure 16 : Caryotype du Tayassu tajacu (2n = 26) (Giannoni, 1981)

(le chromosome gauche de chaque paire provient du Tayassu tajacu et le chromosome droit est le correspondant supposé chez le Tayassu albirostris)

b. Relations phylogénétiques sur base des réarrangements chromosomiques entre les différents taxas.

Lorsqu'on étudie l'évolution des différentes familles de mammifères, on remarque généralement que les espèces avec un nombre chromosomique supérieur sont les plus anciennes.

Si on adopte le même type de raisonnement pour la famille des Suidae, ce seraient Babyrussa babyrussa et diverses espèces du genre Sus dont Sus scrofa domestica (2n = 38), Sus scrofa barbarus (2n = 38), Sus vittatus leucomystax (2n = 38) qui seraient les espèces les plus anciennes! Ce qui du point de vue paléontologique et historique n'est pas entièrement vérifié (Cfr. étude paléontologique de la famille des Suidae).

Bien que le nombre de chromosomes est identique chez Babyrussa et Sus (du moins certaines espèces), l'étude plus détaillée du caryotype en bandes G et Q nous montrent que :

- 11 paires d'autosomes ainsi que le chromosome X sont fort identiques,
- les chromosomes 1 et 2 de babyrussa pourraient provenir de la fusion des chromosomes 13 - 16 et 15 - 17 du porc,
- 5 paires de chromosomes de babyrussa (6,12, 14, 15 et 17) n'ont pas d'équivalents chez le porc domestique. (Bosma, 1981)

Les deux caryotypes ne correspondent que partiellement et témoignent donc d'une grande distance phylogénétique comme le suggère la systématique.: Babyrussa et Sus appartiennent à deux sous-familles distinctes (Revoir le tableau récapitulatif concernant la systématique des Suidae).

Le sanglier à 2n = 36 (Sus scrofa scrofa) pourrait constituer un stade évolutif intermédiaire (du point de vue chromosomique évidemment) entre le porc 2n = 38 et le phacochère 2n = 34. Une fusion robertsonienne des paires 15-17 (sanglier d'Europe) ou 16-17 (sanglier d'Eurasie) explique le passage de 2n = 38 à 2n = 36 chromosomes.

La fusion supplémentaire de deux paires de chromosomes télocentriques 13-16 explique le passage du sanglier (2n = 36) au phacochère. (Bosma, 1978)

L'étude en bandes G du caryotype de ces trois espèces est très similaire. Du point de vue cytogénétique, il s'agit donc bien d'espèces proches parentes, qui d'ailleurs appartiennent à la même sous-famille des Suidae, mais à des genres différents : Phacochoerus (phacochère) et Sus (porc domestique et sanlier).

L'hylochère a 2n = 32 chromosomes, mais aucun télocentrique. Une fusion robertsonienne supplémentaire semble impliquée pour permettre le passage de 34 à 32 chromosomes. Il s'agit probablement des paires 12 et 18, mais aucune étude de banding (à ma connaissance) n'a permis de confirmer cette hypothèse.

Le potamochère a 2n = 34 chromosomes dont 4 paires de télocentriques, alors que le phacochère, qui à le même nombre chromosomique, n'a que 2 paires de chromosomes télocentriques. Des réarrangements chromosomiques plus complexes existent donc, mais les colorations de routine utilisées pour l'étude du caryotype du potamochère ne permettent pas de les étudier.

La présente étude cytogénétique de la famille des Suidae suggère certaines réflexions, tant du point de vue systématique qu'évolutif.

1. Systématique.

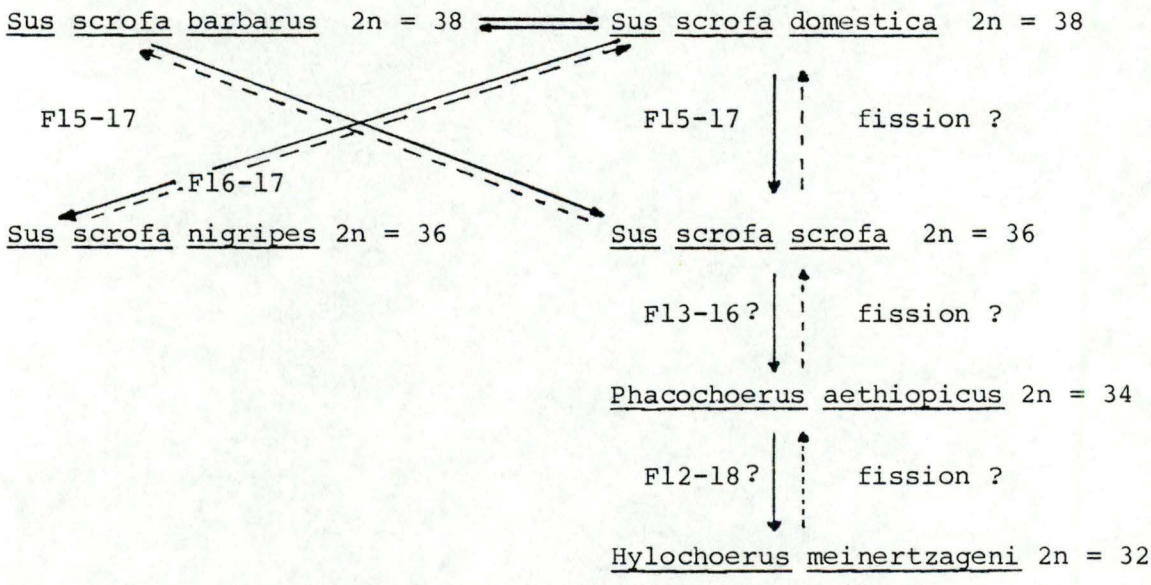
La distinction entre la sous-famille des Babirussinae et des Suinae, se justifie parfaitement puisque leur caryotype ne correspond que partiellement.

Par contre, la distinction au sein de la famille des Suinae, du genre Sus, Phacochoerus et Hylochoerus, ne serait pas nécessaire puisque de simples réarrangements chromosomiques témoignent de la proche parenté de ces espèces, cela malgré de très nettes différences morphologiques et adaptations éco-éthologiques ! (cfr. point suivant).

Potamochoerus porcus confirme par l'individualité de son caryotype, son appartenance à un genre bien distinct.

2. Evolution chromosomique.

Une relation directe semble exister entre les genres Sus, Phacochoerus, Hylochoerus.



Remarques.

1. les différents problèmes de fusion-fission chromosomique liés au genre Sus seront étudiés ultérieurement.

2. Puisque chez Sus scrofa nigripes (ainsi qu'attila et ussuricus), ce sont les paires 16-17 qui sont fusionnées, aucune relation directe impliquant la fusion des paires 13 et 16 ne peut exister avec Phacochoerus aethiopicus.

3. Il est évident que dans le schéma proposé deux courants évolutifs peuvent, du point de vue strictement chromosomique, avoir lieu par fusion chromosomique ou par fission chromosomique. Cela bien que du point de vue mécanique les fusions chromosomiques sont plus probables. (Cfr. chapitre IV concernant l'incidence d'une fission chromosomique en tant que facteur d'évolution).

Le babyrussa et le potamochère présentent des caryotypes plus distincts et il est très difficile de les insérer dans le schéma évolutif proposé sur base de l'étude des différents réarrangements chromosomiques au sein de la famille des Suidae.

Il sera donc maintenant très intéressant de comparer les hypothèses formulées sur base de cette étude cytogénétique avec les données historiques et paléontologiques concernant la famille des Suidae.

c . Etude paléontologique.

Les études paléontologiques concernant les Suidae sont complexes. Les critères sont évidemment d'ordre morphologique et concernent principalement la dentition, la forme du crâne ... Comme de nombreux genres sont adaptés à des milieux semblables (forêt), il est très difficile de comparer certains caractères d'évolution. Tous les Suidae ont un groin mobile qui leur permet de retourner la terre (sauf le phacochère qui broute l'herbe des savanes). La longueur et la forme de ce groin peuvent présenter une certaine adaptation qu'il est pourtant bien difficile d'évaluer objectivement. Aussi je me limiterai à quelques données générales.

La sous-famille des Dicotylinae forme un groupe bien distinct. Les pécaris sont apparus en Eurasie durant le tertiaire tout comme les ancêtres des Suidae. Ils ont ensuite rejoint l'Amérique par le détroit de Béring. Puis, durant le quaternaire, ils ont migré en Amérique du Sud où ils se sont fixés. Quelques particularités anatomiques les distinguent fondamentalement des autres Suidae :

- l'estomac présente de nombreuses digitations, ce qui est l'ébauche d'un estomac de ruminant.
- Les canines sont moins développées et ne sont pas à croissance continue comme chez le sanglier par exemple. Ceci est à mettre en rapport avec l'ébauche d'organisation sociale de ces animaux.
- La forme du crâne reste constante durant l'évolution.

La distinction de la sous-famille des Dicotylinae et des Suidae est aussi confirmée par l'étude cytogénétique puisque ces animaux ont des caryotypes bien distincts.

La distinction de la sous-famille des Babyrussinae des autres Suidae se justifie aussi. Les babyrussa présentent des caractères particuliers : absence de verrues faciales, dentition primitive (réduction des prémolaires et développement excessif des canines supérieures), disque du groin faible, ébauche des divisions de la poche stomacale à mettre en rapport avec le régime végétarien du babyrussa. Il semblerait qu'il donne naissance à des jumeaux vrais et diffère ainsi profondément des autres Suidae chez lesquels la grossesse multiple est de rigueur. Les données paléontologiques indiquent que les phylums dont sont issus les babyrussa se sont différenciés très tôt du tronc commun (Suinae, Dycotylinae) dès l'oligocène. L'étude du caryotype nous montre aussi que le babyrussa est une forme plus primitive de Suidae dont il se distingue nettement.

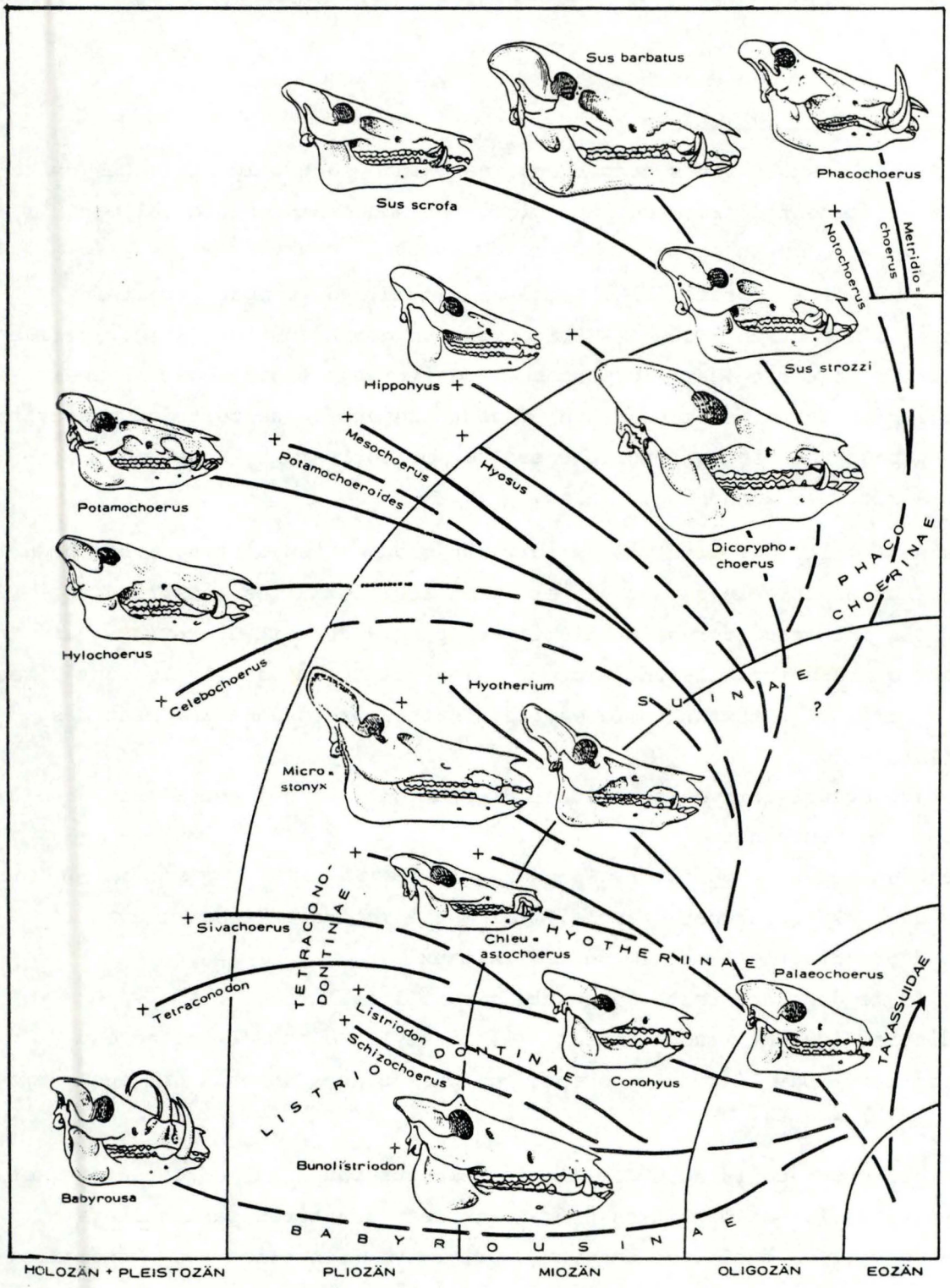


Planche 4 : Etude paléontologique des différents genres de la famille des Suidae.

(Thenius, 1970 cfr. ch. III Zeitschrift für saugetierkunde. 1970)

En ce qui concerne la sous_famille des Suinae : les données sont beaucoup plus délicates à interpréter. Il s'agit d'espèces plus récentes et nettement moins bien différenciées du point de vue évolutif. Les formes intermédiaires ont des caractères adaptatifs peu tranchés (excepté le phacochère). Lorsqu'on compare les fossiles les plus primitifs (oligocène) avec les espèces actuelles (pléistocène) on remarque quelques tendances évolutives très nettes telles que :

- l'allongement du crâne facial
- le déplacement des orbites vers l'arrière
- la formation de verrues (caractère qui n'est pas observé chez les fossiles)
- la formation des crêtes alvéolaires
- le déplacement de l'articulation des mâchoires par rapport à la rangée de molaires.

Il est évident que lorsque l'on compare ensuite les espèces récentes, tous ces caractères sont présents, dans des proportions assez variables, chez toutes les espèces. Il est donc très difficile d'en retracer l'évolution.

Le tableau proposé par Thenius , tient compte de tous ces critères évolutifs. (cfr. planche 4)

Les potamochères et Sus sont deux groupes parallèles seulement séparés au miocène. Les phacochères semblent aussi dérivés du genre Sus au miocène. La distinction entre hylochères et potamochères se serait faite plus tardivement, durant le pléocène.

L'étude cytogénétique confirme aussi l'étroite relation phylogénétique entre Sus et phacochère . La grande similitude de leur caryotype respectif contraste étrangement avec les caractères très particuliers du phacochère. Ce sont des animaux de savane, diurnes, et végétariens. La formule dentaire est aussi très différente : i 1/3 c 1/1 pm 3/3 m 3/3 chez le phacochère; i 3/3 c 1/1 pm 4/4 m 3/3 chez le sanglier. C'est pourquoi ces deux espèces ont parfois été séparées en sous-familles distinctes ! Stecklin en 1900, propose une séparation de Phacochoerus du tronc évolutif dès l'oligocène.

Cependant, l'étude de caryotype semble confirmer l'hypothèse émise par Thenius et Colbert[17] entre autres, et qui proposent une séparation plus récente de ces deux genres. Le phacochère serait une espèce très récente comme le montre le très petit nombre de fossiles découverts ! La grande différence morphologique serait due à l'adaptation à un milieu nouveau : la savane.

Les grandes défenses du phacochère, lui permettent de mieux se défendre contre les éventuels prédateurs (lions, hyènes, chacals) pour lesquels la savane (milieu ouvert) constitue un excellent territoire de chasse.

Les combats entre phacochères risquent, vu l'importance de leurs défenses, d'être très meurtriers et c'est pourquoi, ils combattent de front (contrairement aux sangliers qui combattent latéralement). L'évolution des organes de défense, mais aussi du comportement lors des combats, témoignent donc de l'adaptation au milieu.

En ce qui concerne l'hylochère et le potamochère les données cytogénétiques et paléontologiques sont plus divergentes . L'étude anatomique semble témoigner de leur proche parenté alors que les caryotypes sont très distincts.

De plus, l'évolution des chromosomes semble rattacher l'hylochère au phacochère plutôt qu'au potamochère.

Ces résultats surprenants sont bien difficiles à interpréter. Comme il est matériellement impossible de caryotyper toutes les espèces intermédiaires, aujourd'hui éteintes, on peut penser que les données paléontologiques qui tiennent compte de plusieurs caractères observables durant l'évolution sont plus précises. Néanmoins, comme dans le cas du phacochère et du sanglier, il se peut que les différences observées ne signifient pas pour autant une trop grande divergence évolutive, et sont simplement le reflet d'une adaptation rapide à des conditions particulières d'environnement. Ceci permettrait alors d'expliquer la proche parenté entre le phacochère et l'hylochère.

Il est évident que des rapports chromosomiques simples entre espèces ne témoignent pas toujours d'une proche parenté évolutive. Il se peut que deux espèces aient des ancêtres communs qui ont par la suite évolués indépendamment sans variation majeure du caryotype. Le seul remaniement chromosomique important est apparu très tôt dans l'évolution, à la "naissance" des deux phylums évolutifs, puis il y a eu accumulation de mutations géniques avec divergence évolutive croissante.

Les problèmes relatifs à la domestication du sanglier seront traités au point suivant.

Conclusions.

Les études cytogénétiques et paléontologiques de la famille des Suidae ne se complètent et ne correspondent que partiellement.

La cytogénétique bien entendu ne permet que l'étude des espèces actuelles.

La paléontologie étudie les formes intermédiaires, mais malheureusement, les critères sont essentiellement d'ordre morphologique . Les espèces ne peuvent être distinguées qu'à leur morphologie changeante et donc, les étapes intermédiaires de la spéciation (les races chromosomiques par exemple) passent inaperçues.

En combinant les données relatives à ces deux disciplines, il est possible de mieux décrire les processus évolutifs et leur implication systématique.

Ecologie
FUN
Animale

Chapitre 3 :

ORIGINE HISTORIQUE DU PORC DOMESTIQUE.

III. ORIGINE HISTORIQUE DU PORC.

La présente étude a pour but de préciser, du point de vue chromosomique, la parenté entre le porc et le sanglier. Il est alors intéressant d'étudier l'origine historique du porc.

Les ancêtres des porcs domestiques actuels doivent dériver de différentes races sauvages de Sus scrofa scrofa dont l'aire de distribution s'étend dans toute l'Europe, l'Asie, l'URSS,et le Nord de l'Afrique. Deux sous-espèces auraient ainsi été principalement domestiquées : Sus scrofa scrofa (sangliers d'Europe) et Sus scrofa vittatus (sangliers à bandes de l'Asie de l'Est).

La domestication aurait commencé il y a environ 6.000 ans lorsque les hommes ont adopté un mode de vie plus sédentaire. (Epstein)

Les premiers fossiles de formes domestiques ont été découverts à Cayönüc, dans le Sud Anatolia (Asie du Sud Est) et dataient de cette époque.
L'origine de ces premiers porcs semble être les sangliers locaux, comme le montre une superbe toile murale (temple de Catal Hüyük) vieille de 6.000 ans et qui représente la capture de sangliers sauvages, Sus scrofa libycus.

En Europe, des ossements d'un petit porc appelé turbary et qui dateraient de la période néolithique, ont été découverts en Allemagne, Suisse et Hongrie. Il apparaît sans aucune forme de transition entre le sanglier de la région et le type domestique.

Une première hypothèse est qu'il a été importé d'Asie (Anatolia) et dériverait donc aussi de Sus scrofa libycus.

L'étude du crâne, notamment la forme du lacrymal, montre cependant des caractères intermédiaires entre vittatus et scrofa, tout comme Sus scrofa mediterraneus. Cette forme sauvage pourrait être l'ancêtre sauvage de la forme domestique turbary. (Schmidt, 1956)

Cette seconde hypothèse doit être prise avec beaucoup de précautions, car la longueur de l'os lacrymal est un critère très relatif. De nombreuses formes intermédiaires existent entre scrofa et vittatus et présentent un lacrymal de longueur variable. De plus, différentes formes domestiques, présentent un lacrymal variable et parfois plus court que celui de vittatus, ce qui témoigne d'une grande variation morphologique du crâne suite, par exemple, à la domestication. Il n'est donc pas nécessaire de relier les porcs domestiques à lacrymal long au sanglier d'Europe, et ceux à lacrymal court aux sangliers asiatiques.

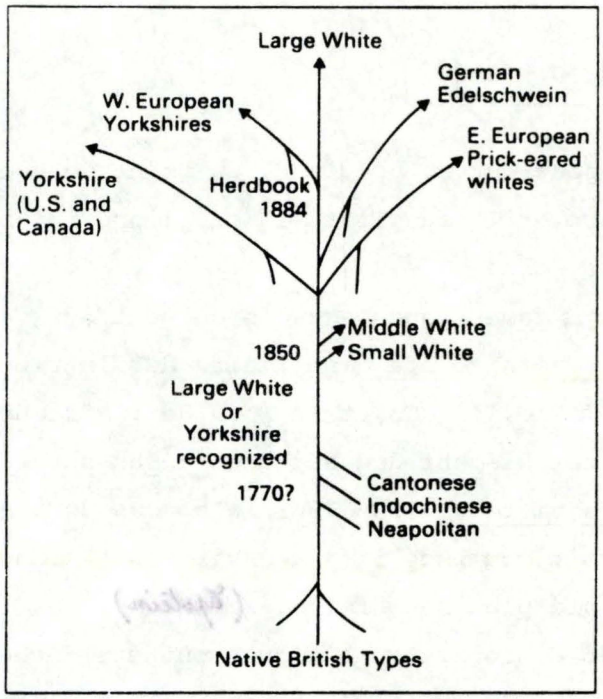


Figure 17 : Développement du Large White en Angleterre. (Epstein)

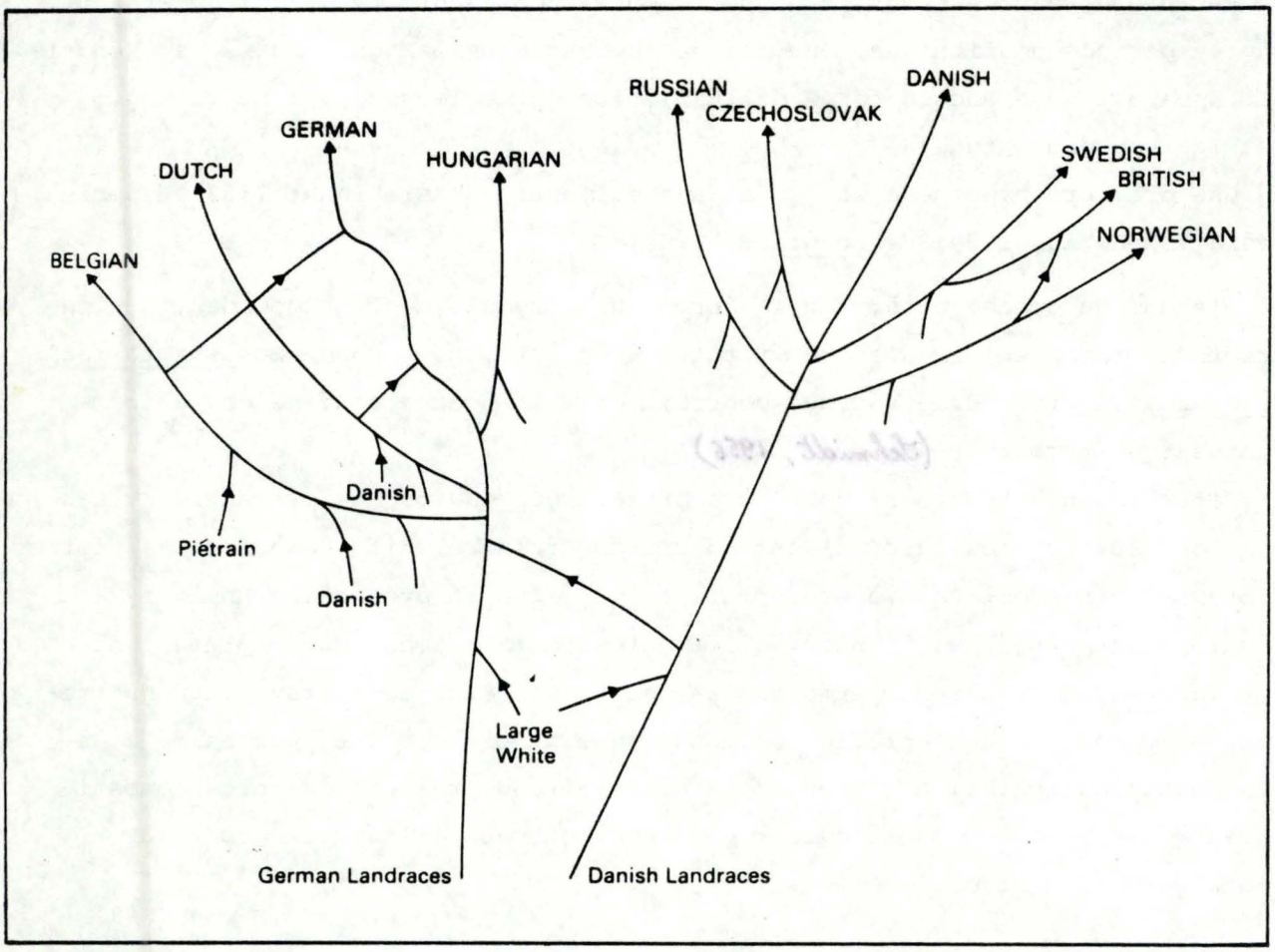


Figure 18 : Généalogie des différentes races européennes. (Epstein)

Aussi, il semble douteux que de nombreuses formes domestiques soient issues de races locales sauvages, mais il se peut que des croisements entre formes domestiques importées d'Anatolia et certaines formes locales aient contribué au développement de nouvelles lignées plus grandes que le turbary.

Vers la fin du néolithique un porc plus grand apparaît, et durant l'âge de bronze, on retrouve en Europe des os des deux types en quantité variable de même que des intermédiaires entre les deux formes de base.

Durant la période romaine, les porcs domestiques étaient plus grands que le turbary, qui continuait cependant a être élevé en de nombreux endroits. C'est à cette époque que le porc siamois (origine asiatique) a été introduit dans les régions méditerranéennes et croisé avec les souches locales pour produire le porc napolitain.

Au Moyen-Age, on distingue deux grandes lignées principales : le premier type ressemble très fort au sanglier. Il a des oreilles pointées et une crête de poils abondants sur l'avant-dos. Il est cependant plus petit que la forme sauvage. Peut-être s'agit-il de simples produits de croisements entre le turbary et les sangliers locaux. De tels croisements seraient fréquents par exemple durant les mois d'automne lorsque les porcs sont laissés en semi-liberté dans les bois et se nourrissent de glands, comme c'est encore le cas en Corse. La seconde lignée se caractérise par une taille plus importante, un corps plus allongé et des oreilles tombantes.

Ces deux types ont survécu dans certains pays d'Europe jusqu'au XIVème siècle, mais c'est principalement la seconde lignée qui a été préférentiellement développée et serait ainsi à l'origine des différentes races développées de préférence en Europe.

A partir du milieu du XVIIIème siècle, beaucoup de races régionales ont été développées et ont été croisées, en Angleterre (fin du XVIIIème), avec les porcs chinois et napolitains. De nouvelles lignées ont alors été développées et ont donné naissance au large white. (Cfr figure 17)

Les croisements du large white importés d'Angleterre avec certaines landraces locales en Allemagne, ont produit le german landrace, german yorkshire, danish landrace (Cfr. figure 18)

Ces autres races ont fortement influencé le développement de l'élevage porcin en Europe et toutes les races actuelles d'Europe en dérivent. Des méthodes d'élevage rigoureuses basées sur la sélection des reproducteurs et le croisement de races complémentaires, ont alors permis de développer le cheptel porcin actuel.

On retrouve encore quelques vieilles lignées de porcs présentes en Europe, mais leur nombre diminue rapidement car ce sont des races très rustiques, moins prolifiques et dont la qualité de carcasse est nettement inférieure aux races modernes, ce qui explique leur disparition.

C'est le cas du mangalica en Hongrie, Yougoslavie, Roumanie, dont la principale caractéristique est la livrée rayée des petits à la naissance !

Dans l'ouest de la France, certaines races locales de porcs unipigmentés et qui auraient une origine celte commune se seraient regroupées pour former la blanche de l'ouest.

Dans les régions pyrénéennes, on retrouve le glascony qui est un porc bien représentatif des espèces ibériennes, de même que la pie noire du pays basque. Ces lignées méditeranéennes ont en commun une conformation plus compacte, une peau noire ainsi qu'une tête concave. Le porc corse pourrait être un descendant de cette lignée.

Résumé

L'origine historique du porc domestique n'est pas facile à retracer. Les nombreux croisements effectués entre races d'origine différente (porc siamois, d'origine asiatique; turbary, probablement originaire du Moyen-Orient; porc chinois)nous montrentque différents centres de domestication ont été développés dans les régions asiatiques. Il est cependant très difficile de préciser si, d'une part de tels centres ont pu se développer en Europe à partir des sangliers locaux, et d'autre part, dans quelles mesures des croisements entre les premières formes domestiques (turbary par exemple) et sangliers locaux ont contribué à l'éclosion des différentes races locales observées au XVIIIème siècle, qui par croisement avec les porcs chinois et napolitains, ont contribué à l'élaboration du cheptel porcin actuel.

Dans la discussion qui complètera la partie bibliographique de ce mémoire, il sera intéressant de comparer ces données historiques avec les études cytogénétiques des différentes races porcines et sous-espèces de sangliers d'Europe et d'Asie.

Chapitre 4 :

POSSIBILITES D'UNE FISSION CHROMOSOMIQUE COMME FACTEUR D'EVOLUTION .

IV. POSSIBILITES D'UNE FISSION CHROMOSOMIQUE COMME FACTEUR D'EVOLUTION.

En général, l'évolution s'accompagne d'une réduction du nombre de chromosomes. Les espèces ancestrales ont donc un nombre chromosomique supérieur.

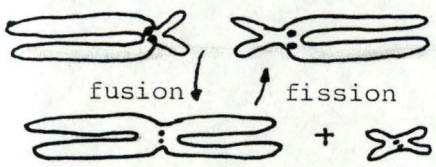
En ce qui concerne le porc et le sanglier, c'est l'espèce la plus ancienne (le sanglier), qui, en Europe du moins, présente un nombre chromosomique inférieur (2n = 36). Lors de la domestication, une fission chromosomique d'une paire de chromosomes métacentriques en deux paires de chromosomes télocentriques, aurait eu lieu. Or, les cytogénéticiens pensent que si une fusion chromosomique peut-être mécaniquement stable, il n'en est pas de même pour une fission. Il est donc intéressant d'étudier les divers mécanismes qui permettent de tels réarrangements, cela afin de mieux préciser l'opportunité des fissions chromosomiques comme facteur d'évolution.

IV.1. Nature exacte des fusions robertsoniennes.

Les fusions robertsoniennes peuvent avoir lieu de différentes façons. Ces différents modes d'échange impliquent la perte d'une plus ou moins grande quantité de matériel chromosomique avec des conséquences variables sur la viabilité et la fertilité. (John, 1975)

Une définition claire est donc nécessaire. Les caractéristiques les plus facilement observables d'un chromosome sont non seulement la forme et la taille, mais aussi ses extrémités (télomères) et son centromère ou constriction primaire.

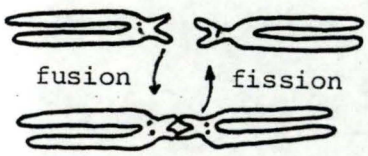
Selon Müller (1938), les télomères seraient des organes terminaux de nature monopolaire, c'est-à-dire qui ne peuvent avoir une position intersticielle dans le chromosome. Au contraire, le centromère de par sa nature bipolaire serait un organe positionné intersticiellement et qui ne serait jamais terminal. C'est sur ces bases que White (1957-1973) proposa un mécanisme de fusion robertsonienne par tranlocation réciproque entre deux acrocentriques. On obtient ainsi un large métacentrique formé par les bras longs et un minuscule formé par les bras courts des acrocentriques. Ce fragment centrique contient le centromère et les télomères en excès. Comme il n'a jamais pu être mis en évidence, il est sans doute perdu. Le mécanisme inverse, c'est-à-dire une fission chromosomique, nécessite donc un fragment centrique qui donnera le centromère et les télomères nécessaires pour former les deux chromosomes acrocentriques.



Dans ce cas, le nombre total de centromères et télomères est conservé.
(les points noirs représentent la structure bipartite d'un centromère).

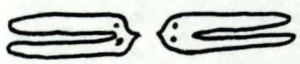
L'opportunité d'un tel réarrangement est faible puisqu'aucun fragment centrique n'a été trouvé et il semble avoir été perdu lors de la fusion. Cette perte est bien supportée car ce petit chromosome est essentiellement composé d'hétérochromatine constitutive qui présente des séquences d'ADN hautement répétées mais porteur d'une faible quantité d'information génétique.

La découverte de chromosomes dicentriques stables (Hsu et al. 1975 ; translocation humaine, Niebuhr et al.) peut s'expliquer par l'inactivation d'un des centromères qui devient latent. Cette latence se traduit par une inactivation passagère du centromère mais qui, suite par exemple à une fusion chromosomique, pourrait redevenir fonctionnel. Les télomères pourraient présenter la même phase de latence, ce qui permet d'expliquer la formation de deux nouveaux télomères dans le cas d'une fission chromosomique avec formation de deux chromosomes acrocentriques stables .



Pour que le mécanisme de fusion-fission chromosomique puisse avoir lieu, deux télomères par chromosome doivent réversiblement apparaître ou disparaître. Si le second centromère reste actif, mais que la distance intercentromérique est faible, les deux centromères peuvent migrer le long du fuseau dans le même sens, ce qui évite un déchirement du chromosome suite aux pressions antagonistes exercées par les centromères qui migrent chacun vers un pôle cellulaire opposé.

La fusion de deux chromosomes télocentriques, (chromosomes dont l'existence est encore niée par certains auteurs,) est possible malgré tout. La chromatine est réorganisée mais n'est pas perdue. Lors d'une éventuelle fission intracentromérique, il peut y avoir formation de centromères stables, tout comme dans le cas précédent.



Dans ce cas, le mécanisme de fusion-fission exige seulement une cassure par chromosome. Deux télomères et un centromère apparaissent ou disparaissent réversiblement.

Les centromères et télomères ne sont donc plus considérés comme des unités discrètes, mystérieuses, mais plutôt comme une manifestation de séquences de DNA présentant des variations en taille, activité, régulation, organisation, ce qui permet les réarrangements chromosomiques précités.

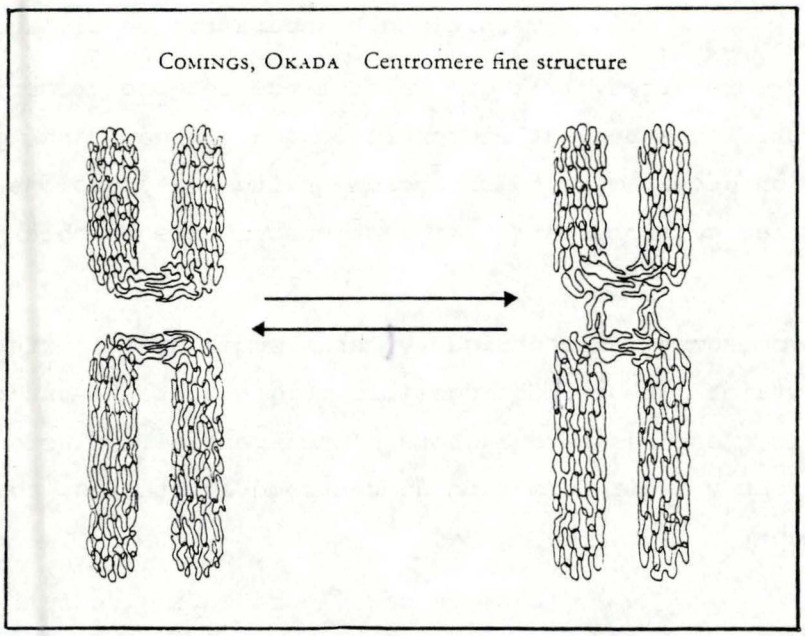


Figure 19 : Structure quadripartite du centromère d'un chromosome métacentrique formé par la fusion de deux chromosomes télocentriques. (Commings, 1970)

IV.2. Etude au microscope électronique du centromère.

Le centromère ou kinétochore est une région particulière du chromosome avec laquelle les fibres des fuseaux s'associent durant la méiose et la mitose. La plaque est même capable de catalyser la polymérisation de la tubuline, qui est un des constituants des fibres de chromatine et à laquelle les microtubules des faisceaux s'accrochent.

Le prétraitement avec la colchicine détruit ces fuseaux et empêche ainsi la migration des chromosomes vers les deux pôles cellulaires.

Les images que l'on observe alors au microscope électronique correspondent à des aires d'association de chromatine et des deux chromatides.

Les chromosomes métacentriques des souris présentent deux régions d'association de fibres de chromatine séparées par une auréole dépourvue de fibres ainsi qu'une atténuation de densité des fibres à l'endroit de fusion.

Les chromosomes télocentriques de souris montrent au contraire une seule surface d'association de fibres de chromatine et dont la taille est réduite de moitié par rapport aux métacentriques.

Le centromère des chromosomes télocentriques est donc bipartite (une partie pour chaque chromatide) tandis que le centromère des chromosomes métacentriques est quadripartite.

Une structure comparable est observée chez les chromosomes métacentriques formés par l'évolution (ou supposée telle !) chez l'homme, la chèvre et le hamster chinois.

Ces observations suggèrent que du point de vue évolutif, les chromosomes métacentriques seraient le produit d'une simple fusion de deux chromosomes télocentriques. Mais le phénomène inverse peut aussi se produire et, dès lors, les chromosomes télocentriques seraient le résultat de la fission d'un chromosome métacentrique. (Cfr. figure 19)

Une étude moléculaire du problème, effectuée par Holmquist, suggère l'existence d'une nouvelle structure le "kinetochore organizer", qui serait une séquence de DNA probablement répétée en tandem, et sur laquelle est organisée la "kinétochore plate".

Une structure centromérique visible reflète une activité fonctionnelle du KO tandis qu'un centromère latent reflète un KO inactif. Les chromosomes viables doivent avoir un ou plusieurs KO capables de disjoindre les chromatides soeurs .

IV. 3. Etude moléculaire des télomères.

Holmquist propose un nouveau modèle de réplication du DNA qui suppose la fusion des télomères juste avant la réplication et qui se séparent ensuite.

Tous les télomères ont alors une séquence commune. Seulement deux chromosomes peuvent se reconnaître l'un l'autre et fusionner de manière covalente. Ils forment alors une longue molécule de DNA continue.

Après la réplication, toutes les paires télocentriques fusionnées sont non seulement identiques, mais constituent aussi une séquence palindrome unique et temporaire, qui sera reconnue et clivée par un enzyme de restriction. Toute mutation dans l'une des séquences en épingle à cheveux terminales qui forment le palindrome dans l'intermédiaire de réplication, empêcherait la fission par une enzyme de restriction. Il en résulterait une fusion terminale sans perte de DNA. Une mutation de retour correspondrait à la fission d'un centromère latent. Ce serait le cas lors de l'activation d'un enzyme de restriction spécifique qui puisse cliver la séquence palindrome qui relie les télomères latents fusionnés.

Cette explication satisfait aux exigences de la machinerie de réplication du DNA et permet de concevoir les télomères non plus comme des unités fixes, mystérieuses mais plutôt comme des séquences particulières de DNA susceptibles de se réarranger.

En résumé, on peut dire que si l'opportunité d'une fusion chromosomique n'est plus contestée actuellement, il n'en est pas de même pour le phénomène inverse, la fission.

Les hypothèses émises par Holmquist ont l'avantage de proposer des bases logiques qui autorisent ce type de réarrangement. L'observation de lignées cellulaires du "hamster chinois" qui présentent de telles fissions chromosomiques in vitro, est un argument favorable. Toutefois, le problème posé par la réactivation d'un centromère latent reste entier. Quelles sont en effet les conditions de cette réactivation ? La désactivation d'un centromère suite à la fusion de 2 chromosomes télocentriques peut encore s'expliquer par un accident ou un défaut affectant un des deux centromères et le rendant inactif. L'inverse peut difficilement avoir lieu.

La fusion des plates kinétochores et des surfaces de fibres de chromatine qui les accompagnent peut se faire sans altération ni bouleversement profond, par contre une fission chromosomique suppose une cassure. Cette cassure ne peut avoir lieu n'importe où, n'importe comment et doit générer deux centromères complets et parfaitement fonctionnels. Les conditions d'un tel événement sont drastiques et donc exceptionnelles !

Conclusions : il se peut qu'une fission chromosomique soit responsable de l'augmentation du nombre de chromosomes lors de la domestication du sanglier. Du point de vue technique cela paraît vraisemblable mais cependant le phénomène inverse (fusion centromérique) pose moins de problèmes et semble avoir joué un rôle plus important dans l'évolution. Il est évident que ces conclusions sont à resituer dans le contexte général concernant l'évolution sanglier-porc.

DISCUSSION.

Il me semble intéressant, avant de clôturer la partie bibliographique, de resituer l'étude cytogénétique du porc et du sanglier dans son contexte systématique et évolutif.

I. Le porc.

a. Origine historique du porc domestique.

Du point de vue historique, il apparaît très clairement que le sanglier est l'ancêtre sauvage du porc domestique puisqu'un premier centre de domestication s'est formé notamment à partir de Sus scrofa lybicus.

Par la suite il est très difficile de préciser quelles populations de sangliers ont contribué à l'élaboration des différentes races porcines. (Revoir les conclusions concernant l'origine historique du porc domestique).

La cytogénétique apporte quelques précisions intéressantes qui ne permettent pas de retracer entièrement l'origine historique du porc mais qui, enrichissent néanmoins les données relatives à ce sujet, ce qui permet une discussion plus aiguë du problème.

L'étude cytogénétique nous montre en effet que l'ensemble des races porcines aussi diverses qu'elles soient, ont toutes le même nombre de chromosomes 2n = 38, et qu'il existe un polymorphisme intaspécifique chez les sangliers pour le nombre de chromosomes qui varie de 2n = 36 à 2n = 38 et pour le type de fusion robertsonienne impliqué. La fusion concerne les paires 15 et 17 chez Sus scrofa scrofa (Sus scrofa ferus) et 16-17 chez Sus scrofa ussuricus, Sus scrofa nigripes et Sus scrofa attila.

Différentes hypothèses sont possibles :

1. La constance du caryotype entre les différentes races porcines pourrait témoigner d'une origine commune à partir de populations de sangliers à 2n = 38 chromosomes. Aucun réarrangement chromosomique n'aurait eu lieu durant la période de domestication. Ce qui laisse supposer que le sanglier d'Europe à 2n= 36 chromosomes, n'aurait pas été domestiqué ni croisé avec les premières formes domestiques, ce qui aurait introduit un polymorphisme intraspécifique à 2n = 36, 37 et 38 chromosomes au sein du cheptel domestique.

L'origine du turbary serait alors asiatique (Sus scrofa lybicus) et non européenne. Néanmoins, l'existence d'une forme sauvage méditerranéenne (Sus scrofa mediterraneus) qui serait l'ancêtre du turbary doit aussi être prise en considération car on remarque que le sanglier corse (Sus scrofa meridionalis) a 2n = 38 chromosomes et que cette forme insulaire, aussi présente en Sardaigne, montre une bande faciale claire qui la rapproche des formes asiatiques comme Sus scrofa vittatus. Or, chez Sus scrofa mediterraneus et le turbary, l'étude du crâne, notamment la forme du lacrymal, montre aussi des

caractères intermédiaires entre vittatus et scrofa.

Il existerait donc peut-être un lien évolutif entre Sus scrofa mediterraneus et Sus scrofa meridionalis.

Dans un cadre plus général, il serait très intéressant d'étudier le caryotype de Sus scrofa lybicus (ce qui n'a pas encore été fait) et de différentes populations de sangliers asiatiques (étude incomplète jusqu'à maintenant) dont sont, probablement, issus les porcs chinois et siamois.

Si,effectivement, ces populations ont 2n = 38 chromosomes, ce serait un argument très favorable à une telle hypothèse.

Mais pourquoi la domestication se limiterait-elle seulement aux populations de sangliers à 2n = 38 chromosomes ?

Pour répondre à cette question, il serait intéressant d'étudier les conditions de domestication des différentes populations. Certaines races sont peut-être plus facilement domestiquées. Il est évident qu'une telle étude dépasse largement le cadre de ce mémoire. Elle permettrait cependant de préciser quelque peu l'origine historique du porc domestique. Il se pourrait par exemple, que les sangliers à 38 chromosomes, suite à un effet de position de gènes, soient plus dociles et donc plus faciles à domestiquer. Dans ce cas l'évolution du sanglier au porc se ferait sans changement de caryotype.

Cette hypothèse ne peut que difficilement être confirmée car les investigations génétiques ne permettent pas, à l'heure actuelle, de préciser exactement l'opportunité et même l'existence d'effets de position suite aux réarrangements chromosomiques. Il est alors très difficile de préciser si de tels réarrangements chromosomiques induisent des modifications de comportement !

Si tel est le cas, les animaux porteurs du nouveau type chromosomique (fusion mais aussi fission chromosomique) pourraient être plus dociles ou plus agressifs : des animaux plus agressifs, porteurs d'un nouveau type chromosomique, pourraient éventuellement chasser les autres animaux en périphérie de leur aire de distribution et on aurait alors une distribution de population analogue au modèle stasipatrique de White : les individus porteurs du nouveau type chromosomique occupent le centre de l'aire de distribution, tandis que les autres animaux sont refoulés en périphérie. Une telle étude de comportement a été entreprise par Corti sur des populations de souris à fusion robertsonienne et semble indiqué qu'un tel processus peut avoir lieu. (HÜBNER : communication personnelle).

Les animaux plus dociles, quant à eux, pourraient éventuellement être domestiqués.

Ce lien intéressant entre la cytogénétique et l'éthologie devrait donc permettre de mieux comprendre et interpréter les mécanismes d'évolution, y compris de domestication. Il s'agit donc d'une voie de recherche très intéressante à développer.

2. Plusieurs centres de domestication se sont développés à partir de différentes populations de sangliers à 2n = 36 et 38 chromosomes. Durant la domestication, une fission chromosomique a eu lieu et ce sont donc les animaux à 38 chromosomes qui ont été conservés. Cette hypothèse de l'origine européenne et asiatique du porc domestique, soutenue par de nombreux historiens (qui ne sont sans doute pas au courant des données cytogénétiques relatives à ce sujet), pose le problème essentiel de l'incidence d'une fission chromosomique comme facteur d'évolution (Cfr. chapitre IV.). Il semble très peu probable qu'un tel réarrangement chromosomique ait eu lieu. Du point de vue technique c'est possible mais cependant le phénomène inverse (fusion centromérique) pose moins de problèmes et semble avoir joué un rôle évolutif plus important !

L'existence de deux types de fusion robertsonienne (15-17) et (16-17) chez le sanglier semble montrer une évolution par réduction du nombre de chromosomes (fusion robertsonienne) plutôt que par fission chromosomique. Une fission chromosomique, effacerait les caractères particuliers des populations de sangliers qui ont un type particulier de fusion chromosomique (15-17 et 16-17). Il y aurait uniformisation du caryotype avec 2n = 38 chromosomes, ce qui est contraire au courant évolutif qui accentue la divergence entre espèces grâce à différents facteurs : écologiques, éthologiques et chromosomiques.

De plus, il est très difficile d'expliquer comment dans le laps de temps relativement court qu'a duré la domestication (6000 ans), un tel réarrangement chromosomique ait pu se fixer uniformément au stade homozygote dans différentes races porcines.

3. La domestication aurait eu lieu indépendamment à partir de populations de sangliers à 2n = 36 et 38 chromosomes. Aucun réarrangement chromosomique n'aurait eu lieu durant la domestication mais ce sont uniquement les animaux à 2n = 38 chromosomes qui ont été conservés.

Cette hypothèse tient compte d'un fait historique important à savoir l'existence de différents centres de domestication en Asie où des sangliers à 2n = 36, Sus scrofa nigripes, et 38 chromosomes, Sus vittatus leucomystax, ont été décrits.

Mais cependant, les nombreux croisements effectués entre les races locales et les porcs chinois, napolitains, auraient conduit, si les animaux présentent un nombre chromosomique différent, à un polymorphisme intraspécifique à 2n = 36, 37 et 38 chromosomes. Or, cela ne s'observe pas.

Il se peut que durant la sélection, seuls les animaux à 38 chromosomes soient conservés, mais encore une fois, il est très difficile de mettre en parallèle des caratères d'élevage sur lesquels se basent objectivement la sélection, (la morphologie des animaux, la prolificité) avec un nombre chromosomique particulier.

En résumé, trois points importants méritent une attention particulière et une étude plus approfondie qui malheureusement dépasse le cadre de ce mémoire.

1. L'étude cytogénétique de différentes populations de sangliers en Europe et en Asie où des centres probables de domestication se seraient développés.

Les recherches ne doivent pas se limiter aux seules investigations cytogénétiques car il est aussi très important de compléter les différentes études éco/éthologiques de ces populations, ce qui permettra de vérifier si certaines populations de sangliers sont plus facilement domesticables. Si c'est le cas, il faut en préciser les causes ! (relation toujours possible avec un nombre chromosomique particulier).

2. Une étude plus approfondie au niveau moléculaire (génétique moléculaire) des différents mécanismes suceptibles d'expliquer l'incidence d'une fission chromosomique en tant que facteur d'évolution, en particulier dans une population d'animaux domestiques.

3. Préciser le lien éventuel entre Sus scrofa mediterraneus et Sus scrofa meridionalis, cela afin de reconsidérer l'hypothèse de l'origine méditerranéenne du turbary.

b. Systématique.

Le porc domestique (Sus scrofa domestica 2n = 38) et le sanglier (Sus scrofa scrofa 2n = 36).

Dans la systématique actuelle, le porc et le sanglier sont généralement considérés comme des sous-espèces de Sus scrofa.

L'étude cytogénétique montre que Sus scrofa domestica et Sus scrofa scrofa ont des nombres chromosomiques différents 2n = 38 et 36 respectivement. Si l'on se réfère au seul critère chromosomique, on serait en présence d'espèces distinctes. Mais , il existe des hybrides fertiles entre le porc et le sanglier. Le critère d'amixie qui définit le statut d'une espèce n'est donc pas vérifié, et par conséquent le porc et le sanglier appartiendraient à la même espèce. Il est très difficile de trancher entre l'un ou l'autre point de vue et il me semble au contraire plus intéressant d'essayer de rapprocher les différentes opinions.

Au point de vue chromosomique, on remarque que les problèmes de stérilité chez les hybrides sont dus, en partie du moins, au mauvais appariement des chromosomes homologues lors de la méiose. Les réarrangements chromosomiques bouleversent la structure du set chromosomique et certains chromosomes ne s' apparient plus correctement avec "leur homologue" de l'espèce proche parente.

Chez le porc domestique (Sus scrofa domestica 2n = 38) et le sanglier (Sus scrofa scrofa 2n = 36) le nombre de chromosomes est différent et pourtant il existe des hybrides fertiles ! Mais dans ce cas, il s'agit de réarrangements chromosomiques simples (une fusion robertsonienne). Il y a alors formation de trivalents à la méiose ce qui explique la fertilité des hybrides. Nous serions donc en présence d' "espèces" pour lesquelles l'isolement reproducteur n'est pas encore totalement acquis. De nouveaux réarrangements chromosomiques pourront éventuellement assurer la stérilité des hybrides, et conduire à la formation d'espèces bien distinctes.

Le critère d'amixie, dans l'esprit de la systématique moderne, se vérifie dans des conditions naturelles, c'est-à-dire lorsque les animaux vivent en liberté dans leur milieu naturel. De nombreux hybrides porc-sanglier qui sont fertiles ont bien été étudiés mais ce type de croisement a toujours eu lieu dans des conditions artificielles d'élevage ou semi-élevage (parc à gibier). La question est de savoir si de tels croisements peuvent avoir lieu dans des conditions naturelles.

En fait il est impossible de répondre correctement à cette question puisque le porc est un animal domestique d'élevage pour lequel on ne sait préciser ni l'aire de répartition, ni la dynamique de population qui sont des facteurs éco/éthologiques qui caractérisent habituellement les espèces et dont la systématique moderne doit tenir compte pour vérifier effectivement le critère d' amixie.

Dans le cas du porc (et de tout autre animal domestique), on doit donc tenir compte de certaines données propres à la domestication et à l'élevage à savoir :

- l'évolution rapide des animaux domestiques suite à la sélection artificielle qui accentue certains caractères morphologiques à un point tel que la comparaison avec l'espèce mère (qui a été domestiquée) est parfois bien difficile. Comme la systématique se base aussi sur l'étude morphologique des animaux, il est alors bien difficile d'évaluer objectivement la position systématique correcte.
- L'histoire de la domestication est un épisode relativement court (quelques

milliers d'années) et c'est souvent trop rapide que pour créer d'efficaces barrières reproductrices, aussi bien du point de vue chromosomique, qu'écologique, éthologique (comportement de reproduction) ou physiologique (fonctions de reproduction).

- Enfin, lors de la domestication, les animaux voyagent beaucoup et il y a souvent rupture de l'isolement géographique. Deux espèces proches parentes (dont une est en voie de domestication) peuvent être à nouveau en contact et donner une descendance fertile.

Dans ces conditions, il est très difficile de préciser exactement la position systématique du porc (Sus scrofa domestica 2n = 38) et du sanglier (Sus scrofa scrofa 2n = 36).

Cette difficulté est liée aux problèmes engendrés par la domestication et auxquels les données de la systématique ne permettent pas de répondre. Je crois qu'il serait beaucoup plus intéressant de comparer les populations de sangliers à 2n = 36 chromosomes (Sus scrofa) avec les populations de sangliers dont est originaire le porc domestique à 2n = 38 chromosomes. Malheureusement comme nous venons de le voir, l'origine du porc domestique n'est pas très claire et il est donc impossible encore une fois de répondre à cette question !

II. Variations chromosomiques chez le sanglier : systématique et évolution.

a. Systématique.

La systématique au sein du genre Sus est très complexe. De nombreuses sous-espèces de Sus scrofa ont été décrites. Les critères de distinction sont cependant très relatifs et il est donc intéressant de compléter cette systématique par l'étude cytogénétique des différentes populations de sangliers. Cette étude est malheureusement incomplète : quelques animaux seulement, par région, sont étudiés et les limites géographiques entre les différents types chromosomiques sont imprécises. De plus, certaines populations n'ont toujours pas été étudiées. Il m'est donc impossible de décrire le caryotype de chaque sous-espèce.

Néanmoins, on observe chez le sanglier des variations intraspécifiques pour le nombre de chromosomes 2n = 36,37 et 38 (avec des réserves en ce qui concerne les animaux à 37 chromosomes qui peuvent être le produit de croisements porc-sanglier) et pour le type de fusion chromosomique impliqué : fusion des paires 15-17 en Europe et 16-17 en Eurasie.

Selon le seul critère chromosomique, on serait donc en présence de 3 espèces distinctes : une espèce à 2n = 36 chromosomes avec fusion des paires 15-17, une espèce à 2n = 36 chromosomes avec fusion des paires 16-17 et enfin une espèce à 2n = 38 chromosomes (les animaux à 2n = 37 chromosomes ne sont pas considérés comme une espèce bien distincte car ils résultent certainement de croisements porc(2n = 38)- sanglier(2n = 36),ou de sangliers à 2n = 36 et 38 chromosomes).

Puisque Sus scrofa scrofa a 2n = 36 chromosomes et que Sus vittatus leucomystax a 2n = 38 chromosomes, on pourrait considérer vittatus et scrofa comme des espèces distinctes. Il est intéressant de remarquer que les systématiciens ont déjà proposé une telle distinction. Ces deux points de vue se rejoignent donc, mais pour s'assurer que ce sont bien des espèces distinctes, il est nécessaire de vérifier s'il y a un isolement reproducteur. En élevage, vittatus et scrofa peuvent se croiser et donner des hybrides fertiles. De plus, dans certaines régions on trouve aussi des animaux à bande faciale (vittatus) ou sans (scrofa) ainsi que toutes les possibilités intermédiaires (croisements!) avec bande plus ou moins nette et plus ou moins étendue.

Il semble donc qu'il n'y ait pas d'isolement reproducteur. Une étude cytogénétique devrait permettre de le confirmer puisque les hybrides avec bande faciale intermédiaire devraient aussi avoir un nombre chromosomique intermédiaire 2n = 37.

Sus scrofa meridionalis que l'on trouve en Sardaigne et peut-être en Corse présente une bande faciale claire qui le rapproche des formes asiatiques

comme vittatus. Comme meridionalis et vittatus ont le même nombre de chromosomes, la cytogénétique favorise aussi ce rapprochement.

Il ne faut cependant pas, à partir des seules données cytogénétiques, relier toutes les populations de sangliers à 2n = 38 chromosomes à vittatus. Sus scrofa barbarus a aussi 2n = 38 chromosomes mais le phénotype est très similaire à Sus scrofa scrofa (2n = 36). Les différences de taille et de poids, ainsi que l'absence de poils de bourre témoignent simplement de l'adaptation à un climat différent.

Sus scrofa nigripes est une sous-espèce qui présente un phénotype bien caractéristique : la robe très claire tranche avec les extrémités des membres noirs et la bourre est blanche. Le caryotype est aussi particulier puisque les paires de chromosomes (16-17) impliquées dans la fusion réductionnelle (2n = 38 à 2n = 36) sont différentes de Sus scrofa scrofa (fusion 15-17). La distinction de ces deux sous-espèces est donc justifiée. Eventuellement on pourrait parler d'espèces distinctes. Mais, encore une fois, se pose le problème de l'isolement reproducteur : en élevage des hybrides fertiles existent mais qu'en est-il dans la nature ?

Tout comme pour vittatus, il serait illusoire d'assimiler toutes les populations de sangliers à 2n = 36 chromosomes et fusion des paires 16-17 à nigripes. Le phénotype de Sus scrofa attila par exemple se rapproche plus de Sus scrofa scrofa alors que le caryotype est identique à Sus scrofa nigripes.

Ces différents exemples nous montrent clairement que chez le sanglier il est difficile d'associer un caryotype à un phénotype particulier. Les différences phénotypiques entre les sous-espèces sont plutôt la conséquence des mutations géniques et ne semblent pas vraiment liées a un effet de position suite aux réarrangements chromosomiques.

Selon le seul critère chromosomique, on pourrait distinguer 3 espèces (2n = 36 fusion 15-17, 2n = 36 fusion 16-17, 2n = 38). Mais certaines restrictions s'imposent :

1. Il existe des variations chromosomiques intraspécifiques (Cfr. souris à fusion robertsonienne en Belgique) sans que pour autant il soit question d'espèces distinctes. Le phénotype de ces animaux, leur comportement sont identiques et rien ne les distingue si ce n'est le carotype. Puisque ces réarrangements chromosomiques peuvent conduire à l'isolement reproducteur, on peut considérer ces populations comme des espèces naissantes "in statu nascendi". L'isolement reproducteur (qui peut-être de nature chromosomique mais aussi d'ordre éco/éthologique, physiologique, géographique), les adaptations écologiques et morphologiques ne sont pas complètes. Il y aura gradation progressive au cours du temps et cette différenciation croissante conduira au statut d'espèces distinctes.

Les différentes populations de sangliers sont les témoins de ce processus universel. Les différences phénotypiques, caryotypiques et de comportement (Sus scrofa ussuricus présente une activité nocturne en été et diurne en hiver !) témoignent de cette évolution dont il est pourtant bien difficile d'en apprécier le stade et donc d'en définir le statut exact. A ce niveau, la systématique et l'évolution sont tellement liés qu'il me semble inutile de rigidifier un courant évolutif si fluide par une systématique trop rigide. Il me semble au contraire plus intéressant d'étudier ces populations en tenant compte d'un maximum de renseignements, cela afin de mieux décrire le processus évolutif en cours !

b. Evolution.

Les variations chromosomiques cnez le sanglier témoignent d'un processus d'évolution. Il est vraisemblable que l'évolution ait lieu par fusion plutôt que par fission car :

- l'évolution par fission chromosomique est plus rare. Du point de vue technique c'est possible mais le phénomène inverse (fusion centromérique) pose moins de problème et semble avoir joué un rôle évolutif plus important.

- L'existence de deux types de fusion robertsonienne (15-17 et 16-17) chez le sanglier : dans le cas d'une fission chromosomique, il y aurait uniformisation du caryotype avec 2n = 38 chromosomes ce qui est contraire au courant évolutif qui, accentue les divergences, entre les espèces naissantes par différents facteurs : écologiques, éthologiques et chromosomiques.

Il est donc intéressant de préciser les conditions de dispersion de ce type de réarrangement chromosomique chez le sanglier.

Trois facteurs essentiels sont à considérer : l'isolement géographique, le réarrangement chromosomique en question et, enfin, la structure sociale des populations de sangliers. Puisque ces trois éléments sont très liés, il est très difficile de les décrire individuellement. la distinction proposée ici est très relative et a surtout pour but de clarifier l'exposé.

1. Nature du réarrangement chromosomique.

L'évolution, chez le sanglier, aurait eu lieu par fusion chromosomique. Ce type de réarrangement chromosomique est simple et n'assure pas un isolement reproducteur : des hybrides fertiles à 37 chromosomes ont été décrits. Cette fertilité s'explique par la formation de trivalents lors de la méiose. Puisqu'une réduction de fertilité (± 50%) favorise le passage au stade homozygote, tout le problème est de savoir dans quelle proportion la fertilité est réduite chez les hybrides.

Les différentes études de croisements porc-sanglier ainsi que le polymorphisme chromosomique à 2n = 36, 37 et 38 chromosomes observé dans certaines

populations de sangliers montrent que la réduction de fertilité est faible et débouche plutôt sur un polymorphisme balancé.

Des circonstances particulières, liées aux facteurs éco/éthologiques, et géographiques ont sans doute favorisé la fixation du nouveau type chromosomique au stade homozygote (2n = 36).

2. L'isolement géographique.

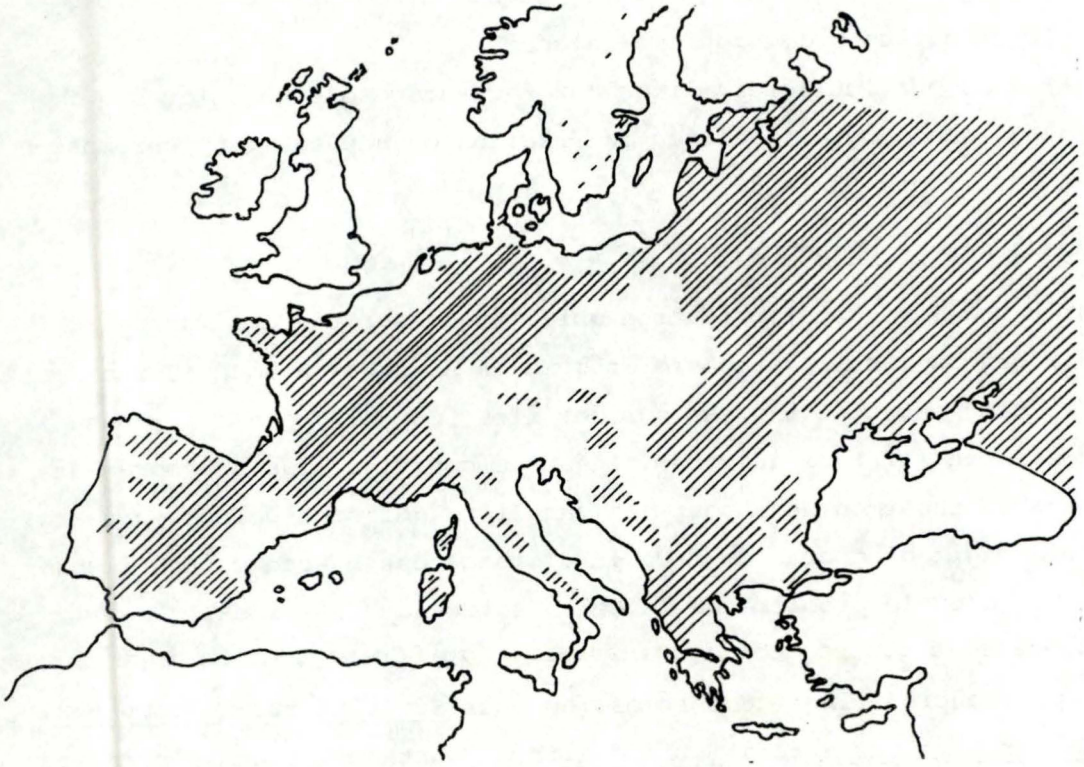
Le sanglier a une aire de distribution qui s'étend sur toute l'Europe, l'Eurasie, une grande partie de l'Asie et même en Afrique du Nord. Certaines populations se trouvent donc isolées sur des îles (Corse, Japon), sur des parties de continent (Afrique du Nord). L'eau ne constitue pas à proprement parler un obstacle insurmontable pour les sangliers qui sont de bons nageurs, mais lorsqu'il s'agit d'un bras de mer, la distance est beaucoup trop importante à franchir d'où le problème de la colonisation de ces îles. Curieusement, ce sont ces populations insulaires qui présentent le type chromosomique le plus ancien (2n = 38 chromosomes pour Sus vittatus leucomystax, Sus scrofa barbarus et Sus scrofa meridionalis). Pourtant, selon le principe du "founder effect" ce sont précisément sur ces îles, colonisées par quelques reproducteurs, qu'un nouveau type chromosomique a le plus de chance de se fixer.

Puisque l'origine et les circonstances de la colonisation de ces îles par les sangliers ne sont pas très claires, on peut supposer qu'il s'agit simplement de porcs primitifs retournés à l'état sauvage (marronage).

Mais une étude historique plus complète devrait être entreprise pour confirmer cette hypothèse.

Si on considère cependant que l'évolution a eu lieu par fission chromosomique chez le sanglier (très peu probable) dans ce cas on peut envisager, dans le cas de la Corse en particulier, que la colonisation de l'île s'est faite à partir de sangliers continentaux Sus scrofa scrofa (2n = 36 chromosomes) et qu'une fission chromosomique a permis le passage à 2n = 36 chromosomes. Néanmoins, cette hypothèse est très peu probable car il y a peu de chance qu'une fission chromosomique ait eu lieu, et de plus le phénotype du sanglier corse le rapproche assez bien de vittatus et témoigne ainsi d'une origine plus éloignée. Il se peut aussi que le sanglier corse provienne de Sus scrofa mediterraneus qui est une sous-espèce disparue aujourd'hui et qui n'a donc pu être caryotypée.

En ce qui concerne les populations continentales, il est très difficile de préciser les limites géographiques entre les différents types chromosomiques. En Europe, on trouve Sus scrofa scrofa a 2n = 36 chromosomes avec fusion des paires chromosomiques 15-17 mais une population isolée (?) à 2n = 38 chromosomes a été décrite en Yougoslavie. Cette distribution correspond au



Carte 5 : Répartition approximative du sanglier en Europe
(Marion, 1982)

modèle stasipatrique proposé par White et qui suggère que le nouveau type chromosomique s'installe au centre de l'aire de distribution alors que l'ancien type chromosomique est refoulé en périphérie. Il est étonnant que ce modèle qui a été décrit pour des animaux peu mobiles soit aussi valable pour des animaux comme les sangliers qui sont de grands nomades, capables de parcourir de très longues distances.

En Eurasie, Sus scrofa attila, Sus scrofa nigripes, notamment, ont aussi 2n = 36 chromosomes mais la fusion centromérique concerne les paires n° 16 et 17. La limite entre les deux types chromosomiques 16-17 et 15-17 n'est pas précisée, mais elle correspond plus ou moins au massif montagneux de l'Oural qui pourrait assurer un isolement géographique entre les populations de l'Ouest et de l'Est, qui auraient alors évolués indépendamment.

Les régions de haute montagne sont en effet très peu fréquentées par les sangliers. (Cfr. carte 5). Quelques animaux de passage sont signalés, mais ils ne s'y fixent pas.

Il se peut aussi que la séparation des populations de sangliers de l'Est et de l'Ouest de l'Europe ait eu lieu durant une des dernières glaciations du quaternaire et les populations se seraient alors différenciées sur le plan chromosomique.

En ce qui concerne les sangliers asiatiques, il est très difficile de préciser le nombre chromosomique des différentes populations. Selon Thikonov la proportion d'animaux à 2n = 38 chromosomes augmente au fur et à mesure que l'on s'éloigne vers l'Est. Mais aucune précision n'est apportée quant à la limite géographique, l'origine des animaux étudiés. Dans ces conditions, il est absolument impossible de préciser quoi que ce soit du point de vue évolutif.

3. Organisation sociale.

L'organisation sociale chez le sanglier a été très peu étudiée. Les principaux travaux ne traitent souvent que des comportements observés sur des animaux de parc et les structures sociales décrites ne reflètent pas nécessairement les structures observables dans la nature. Il faut donc considérer avec prudence les données inspirées du travail de R. MAUGET (Thèse de doctorat : régulation physiologique et comportementale de l'adaptation du sanglier au milieu).

En général quelques femelles (1 à 4) et leurs jeunes forment le noyau de l'unité familiale. Les animaux périphériques (femelles ou mâles) sont en général âgés de 2 ou 3 ans. Au delà de 3 ans, les mâles deviennent solitaires ou sont éventuellement accompagnés d'un jeune mâle (= page). Les femelles quant à elles, se groupent alors et reforment de nouvelles unités familiales.

Exemples de types d'organisation sociale chez les ongulés
Classification adaptée de WILSON (1975), basée sur la taille et la cohésion des groupements (♀ + jeunes).

 : ♀ dominante  : ♂ dominant

	EXEMPLES		REFERENCES		
	Rhinocéros noir	*Diceros bicornis*	MUKINYA	1973	Classe S : Solitaire
	Rhinocéros blanc	*Cerathotherium simum*	OWEN-SMITH	1971	
	Elan	*Alces alces*	PEEK *et al.*	1974	
	Chevreuil	*Capreolus capreolus*	PRIOR	1968	
	Cerf de Virginie	*Odocoileus virginianus*	HIRTH	1977	
	Mouflon de Corse	*Ovis musimon*	PFEFFER	1967	
	Sanglier	*Sus scrofa*			
	Phacochère	*Phacochoerus aethiopicus*	CLOUGH	1969	Classe N : petits groupements 2-10
	Hylochère	*Hylochoerus meinertzhageni*	D'HUART	1976	
	Potamochère	*Potamochoerus porcus*	SKINNER *et al.*	1976	
	Pécaris	*Dicotyles tajacu*	SOWLS	1974	
	Harems saisonniers :				
	Cerf élaphe	*Cervus elaphus*	LINCOLN	1970	
	Pronghorn	*Antilocapra americana*	KITCHEN	1974	
	Generuk	*Litocranius walleri*	LEUTHOLD	1978	
	Harems permanents :				
	Chevaux sauvages (Camargue)		Von GOLDSCHMIDT-ROTHSCHILD *et al.*	1978	Classe N : troupeaux 10-100n
	Zèbres de montagne, Hartmann, de Burchell	*Equus zebra zebra, E.Z. hartmannae E. burchelli*	KLINGEL	1968,1969	
	Gnous	*Connochaetes taurinus*	ESTES	1969	
	Gazelles	*Gazella granti G. thomsonii*	WALTHER	1972,1978	
	Mouflon (Canada)	*Ovis canadensis*	BERGER	1979	
N	Eléphants	*Loxodonta africana*	DOUGLAS-HAMILTON	1973	

Tableau 10 : Organisation sociale de différentes espèces de mammifères. (Mauget, 1980)

Ces différentes unités se dissocient régulièrement lors de la chasse par exemple, et de nouvelles unités se reforment ainsi.

Dans ce contexte social, il est très difficile de préciser les conditions de dispersion d'un nouveau type chromosomique au sein d'une population de sangliers. Puisque la puberté a lieu à environ 10 mois, les jeunes mâles périphériques âgés de 2 ans peuvent éventuellement se reproduire avec les femelles du noyau dont ils sont issus. De ce fait, la consanguinité favorise la fixation du nouveau type chromosomique. Lorsque les jeunes mâles seront devenus solitaires et nomades, ils assureront alors la dispersion du réarrangement chromosomique dans d'autres unités familiales.

Cette hypothèse est très séduisante mais il n'est pas certain que les jeunes mâles périphériques puissent contribuer ainsi à la reproduction car les combats entre mâles qui précèdent la saillie proprement dite sont très violents.

Un jeune individu devra donc laisser la place à un mâle dominant, , donc plus âgé. Comme ces vieux mâles sont nomades, il y a alors peu de chance qu'il se reproduise avec une des femelles de son unité familiale. L'accouplement a donc lieu au hasard, les mâles adultes gravitant autour de différents groupes de femelles sans y être fixement liés. Un tel comportement contribue au mélange génétique et donc à la dispersion d'un nouveau type chromosomique au sein de la population mais pose le "problème" de la fixation de ce réarrangement chromosomique au stade homozygote.

Des études complémentaires concernant la fonction de reproduction du sanglier mais aussi de la dynamique des populations de sangliers à l'état naturel permettront de mieux comprendre les conditions de fixation puis de dispersion d'un nouveau type chromosomique chez le sanglier.

Chez tous les Suidae, on retrouve le même type d'organisation sociale de base : femelles + jeunes auxquels se joignent des mâles subadultes ou adultes. La complexification de cette organisation de base observée chez les phacochères (plusieurs femelles + jeunes), hylochères (idem phacochère), pécaris (plusieurs mâles au sein du groupe), va de paire avec une réduction du nombre de chromosomes et donc indirectement de l'augmentation du nombre de réarrangements chromosomiques. Il s'agit peut-être d'une simple corrélation sans aucune signification causale, néanmoins cela mérite mention. Il existe là un lien très intéressant entre l'éco/éthologie et la cytogénétique.

(Cfr tableau 10).

Chapitre 5 :

ETUDE DU CARYOTYPE DU PORC, DU SANGLIER ET DE LEURS HYBRIDES AU MOYEN DES BANDES R.

V. ETUDE DU CARYOTYPE DU PORC, DU SANGLIER ET DE LEURS HYBRIDES AU MOYEN DES BANDES R.

V.1. Collecte du matériel.

- Le sanglier en Belgique.

Puisque l'habitat du sanglier est la forêt de feuillus, il n'est pas étonnant de le trouver en "grand" nombre dans nos Ardennes. Animal nomade par excellence, il lui arrive de couvrir de longues distances à la recherche de nourriture. C'est ainsi que quelques animaux de passage sont signalés dans la région de Mons-Peruwelz. (Libois, 1982)

Suite aux dégâts occasionnés aux cultures, le sanglier est considéré comme un animal nuisible qu'il faut détruire. Paradoxalement, de nombreux parcs à gibier et élevages ont largement contribué à l'augmentation des effectifs. Les chasseurs ne s'en plaignent pas. Le sanglier est le dernier grand mammifère "sauvage" d'Europe, qui par son courage, son intelligence, et son ... abondance représente un gibier de qualité.

La pureté de l'espèce semble cependant compromise par l'introduction d'hybrides porc-sanglier. Ces hybrides sont généralement plus prolifiques et ont une croissance plus rapide. Après quelques générations, il est très difficile de les distinguer des sangliers. Une étude cytogénétique permet néanmoins de les identifier. Il est donc intéressant d'étudier le caryotype des sangliers ardennais ce qui, à ma connaissance, n'a jamais été entrepris en Belgique.

- Collecte du matériel.

Pour étudier le caryotype d'un animal, il est nécessaire d'obtenir des cellules en division. C'est le cas des lymphocytes véhiculés dans le sang qui, après stimulation dans un milieu de culture approprié se divisent activement.

Il sera donc nécessaire d'effectuer de nombreux prélèvements sanguins.

a. Sangliers.

Sur des animaux aussi farouches et puissants que les sangliers cela paraît très difficile, à moins de pouvoir les endormir. Cela nécessite, malheureusement, un matériel coûteux et les résultats ne sont pas toujours satisfaisants. Lorsqu'on utilise du Rombount, un tranquilisant qui agit au niveau du système nerveux central, on observe dans 10% des cas un effet contraire et les animaux sont alors plus agressifs. On peut éventuellement utiliser de la Succinyl Choline qui agit au niveau des jonctions neuromusculaires et paralyse l'animal.

Si la dose est trop forte, l'animal risque de mourir étouffé suite à une paralysie des muscles du diaphragme.

Dans ces conditions, je me suis limité à l'étude de jeunes animaux.

Les sangliers, très nombreux dans les parcs d'élevage, auraient pu servir de matériel d'étude. C'est malheureusement dans ces parcs que se trouvent des animaux douteux issus de croisements porc-sanglier. Peu d'éleveurs aussi m' auraient autorisé à contrôler leur élevage. Non pas que leur honnêteté puisse être mise en doute, mais comme je l'ai déjà mentionné les animaux issus de croisements porc-sanglier et qui sont recroisés durant quelques générations avec des sangliers, présentent un phénotype similaire à leurs congénères sauvages. Il est alors impossible de les distinguer.
Même si l'éleveur désire élever des animaux de pure race, il se peut que quelques hybrides aient été introduits, à son insu, dans son élevage.

Pour étudier des animaux sauvages, il m'a semblé préférable de me limiter à un parc à gibier de dimensions réduites (200 ha). Les sangliers de ce parc ont une double origine : 3 gros sangliers sauvages ont été enfermés un peu accidentellement lors de l'installation de la clôture. Une quinzaine de marcassins d'élevage ont aussi été introduits. Selon le propriétaire, ces animaux seraient de pure race. Comme il s'agit d'un homme averti, grand connaisseur du sanglier et soucieux de préserver son gibier, je le crois volontiers. Mon étude devrait permettre de le vérifier ! En 20 ans, 6 ou 7 gros mâles de la réserve de Han-sur-Lesse ont été réintroduits dans le parc.

Dans la mesure du possible, j'ai aussi essayé d'effectuer des prélèvements sur des animaux "libres". Malheureusement, à toutes les chasses auxquelles j'ai participé aucun sanglier n'a été abattu. Il m'a alors semblé plus prudent de poursuivre l'étude des animaux du parc à gibier décrit ci-dessus.

Les premiers prélèvements de sang ont été effectués sur de jeunes animaux repris dans les trappes avant la saison de chasse. Le poids des animaux varie entre 15 et 40 kilos grand maximum.

Le sang est prélevé au niveau du golf des jugulaires, ce qui n'est pas toujours facile car l'animal doit être maintenu fermement sur le dos, l'aiguille étant enfoncée entre l'épaule et le sternum. La veine n'est pas visible car elle est cachée par une épaisse couche de lard. Il faut donc enfoncer l'aiguille de quelques centimètres tout en évitant de toucher la carotide. L'animal doit donc être parfaitement immobile.

Je n'ai pas tellement eu de réussite pendant cette période. L'abondance de glands et un temps particulièrement clément ont singulièrement diminué les capacités de piégeage; les animaux trouvent largement de quoi se nourrir

dans le bois et ne sont pas attirés par le maïs destiné à les piéger. Les sangliers sont aussi très méfiants, les laies le sont d'autant plus qu'elles désirent protéger leurs jeunes marcassins; les reprises ne peuvent donc avoir lieu que pendant des périodes très limitées.

Par la suite, c'est lors de chasses, et donc sur des animaux morts, que les prélèvements ont été effectués. Les résultats sont cependant moins bons. Les raisons sont évidentes : pour étudier les chromosomes, il est nécessaire de disposer de cellules vivantes qui peuvent se diviser. Or, les prélèvements ne sont pas effectués directement après la mort de l'animal car il convient de respecter les consignes de prudence des chasseurs. Il m'était cependant possible entre deux battues d'effectuer quelques prélèvements. Le sang ainsi prélevé doit être gardé à température constante, il faut éviter de l'agiter et il est préférable de le mettre en culture le plus rapidement possible. Comme je participais avec les rabatteurs à la chasse, ces conditions ne sont pas toujours respectées. Enfin, les bêtes abattues sont vidées rapidement (avant que le boucher ne vienne les chercher), ce qui me laissait peu de temps.

Malgré la bonne volonté des personnes intéressées, le travail n'a guère été facile.

b. Porcs.

La prise de sang chez le porc pose également problème mais pour des raisons différentes. Le porc est sujet au stress et le simple fait d'immobiliser l'animal peut provoquer la mort par arrêt cardiaque. Aussi, il m'a semblé plus prudent de prélever le sang à l'abattoir lors de la saignée de l'animal. Le flot de sang peut cependant être contaminé par l'air ambiant et cette méthode ne donne pas entière satisfaction.

c. Sanglochons.

Les sanglochons sont le produit de croisements porc-sanglier. La recherche de ces animaux n'a pas été facile. Il est évident que les croisements porc-sanglier ne sont pas fréquents et, s'ils le sont, les propriétaires restent discrets quant à la nature et à l'origine de ces animaux qui sont généralement vendus comme sangliers.

Une étude déjà sommaire du phénotype permet, lorsqu'il s'agit de simples croisements porc-sanglier, de les distinguer. Les hybrides ont généralement un "cullard" plus prononcé, une teinte plus pâle et un corps plus allongé comme le porc. Les oreilles sont généralement pointées et le pelage est celui du sanglier, ce qui explique certaines confusions.

J'ai durant six mois, suivi un animal revendu (vivant) quatre fois ! Le dernier propriétaire, comprenant l'intérêt de mon travail, m'a très gentiment aidé. J'ai été très agréablement surpris par l'accueil et l'aide de toutes ces personnes parfaitement conscientes que les croisements porc-sanglier sont une gagure cynégétique. Mais comme la viande est bonne, les clients sont satisfaits... Et puis, il faut bien reconnaître que de telles pratiques m'ont été très utiles pour mon travail. Que ces personnes en soient vivement remerciées !

V.2. Techniques de culture des lymphocytes.

a. Généralités.

Pour étudier les chromosomes, il existe différentes techniques suivant le type de cellules qui est utilisé : fibroblaste, lymphocyte.

Nous détaillerons la technique utilisée pour le sang. Suivant les laboratoires, les modalités peuvent varier mais le principe reste toujours le même. Il consiste à stimuler "in vitro" les lymphocytes du sang circulant au moyen de phytohémagglutinine. Le temps de culture varie de 2 à 3 jours, puis on bloque les cellules en mitose avec de la colchicine. Une solution hypotonique dilate ces cellules. On fixe alors les chromosomes avec un mélange acide acétique/éthanol et on les étale sur une lame. Deux colorations sont fréquemment utilisées : les colorations à l'orcéine (routine pure) et la technique des bandes dont il sera question ultérieurement.

Deux précautions sont nécessaires :

- il convient de travailler stérilement car les contaminants éventuels inhibent la croissance des cellules en culture. Il est donc nécessaire de bien désinfecter, à l'alcool et à l'autoclave, tous les ustensiles et récipients qui serviront aux manipulations. Lors de la mise en culture du sang, il est préférable de travailler à proximité d'un bec bunsen ou sous une hotte à flux laminaire.

- Le transport au laboratoire doit se faire le plus rapidement possible. Si ce n'est pas le cas, on peut garder le sang hépariné un ou deux jours au frigo à température constante. Il faut aussi éviter d'agiter le sang.

Il m'est arrivé quelques fois de prélever le sang quatre heures après la mort de l'animal et de le garder 36 heures au frigo. On observe alors beaucoup moins de mitoses mais on parvient néanmoins à compter le nombre modal (le nombre modal est égal au nombre chromosomique le plus souvent rencontré sur la lame).

b. Description de la technique.

1. Mise en culture.

Le sang hépariné prélevé stérilement comme décrit ci-dessus, et conservé à 4°C est ensuite mis en culture. Le milieu nutritif utilisé est composé de :

- 2/3 TC 199 qui est une solution saline tamponnée et enrichie de vitamines et acides aminés, enrichie de 1/3 de sérum de veau foetal qui constitue le milieu nourricier nécessaire à la culture des cellules.

- PHA : phytoémagglutinine à raison de 0,1 ml pour 1,5 ml de milieu nutritif. la PHA a comme double propriété d'agglutiner les érythrocytes et donc de faciliter l'isolement des lymphocytes ainsi que de stimuler la division des lymphocytes (pouvoir mitogène).

- Pénicilline (2000 U:ml) : 0,1 ml pour 1,5 ml de milieu nutritif. L'emploi d'antibiotique a pour but de résorber les petites contaminations lors de la mise en culture.

- Héparine : (1Cc liquémine pour 4Cc d'H_2O dist.) 2 gouttes par tube.

Le milieu de culture est placé à 37°C qui est la température optimale pour favoriser les divisions cellulaires. La durée de culture est de 48 ou 72 heures.

2. Arrêt de la culture.

Trois à quatre heures avant l'arrêt de la culture, de la colchicine est ajoutée au milieu. La colchicine a la propriété de dissoudre les fuseaux en métaphase et donc d'empêcher la migration des chromosomes vers les deux pôles cellulaires. Il s'agit de bien doser la quantité et la durée d'action car la colchicine peut condenser les chromosomes, ce qui empêche la mise en évidence de belles bandes.

3. Solution hypotonique.

Un choc hypotonique est appliqué. En fait, il convient plutôt, en raison de la durée d'application, de parler de solution hypotonique. La solution hypotonique est constituée par le milieu dilué 4 fois. Le but est de dilater les cellules, ce qui permet une meilleure séparation des chromosomes lors de l'étalement. La durée d'incubation est de 20 minutes, puis le milieu hypotonique est éliminé par centrifugation. Il y a aussi possibilité d'utiliser une solution diluée de chlorure de potassium (K Cl).

4. Fixation.

Les cellules sont ensuites fixées par un mélange méthanol/acide acétique dans les proportions 3/1. Ce fixateur est ajouté d'abord goutte à goutte puis par ml. On répète deux fois cette opération avec une centrifugation

intermédiaire pour retenir les cellules dans le culot. Le surnageant est rejeté. Les cellules, lors de chaque fixation sont remises en suspension.

5. Etalement.

Après fixation, les lymphocytes sont étalés sur des lames. Ces lames sont propres, mouillées et froides ce qui assure un meilleur éclatement des lymphocytes et une bonne dispersion des chromosomes. Pratiquement les cellules sont remises en suspension et aspirées à l'aide d'une pipette pasteur, le contenu est coulé sur une lame tenue verticalement. Certains préfèrent laisser tomber la suspension liquide d'une hauteur d'une dizaine de centimètres. La lame est ensuite partiellement séchée à l'air, ce qui ramène les chromosomes dans un même plan. Une agitation énergique assure ensuite une bonne dispersion des cellules.
Le séchage peut-être complété par un rapide passage à la flamme.

6. Coloration.

- Les méthodes de banding : mécanismes.

Au début des années 70, la mise au point de nouvelles techniques de coloration des chromosomes par banding a permis une étude plus fine et détaillée du caryotype.
Généralement empiriques, les mécanismes impliqués ne sont pas encore connus. Aussi, je me limiterai à une description sommaire et donc incomplète de ces techniques. Toutefois, leur reproductibilité est telle que la mise en évidence des bandes permet des progrès. L'apparition des bandes chromosomiques est toujours liée au prétraitement(qui précède la coloration)que l'on fait subir aux chromosomes. Sans ces traitements, les chromosomes sont colorés uniformément. Il convient donc d'étudier l'action du colorant puis du prétraitement.

- Coloration au giemsa.

Le giemsa est un mélange de différents colorants tels que : bleu de Méthylène, Azur d'eosine, Azur de Méthylène en solution. Ces colorants sont des molécules planes chargées positivement qui interagissent donc avec les groupes phosphates négatifs du DNA. (Commings, 1978)

Lors de la fixation du colorant, il y a un changement d'absorbance du colorant vers les basses longueurs d'ondes. La coloration bleu clair (650 mm) s'assombrit en bleu-noir (569 mm). En présence d'éosine, le phénomène de métachromasie s'accentue encore jusque 550 mm et améliore ainsi la coloration.

- Bandes G.

Puisque les bandes G correspondent plus ou moins aux chromomères des chromosomes méiotiques, on pense généralement qu'il s'agit d'une simple mise en évidence de ces chromomères bien que le mécanisme ne soit pas encore connu.

L'emploi de trypsine dans le prétraitement suggère un mécanisme de dénaturation protéinique. Des chromosomes traités à la trypsine et étudiés au microscope électronique présentent des bandes similaires mais moins marquées qu'après coloration. Les bandes correspondent sans doute à un réarrangement des fibres de chromatine. Le giesma accentue le banding. Les régions non colorées sont dues à une moindre quantité de DNA et aussi probablement à une moindre accessibilité du DNA présent. Les protéines dénaturées par la trypsine recouvrent les groupements phosphatés disponibles, ce qui empêche la fixation du colorant.

L'inconvénient de cette technique de banding, est que si on laisse agir la trypsine quelques secondes de trop, les chromosomes sont "digérés" et il est difficile de les déterminer.

Les bandes G mettraient en évidence les régions riches en A-T comme le montrent des études in vitro sur séquences d'ADN contrôlé.

Les bandes G peuvent aussi être obtenues par dénaturation de l'ADN par la chaleur (60°C).

Plus récemment, une nouvelle technique a été mise au point par le Père Lichtenberger. Elle consiste en une dilution du Giemsa dans une solution appropriée :

- Eau distillée : 100 ml
- Citrate de potassium: 2 gr
- Urethane : 1 gr
- Chlorure de sodium : 0,25 gr
- Eosine : 0,8 ml

puis on colore à la lame durant 2,5 minutes, ce qui simplifie le protocole expérimental. Le mécanisme est cependant loin d'être connu.

- Bandes C.

Ce système révèle l'hétérochromatine constitutive des chromosomes au niveau des centromères.

Le prétraitement consiste à :

- incuber dans 0,07 ml NaOH pendant 2 minutes, ce qui provoque la dénaturation du DNA.

- Divers traitements à la solution saline de citrate (0,30l NaCl⁻ 0,03 citrate de trisodium) à 66°C pour la nuit.

Diverses interprétations sont possibles :

- la dénaturation au Na OH est suivie d'une renaturation d'autant plus rapide que les séquences de DNA sont petites et répétitives, ce qui semble être le cas de l'hétérochromatine constitutive. La coloration se fait préférentiellement à ce niveau.

- Il se pourrait aussi qu'une très grande condensation de l'hétérochromatine rende le DNA plus résistant à la dénaturation et se colore plus fortement.

- L'hypothèse la plus probable, est que le traitement provoque l'extraction de "non band DNA" et la retention de "C band DNA". Cela semble confirmé par étude au microscope électronique et marquage avec des radioisotopes où l'on remarque une perte d'environ 60% de DNA.

L'interaction de DNA (non extrait) avec les protéines de la matrice nucléaire explique la résistance de l'hétérochromatine constitutive à l'extraction durant la technique de mise en évidence des bandes C.

- Bandes Q.

La moutarde de quinacrine est un agent alkylant et fluorescent. En général, les séquences d'ADN riches en A-T augmentent la fluorescence ce qui suggère que les bandes Q sont spécifiques à ces séquences.

La grande simplicité des techniques de bandes Q rend le mécanisme très difficile à analyser. Les préparations chromosomiques sont simplement incubées dans une solution aqueuse contenant le colorant, ensuite elles sont lavées et examinées au microscope à fluorescence.

La quinacrine se fixerait directement au DNA. Des interactions DNA-protéines peuvent être impliquées dans la production de bandes en raison de leur très grande similitude avec les bandes G. La composition en bases a aussi un rôle important. Ainsi, un changement de la combinaison en bases le long du chromosome d'à peine 6% en A-T est suffisant pour induire environ 50% de variation de fluorescence !

- Bandes R.

Les bandes R ou reverse banding sont ainsi appelées car le modèle de banding observé est l'inverse des bandes G.

Cette méthode met en évidence les télomères des chromosomes et permet ainsi de détecter facilement les délétions chromosomiques ou autres anomalies affectant les segments distaux des chromosomes.

Différentes méthodes sont utilisées :

- dénaturation ménagée : . traitement à haute température
. traitement à faible pH

C'est cette méthode qui a été utilisée pour l'étude des chromosomes du porc et du sanglier. Les lames sont placées pendant une heure dans un tampon phosphaté 20 mM à pH 6-5 et à 87°C pendant 10 minutes. Elles sont ensuite refroidies à l'eau courante puis elles sont colorées pendant 25 minutes au Giemsa à pH 6-7. Les préparations rincées dans une solution tampon Sorensen sont montées au DPX. (Dutrillaux, 1974)

Différents facteurs accélèrent la vitesse d'apparition des bandes R :

- l'acidification du milieu de dénaturation, ce qui est sans doute à mettre en rapport avec l'influence des protéines acides en fonction de leur point isolélectrique.

- Une plus longue durée de fixation et le vieillissement des préparations.

- La dilution du milieu de dénaturation. Une forte concentration ionique pourrait sans doute protéger partiellement la structure chromosomique.

On remarque en changeant le pH, la température, la durée du traitement que les bandes G remplacent les bandes R et vice-versa, ce qui suggère que les mécanismes des deux techniques sont sans doute similaires et impliquent des rapports ADN-protéines. (Sehested, 1974)

- Acridine Orange.

Les lames préparées sont traitées dans un tampon phosphaté à 85°C (pH 6-5) pendant 10 à 30 minutes et sont ensuite colorées avec de l'acridine orange puis observées au microscope à fluorescence. (Verma, 1976)

Il semble que l'acridine orange émette une fluorescence vert pâle quand elle est combinée avec une double hélice de DNA, tandis que la fluorescence est plus vive et plus colorée avec de simples chaînes de DNA.

Les prétraitements auraient comme conséquence de dénaturer les séquences d'ADN riches en séquences G-C des bandes R et de laisser les séquences de DNA riches en A-T des bandes G dans une configuration native.

- bandes R produites par DNase I digestion de chromosomes colorés avec Chromomycine.

Ces bandes ont été produites sur des chromosomes humains en "digérant" les chromosomes étalés avec la désoxyribonucléase I pancréatique en présence d'un excès de chromomycine A_3 suivi par unecoloration au Giemsa. la structure du banding correspond à celui obtenu par fluorescence avec la Chromomycine A_3. (Schweitzer, 1977)

La Chromomycine se fixe préférentiellement sur les séquences d'ADN riches en G-C et les protège ainsi de l'action de la DNase I.

Cette technique est plus avantageuse car la fluorescence de la Chromycine A_3 pâlit rapidement tandis qu'une coloration au Giemsa est beaucoup plus stable.

7. Techniques d'observation : microscopie et photographie.

Les préparations après coloration sont observées au microscope. En parcourant la préparation au faible grossissement (objectif 10 x, oculaire 10 x), on repère les mitoses. Ces mitoses sont alors examinées à un grossissement supérieur, afin de vérifier si elles conviennent à l'étude désirée. (pas de chromosomes qui se chevauchent, bandes bien visibles).

Les nombreuses centrifugations et surtout le choc hypotonique peuvent faire éclater les membranes, avec pour conséquence la perte d'un ou plusieurs chromosomes d'une mitose ou l'addition dans une mitose voisine.

Pour les numérotations de chromosomes, il est donc nécessaire de compter plusieurs mitoses : 15 mitoses sont observées en général.

Les mitoses choisies sont photographiées en utilisant un objectif à immersion de grossissement 100 x. Le film employé est un film Kodak "high contrast copy HC 135-36" à haut pouvoir de résolution, ce qui permet de capter tous les détails des bandes sur les chromosomes.

L'utilisation d'un contraste de phase, donne un fond noir sur le négatif et donc un fond très clair sur le positif, ce qui augmente la netteté des bords des chromosomes.

Les photos sont agrandies 4 fois, ce qui produit au total un agrandissement de 4000x (oculaire 10 x, immersion 100 x, photo 4 x).

8. Classement des chromosomes.

Toutes les observations des chromosomes s'effectuent à partir des agrandissements photographiques. Les chromosomes sont découpés et classés par paires (les deux chromosomes homologues sont identiques). Le classement se fait en fonction de la position centromérique et par ordre décroissant de taille.

Ecologie
FUN
Animale



Photo 1



Photo 2

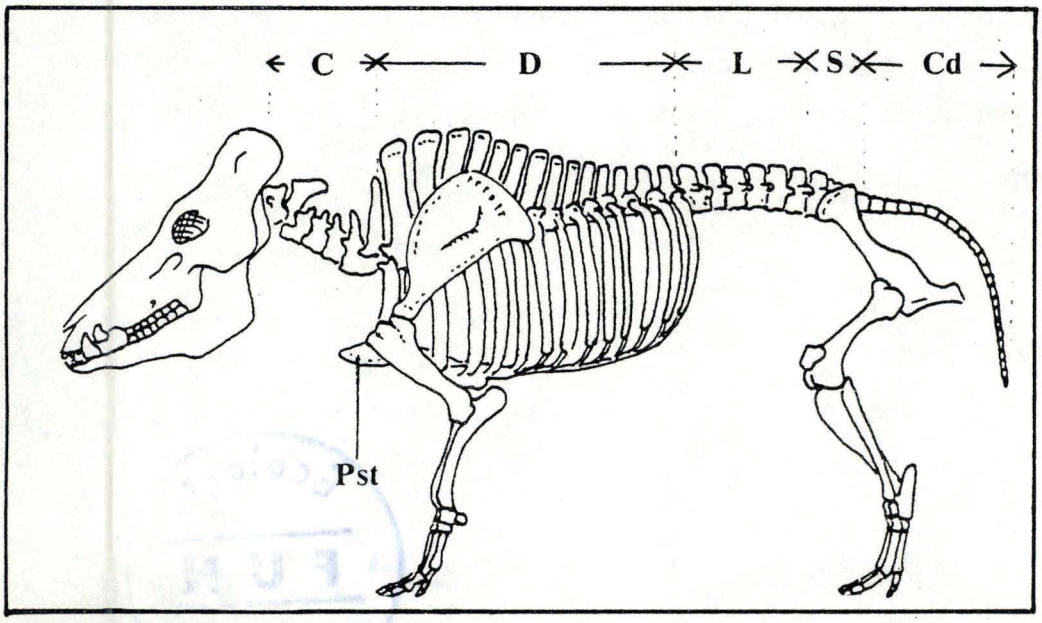


Figure 21 : Squelette du sanglier Sus scrofa scrofa.
C. vertèbres cervicales - Cd. vertèbres caudales - D. vertèbres dorsales - L. vertèbres lombaires - Pst. prosternum - S. vertèbres sacrées.

Remarquer le développement important des apophyses des vertèbres dorsales. (Marion, 1982)

V.3 Présentation des résultats.

a. Les sangliers.

Dix-huit sangliers ont été étudiés. Quatorze proviennent d'un parc à gibier de la région de Rochefort. Le parc et les animaux qui s'y trouvent ont été décrits précédemmment. (revoir matériel et méthode). Trois autres sangliers proviennent d'un élevage de la région d'Arlon. Un marcassin de la réserve de Han-sur-Lesse a aussi été caryotypé.

Tous ces sangliers ont 2n = 36 chromosomes. Aucune anomalie de structure des chromosomes n'a été observée.

Il me semble intéressant, avant de présenter une étude détaillée du caryotype en bandes R, de décrire le phénotype du sanglier ardennais. Les hybrides porc-sanglier présentent un phénotype très similaire et, parfois, quelques détails seulement permettent de les distinguer de"vrais sangliers" (Sus scrofa scrofa 2n = 36). Cette description facilitera donc la compréhension de l'exposé.

1 Description du phénotype.

Tous les animaux étudiés ont le phénotype caractéristique du sanglier. Il ne m'a pas été possible de les photographier car :

- les reprises de gibier dans les trappes se font tard le soir (20H00-21H00) or je ne disposais pas du matériel nécessaire pour photographier ces sangliers dans l'obscurité.
- Durant les chasses auxquelles j'ai participé comme rabatteur, il était impossible de photographier les animaux en fuite. Et quand ils étaient abattus puis vidés, les photos ne rendaient plus correctement les particularités phénotypiques du sanglier.

Dans ces conditions, j'ai dû me résoudre à photographier un sanglier d'un parc de la région de Barvaux en Condroz. (Cfr. photos 1, 2). Le phénotype de cet animal correspond parfaitement aux descriptions recueillies dans différents ouvrages (MARION, MAUGET). Il m'a cependant été impossible d'étudier le caryotype de ce sanglier (refus du propriétaire).

La photo de profil montre clairement :

- le pelage relativement clair en été et qui après la mue d'automne sera plus abondant et plus foncé (couleur noire).
- Le poitrail puissant de l'animal ,
- le dos n'est pas droit comme chez le porc, mais présente une bosse bien caractéristique du sanglier (développement important des apophyses des vertèbres dorsales). Sur cette bosse, on distingue une crête de soies bien visible. (Cfr. figure 21)

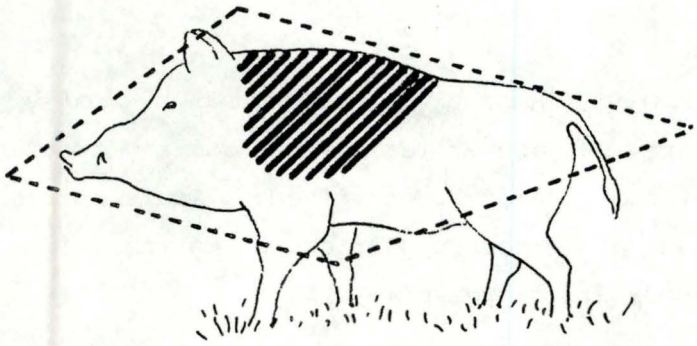


Figure 22

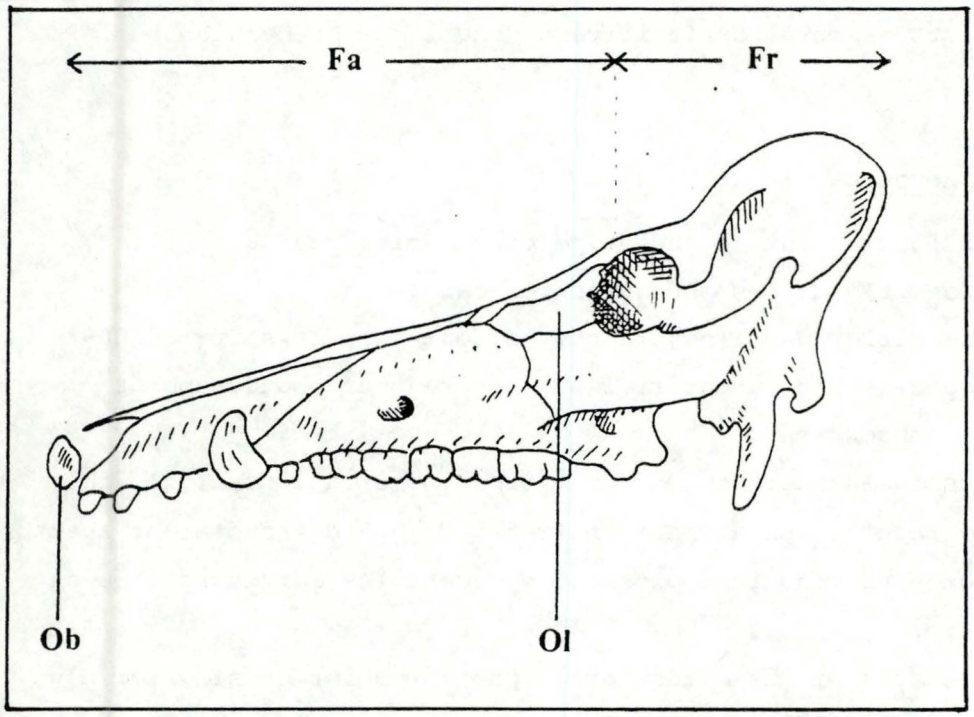


Figure 23 : Crâne de sanglier Sus scrofa scrofa.
Fa. partie faciale - Fr. partie frontale -
Ob. os du boutoir - Ol. os lacrymal.
(Marion, 1982)

lorsque les sangliers combattent : les soies se dressent et le sanglier paraît alors plus imposant,

- la cuisse est bien droite.

Globalement on remarque que le sanglier s'inscrit dans un trapèze. (cfr. figure 22).

- La tête (hure) est de forme triangulaire quand on la regarde de profil.
- Le crâne présente un développement important de la partie faciale qui est rectiligne alors que la partie frontale est bombée (Cfr. figure 23).
- Chez le mâle, on distingue les canines (grès pour les supérieures et défenses pour les inférieures) qui sortent latéralement et qui sont dirigées vers le haut. Ces canines croissent de façon continue et elles sont donc de plus en plus apparentes avec l'âge.

Comme la plupart des animaux, le phénotype du sanglier varie en fonction de l'âge et du sexe :

- les marcassins naissent avec une livrée rayée très caractéristique qu'ils gardent jusqu'au cinquième ou sixième mois (Cfr. photo 3).



Photo 3.

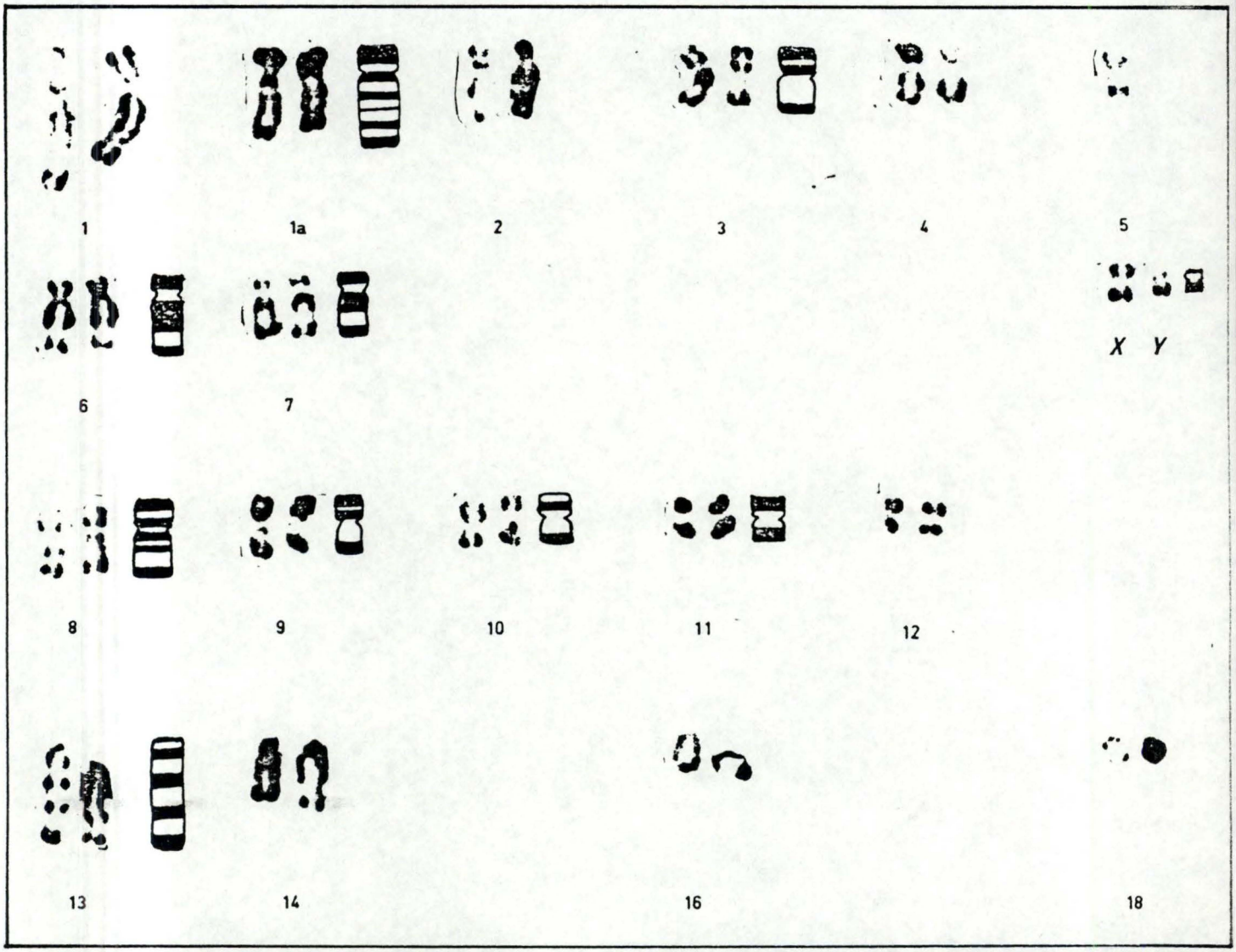
- Le pelage prend ensuite une teinte uniformément rousse jusqu'à la deuxième année, d'où son nom de bête rousse.
- La troisième année, il prend la couleur sauvage, noir en hiver et gris foncé l'été.
- Les femelles (laies) sont généralement plus petites et le poitrail est moins développé que chez le mâle. Les canines ou crocs croissent de façon continue comme chez le mâle, mais elles se développent beaucoup moins et sont donc moins visibles.

2. Description du caryotype.

Tous les sangliers étudiés ont 2n = 36 chromosomes. Pour décrire ces chromosomes, différents classements ont été proposés. Nous avons pris comme base



Photo 4 et photo 4 bis.



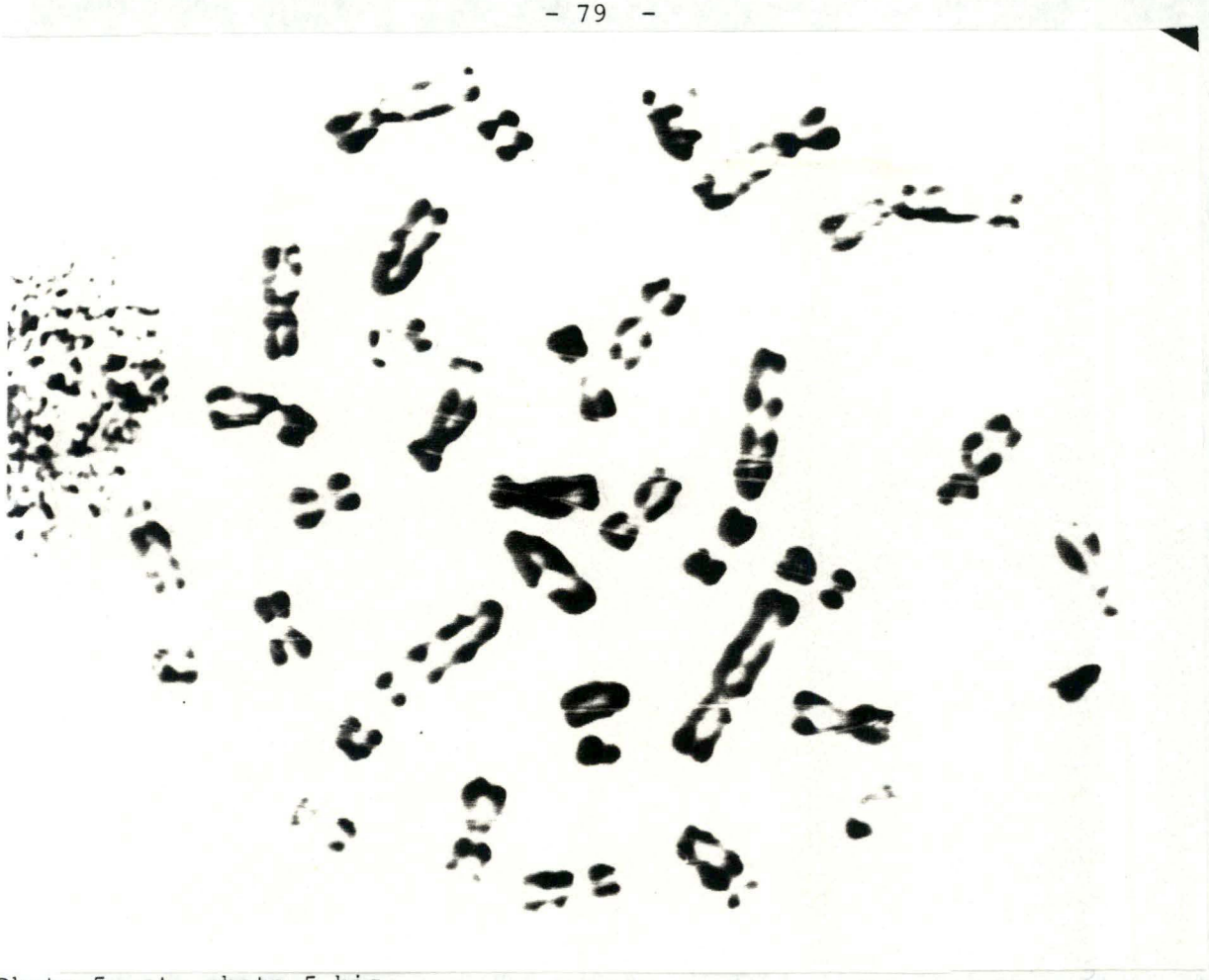


Photo 5 et photo 5 bis

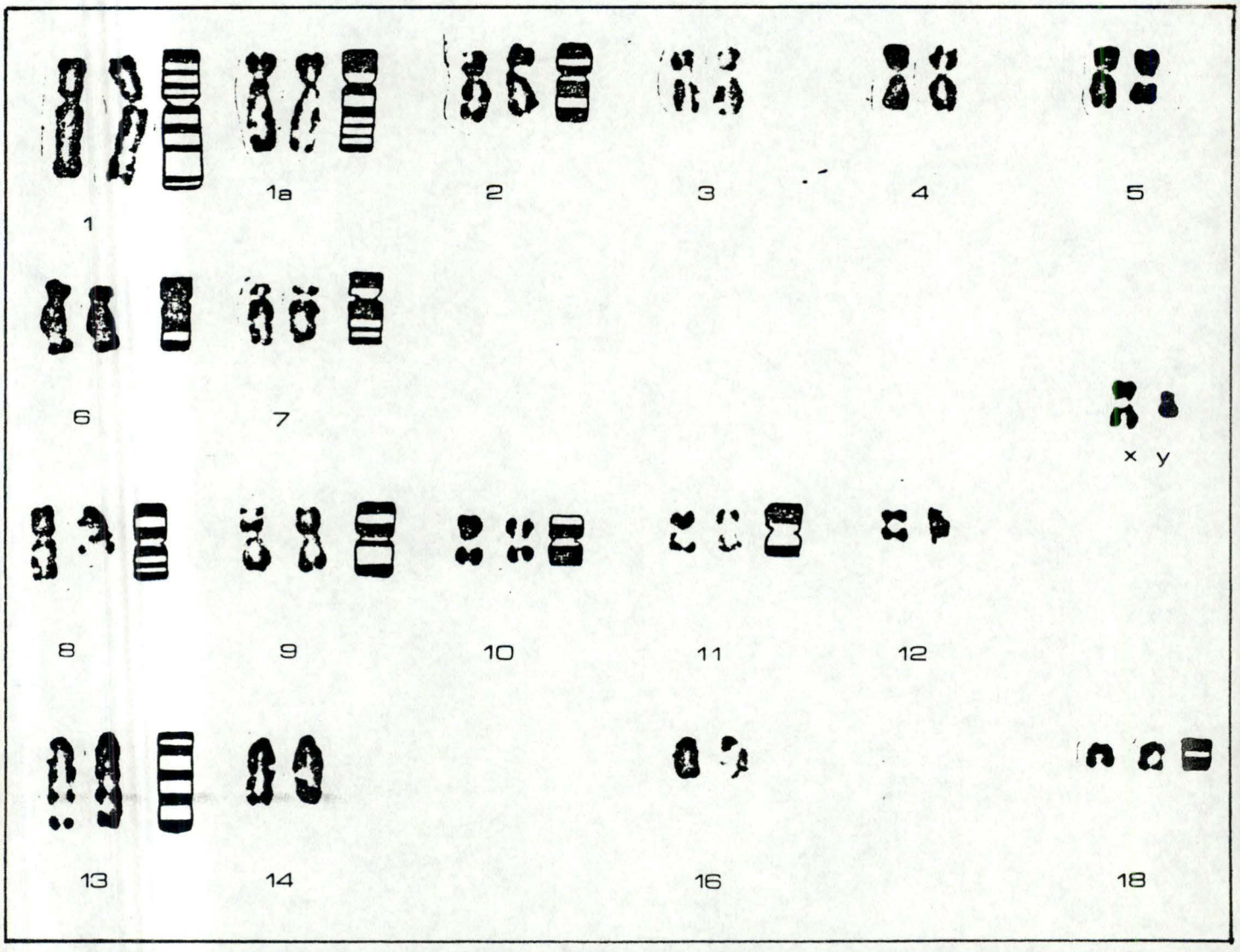




Photo 6 et photo 6 bis.

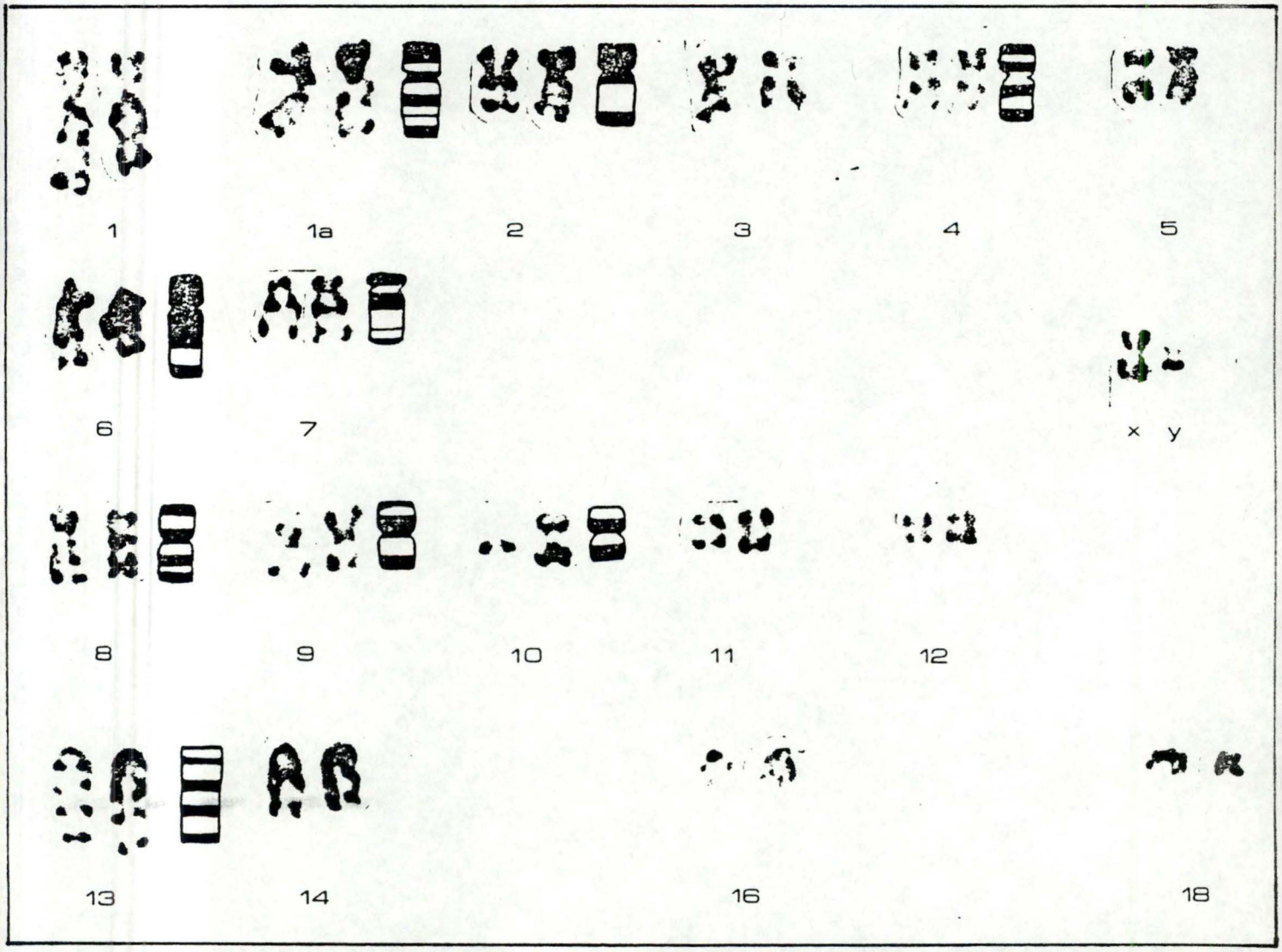
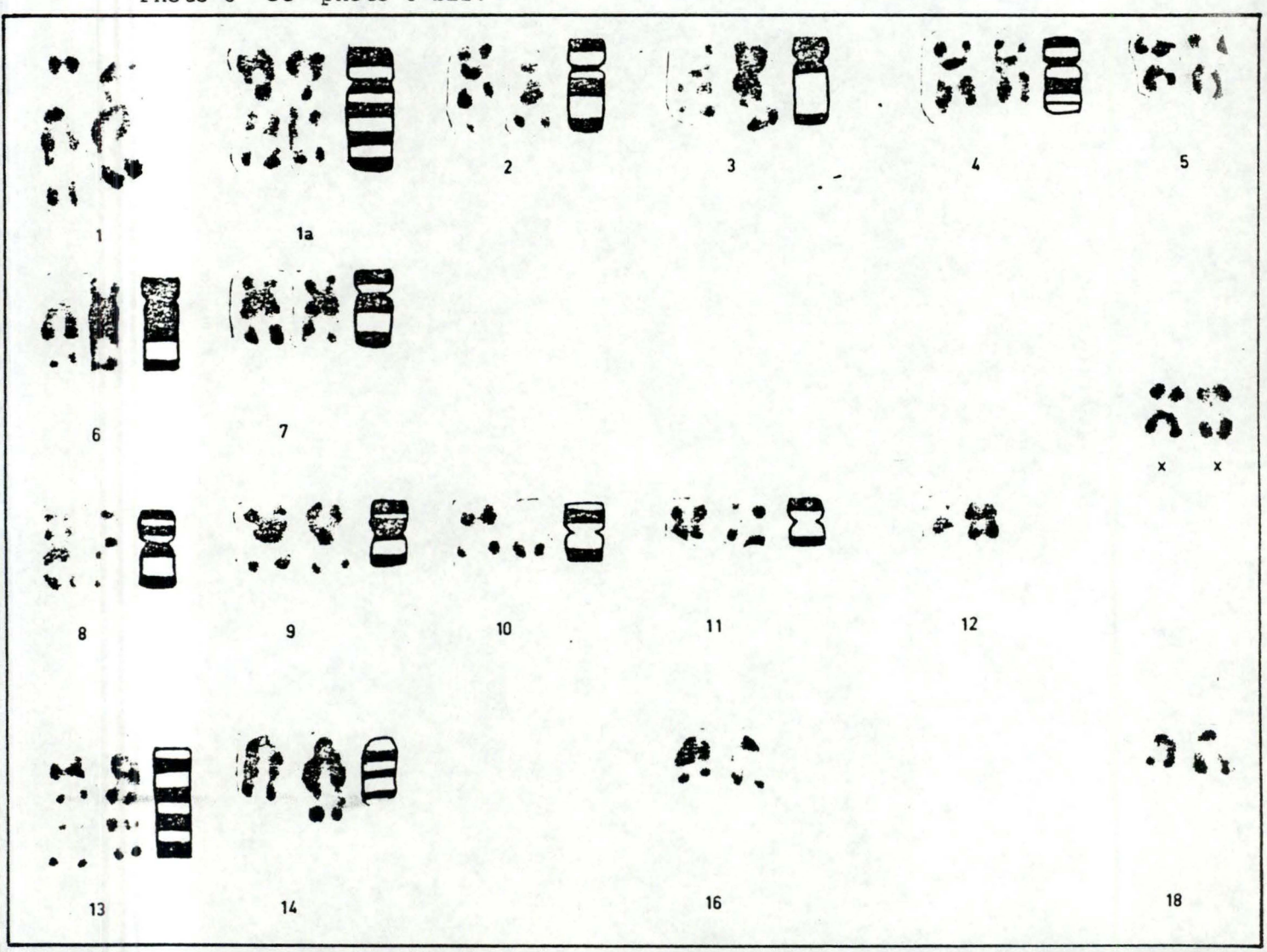




Photo 7.



Photo 8 et photo 8 bis.



de travail le classement utilisé par Gustavsson (1976) et Hansen (1980) :

- la première rangée est composée de chromosomes submétacentriques.
- la seconde rangée est composée de chromosomes subtélocentriques.
- La troisième rangée est composée de chromosomes métacentriques.
- La quatrième rangée est composée de chromosomes télocentriques.

Dans chaque rangée les chromosomes sont classés par ordre de taille décroissante.

En comparant les différentes photos (de 4 à 8), il est possible de décrire le détail des bandes de presque tous les chromosomes.

Les paires chromosomiques suivantes sont faciles à identifier (Cfr photos bis) :

- paire n°1 qui est la plus grande,le banding est bien visible sur la photo 5bis.
- paire n°1a . Les télomères des bras courts (p) sont bien marqués. Une bande centromérique et quatre autres bandes situées sur le bras long sont bien visibles aussi (Cfr. photo 8bis).
- paire n°2 qui présente un banding très semblable aux paires n°6 et 7 (photo 5bis). On ne risque cependant pas de les confondre car les paires n° 6 et 7 sont nettement subtélocentriques.
- La paire n°3 est facile à reconnaître sur la photo 4bis car il n'y a qu'une seule bande (terminale sur les bras longs). On retrouve un peu le même type de banding sur les chromosomes n°9 de cette même photo.
- Les paires n°6 et 7 : les chromosomes sont subtélocentriques.Une bande claire très tranchée est visible sur les bras longs de ces deux paires chromosomiques. Une différence de taille permet cependant de distinguer ces chromosomes.
- les paires n° 9, 10 et 11 sont nettement métacentriques et ont des dimensions très différentes.
- Le chromosome Y est le plus petit chromosome métacentrique.
- La paire n°13 : ce sont les chromosomes télocentriques les plus grands de la série. Les 5 bandes sont bien visibles sur les différentes photos.
- Les paires n°14, 16 et 18 ne présentent pas un excellent banding mais comme les dimensions de ces chromosomes sont différentes , il est relativement facile de les reconnaître.

Les paires chromosomiques n°3, 4, 5 et 8,9,10 sont parfois difficiles à distinguer car les bandes ne sont pas toujours bien visibles et la taille mais aussi la forme de ces chromosomes sont parfois très similaires. Le classement de ces chromosomes sur les photos n° 5bis et 8bis n'est que très approximatif.

Le chromosome X est très difficle à identifier car le banding est très

pauvre. Cependant, comme pour tous les chromosomes en général, les télomères sont bien mis en évidence.

Le chromosome Y,(le plus petit métacentrique) présente un banding très caractéristique visible sur les photos 4bis et 6bis : une bande très foncée couvre le bras long (q) tandis qu'une fine bande distale est visible sur le bras court (p).

Quelques différences mineures permettent parfois d'identifier certains chromosomes. C'est ainsi que la bande du petit bras du chromosome 11 est terminale alors qu'elle semble plus centromérique pour le chromosome 10.

Suivant l'allongement des chromosomes, il est possible de distinguer un nombre variable de bandes. C'est ainsi qu'on distingue trois bandes très nettes sur le bras long (q) du chromosome 8 sur la photo 5bis contre deux seulement sur la photo 8bis. Il en est de même pour le chromosome 1a. Sur la photo 6bis on distingue trois bandes sur le bras long dont une intermédiaire est très fine et à peine identifiable. Par contre, sur la photo 8bis, ces trois bandes ainsi que la bande centromérique apparaissent très clairement. Le chromosome 1a est ainsi bien identifié.

En général, il est possible de distinguer un plus grand nombre de bandes sur des chromosomes allongés comme en prométaphase. L'emploi de Budr qui s'intercale dans la structure moléculaire des chromosomes, permet aussi d' obtenir des chromosomes allongés avec de nombreuses bandes. L'allongement des chromosomes ne doit pas être excessif: j'ai eu l'occasion d'observer de très longs chromosomes sur certaines lames mais le banding était cependant de mauvaise qualité car l'allongement des chromosomes avait provoqué l'effilochage de la chromatine constitutive.

En variant le temps d'impression des photos, il est possible d'accentuer le contraste des bandes de certains chromosomes. C'est ainsi que sur la photo 5bis certaines bandes n'apparaissent que discrètement notamment sur les paires de chromosomes 1, 2, 14 par contre, en diminuant le temps d'exposition on éclaircit les photos et le banding apparaît plus distinctement.

Même en optimalisant la technique (microscope à contraste de phase, filtre de couleur, variation du temps d'impression des photos) les paires chromosomiques 15, 12, 16 ne présentent pas de banding bien caractéristique. Seules la taille et la forme permettent de les distinguer. Mais pour le chromosome 5 ces critères ne sont pas suffisants car il est possible de les confondre avec les chromosomes 9 et 10.

Il faut aussi se méfier des différents artéfacts techniques comme par exemple la superposition de chromosomes ou la réfringence provoquée par de petites bulles d'air coincées entre la lame et la lamelle, peuvent éventuellement fausser l'interprétation du banding. C'est pourquoi il est intéressant de comparer différentes photos.

Quelques lames ont aussi été colorées à la quinacrine puis elles ont été observées au microscope à fluorescence. Les chromosomes apparaissent en clair sur fond noir alors que pour les bandes R, c'est l'inverse. Le contour des chromosomes est très net, ce qui met bien en évidence la forme de ces chromosomes (cfr. photo 9).

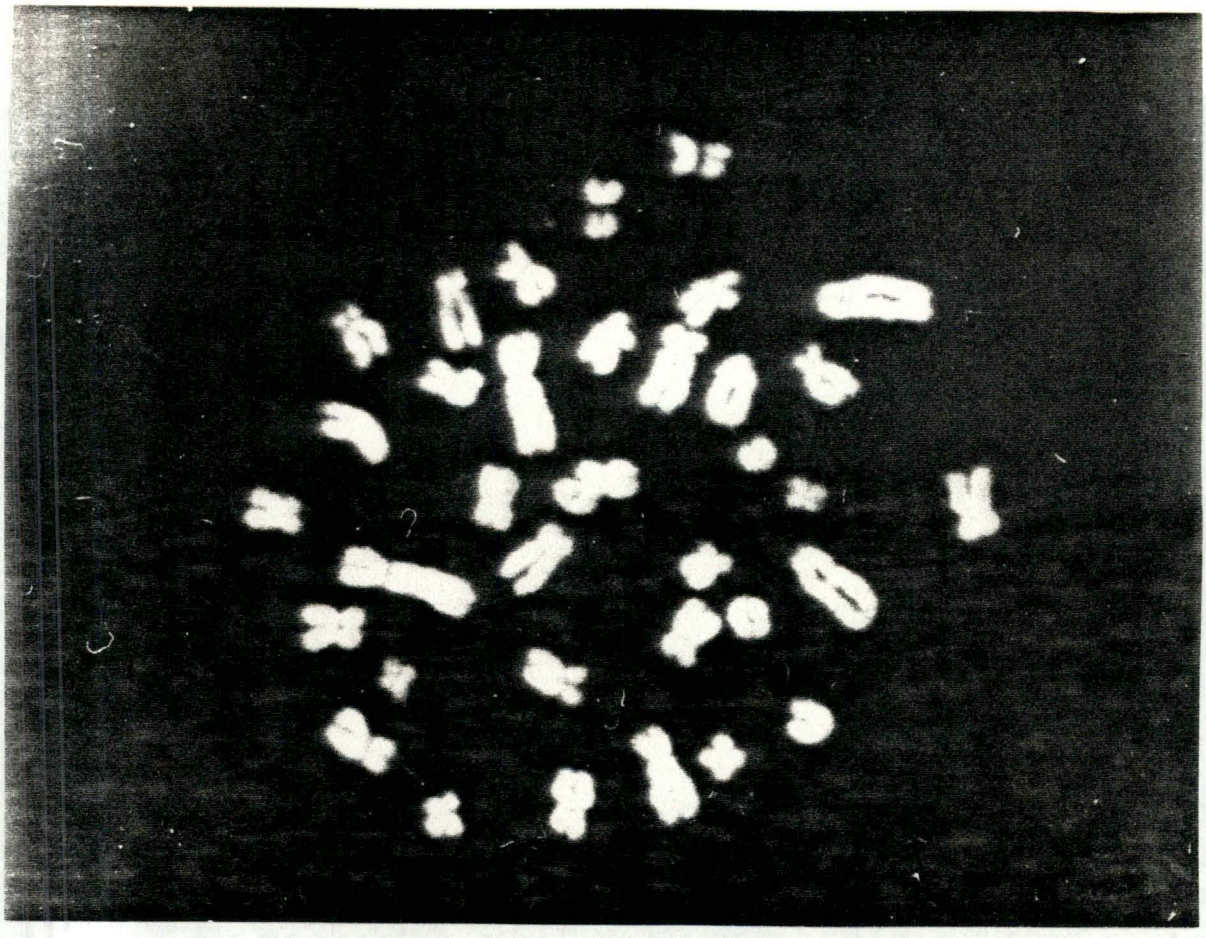


Photo 9



Photo 10

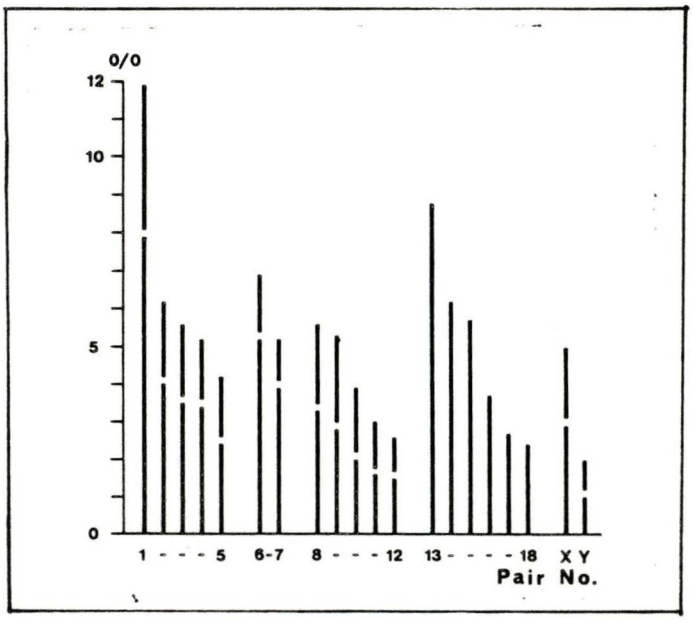


Figure 24 : Idéogramme du porc domestique selon le système préliminaire à la Reading Conference (1976)

(Hansen, 1980)

b Les porcs.

Dix porcs de race belge (7 landrace et 3 piétrains) ont été étudiés. Ils ont tous 2n = 38 chromosomes. Aucune anomalie chromosomique n'a été observée mais comme les bandes sur les chromosomes ne sont pas d'excellente qualité, il n'a pas été possible d'étudier avec beaucoup de finesse le caryotype de ces animaux. Puisque des translocations ont été décrites et que celles-ci entraînent une réduction de fertilité il aurait été intéressant d'étudier systématiquement les élevages porcins et les différents centres de reproduction en Belgique. Ceci n'a pu être réalisé par faute de temps, mais à l'avenir ce serait un excellent sujet de mémoire !

1 Description du phénotype.

Le phénotype du porc est très différent de celui du sanglier (Cfr.figure 20):

- Le corps est plus long et moins trapu,
- le dos est plat,
- chez certaines races (piétrain et landrace) il n'y a pas de soies mais le poil de bourre est présent,
- le cullard est plus développé (en particulier chez le piétrain),
- la tête a un profil concave bien visible de face. Le groin est court et il y a une cassure nette entre les parties frontale et faciale du crâne.



Les oreilles sont pointées chez le large white ou pendantes comme chez le landrace.

2 Description du caryotype.

Bien que le sang de porc ait été préparé avec le même soin que celui des sangliers, les bandes observables sur les chromosomes étaient de très mauvaise qualité. Même sur les chromosomes allongés (Cfr. photo 10) le résultat n'était pas meilleur.

On a donc classé les chromosomes en fonction de leur taille et de leur forme. (Cfr. figure 20) Ces critères sont très relatifs mais comme la métaphase était de bonne qualité (excepté pour le banding) cela n'a pas posé trop de difficultés. Les paires chromosomiques n°1, 2, 3, 6, 7, 11, 12, 13 sont faciles à reconnaître. Les paires n° 8,9, 10 et le chromosome X peuvent facilement être confondus car les différences de taille entre ces chromosomes ne sont pas très nettes. Il en est de même pour les chromosomes 14 et 15, 17 et 18, 4 et 5. L'apport du banding a donc été nécessaire pour distinguer

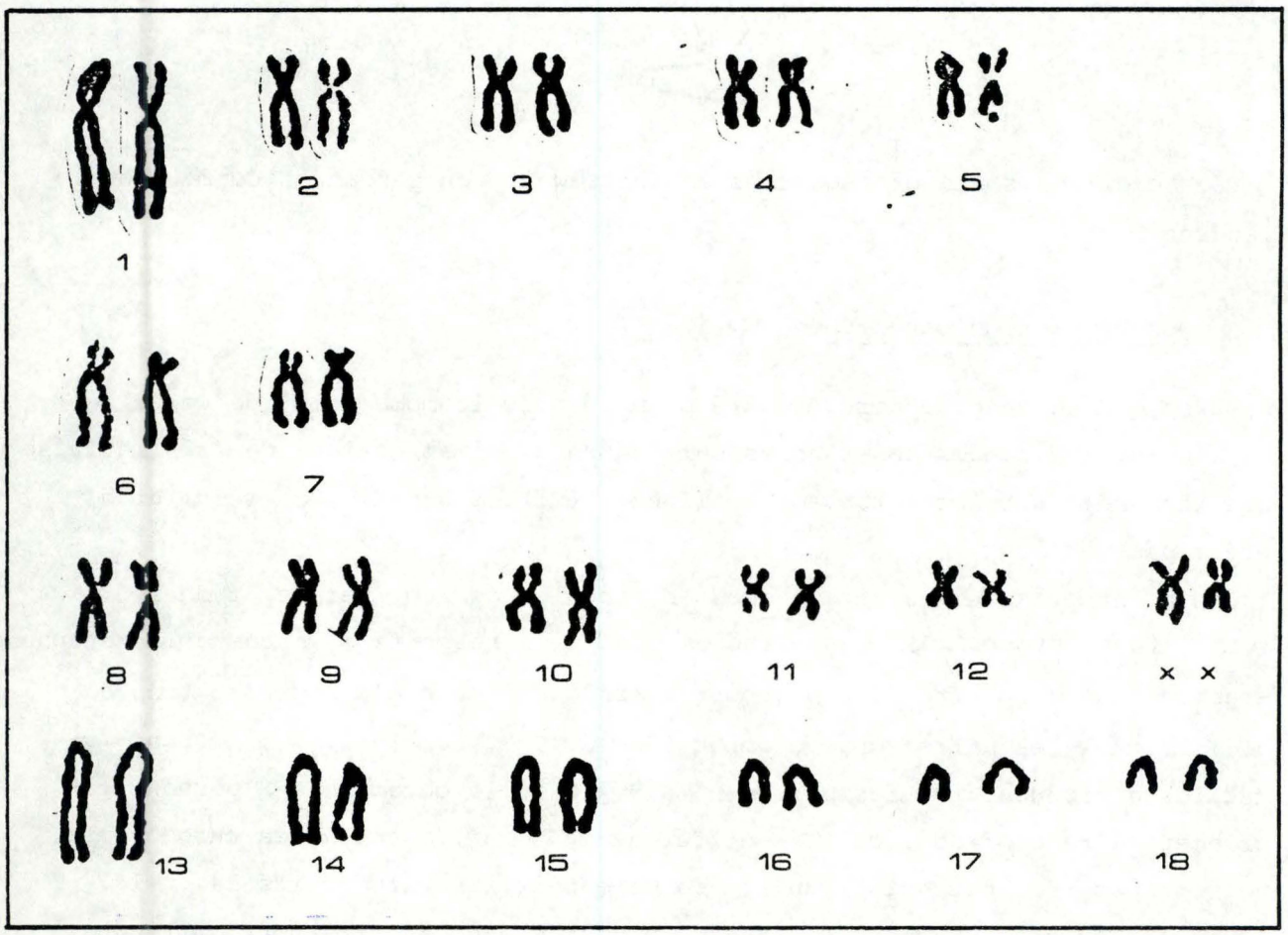


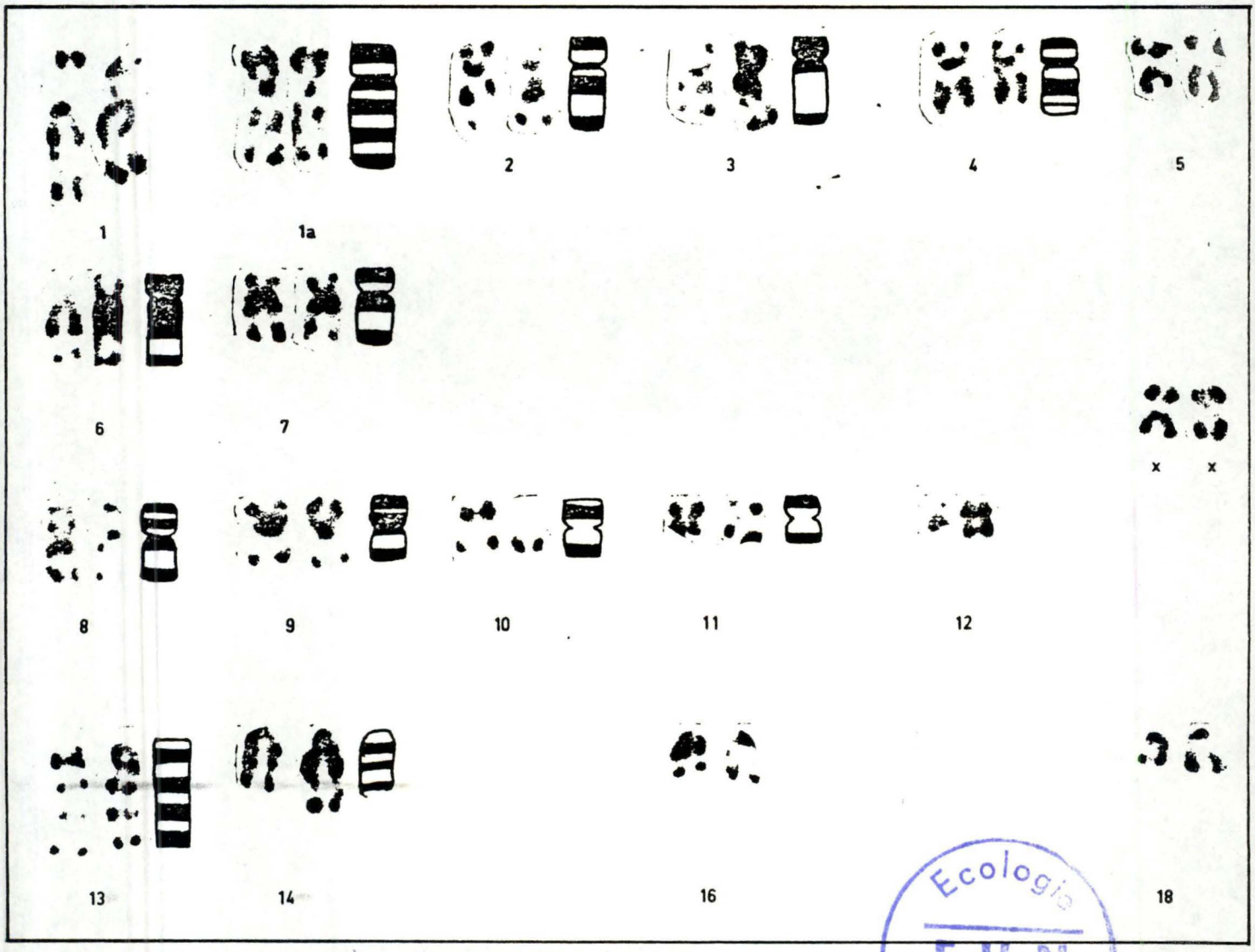
Photo 10 bis ? Pour

chaque paire chromosomique.

On remarque, en comparant les photos 10bis et 8bis la grande similitude entre le caryotype du porc et du sanglier. Il est cependant impossible de préciser la nature de la fusion robertsonienne impliquée dans la réduction du nombre de chromosomes de 38 à 36. En comparant la longueur des différentes paires chromosomiques, on remarque que ce sont les paires 14 ou 15 et 17 ou 18 qui correspondent le mieux au chromosome 1a.

L'étude des chromosomes d'un hybride à 2n = 37, hétérozygote pour la translocation en question, nous apportera plus de précision à ce sujet, à condition que les bandes soient de bonne qualité.

Puisque dans la littérature, (Bosma, Popescu) on signale que les chromosomes du porc et du sanglier sont identiques quelque soit le banding utilisé (bande R, G, Q), je n'ai pas cru bon d'approfondir l'étude du carytotype du porc et j'ai préféré me concentrer principalement à l'étude des sangliers et des sanglochons.



? Photo 8 bis. Sanglier ?

Ecologie FUN Animale



Photo 11

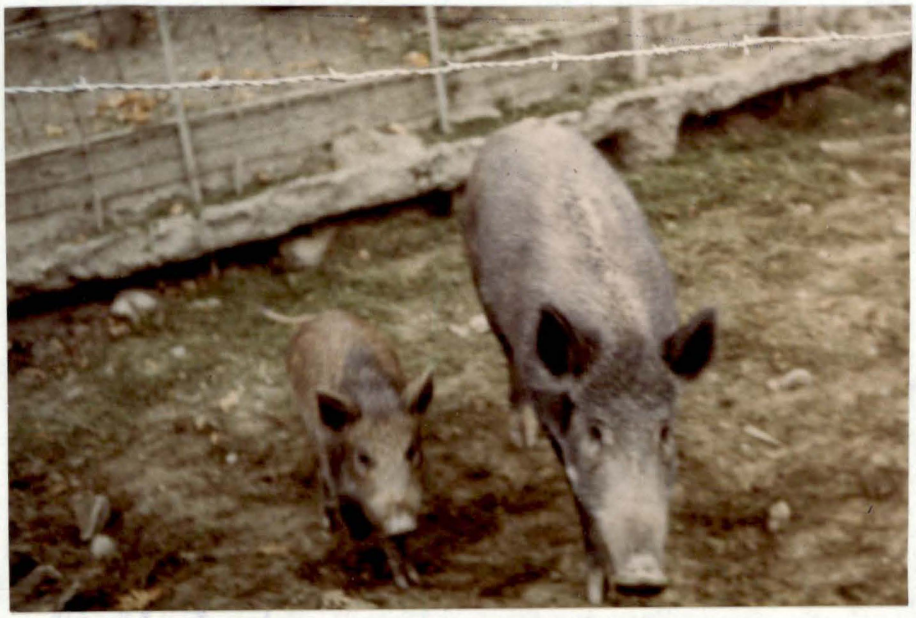


Photo 12

c. Les sanglochons.

Les sanglochons sont le produit de croisements porc-sanglier. Ces hybrides sont fertiles et il est donc possible d'en étudier la descendance.
Pour simplifier l'exposé, j'appelerai sanglochon tout animal issu de croisements porc-sanglier qu'il soit de première génération ou des suivantes.
Dans la limite du possible cependant, j'essayerai de préciser l'origine généalogique de ces sanglochons.

Après de longues et patientes recherches j'ai enfin pu retrouver et ensuite caryotyper quelques hybrides. Je ne préciserai pas l'endroit exact où se trouvent ces animaux car les propriétaires les revendent généralement comme sangliers et je ne désire pas faire de tort à toutes ces personnes qui m'ont si aimablement aidé dans mon travail.

Pour clarifier l'exposé, je présenterai le caryotype et le phénotype de chaque groupe d'hybrides séparément.

Premier groupe I :

Le premier sanglochon que j'ai pu observer (juillet 85) provient d'un élevage de la région de Han-sur-Lesse. Le propriétaire n'a pas pu me préciser de quels types de croisements provenait cet animal. Les croisements ont été effectués en France puis les animaux ont été exportés en Hollande et en Belgique où de nouveaux croisements avec des sangliers ont eu lieu.
Cet animal a été revendu quatre fois. Le dernier propriétaire, un boucher, comprenant l'intérêt de mon travail, m'a enfin autorisé à effectuer un prélèvement de sang. Mon obstination a été récompensée, puisque cet animal avait 2n = 37 chromosomes. Il était donc théoriquement possible, si les bandes étaient de bonne qualité, d'identifier la nature exacte de la translocation impliquée chez le sanglier.

1. Description du phénotype.

Les photos de profil et de face (photos 11, 12) nous révèlent quelques détails intéressants.:

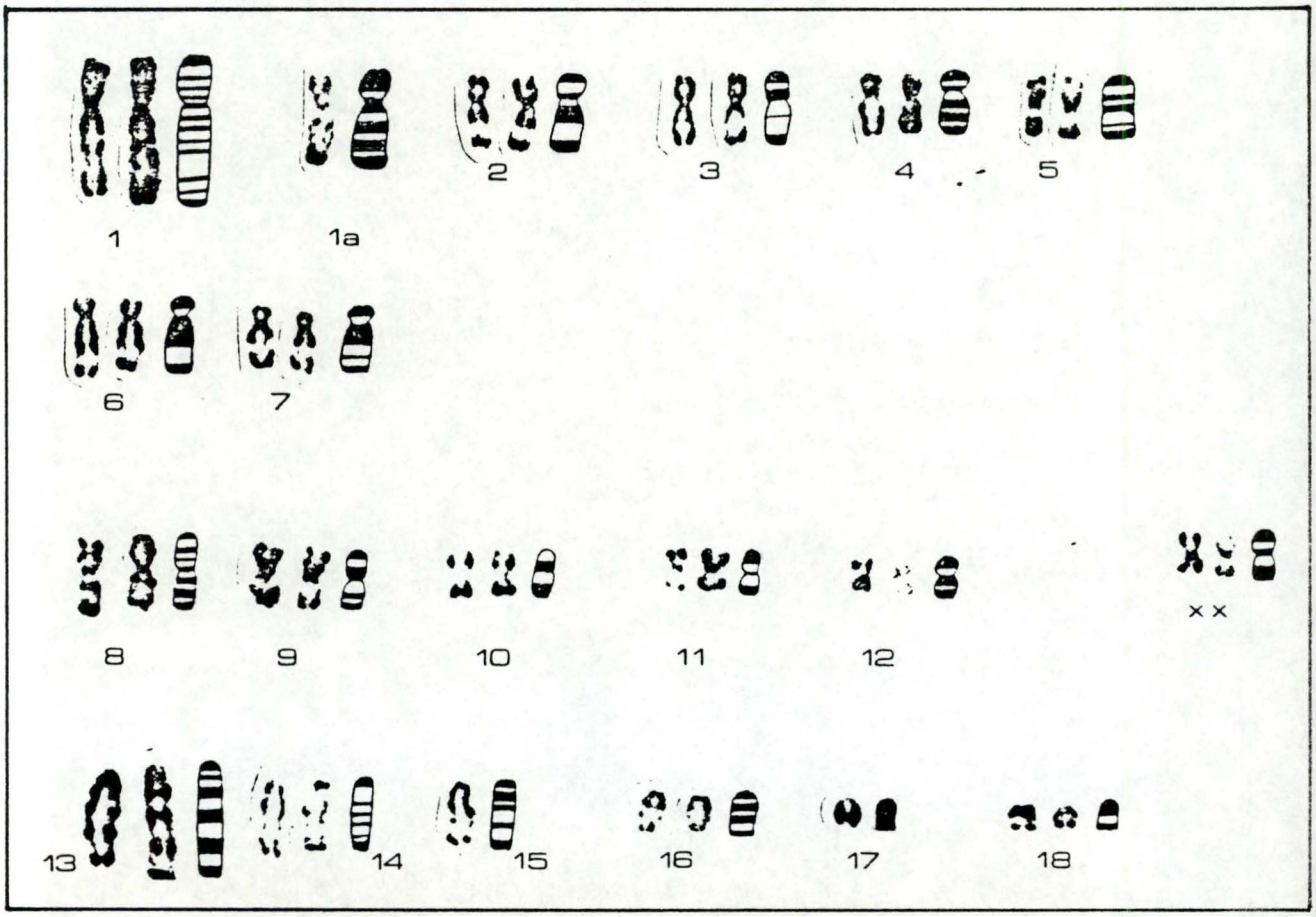
- la cuisse est arrondie comme chez le porc alors qu'elle est bien droite chez le sanglier,
- le dos de l'animal est droit et ne présente pas de bosse. Ce caractère m'a été confirmé par le boucher qui a remarqué,lors de la découpe de l'animal, que les apophyses des vertèbres étaient peu développées,
- le pelage est celui du sanglier, les soies ont une teinte claire (pelage d'été) et forment aussi une crête sur l'avant du dos.



Photo 13



Photo 14



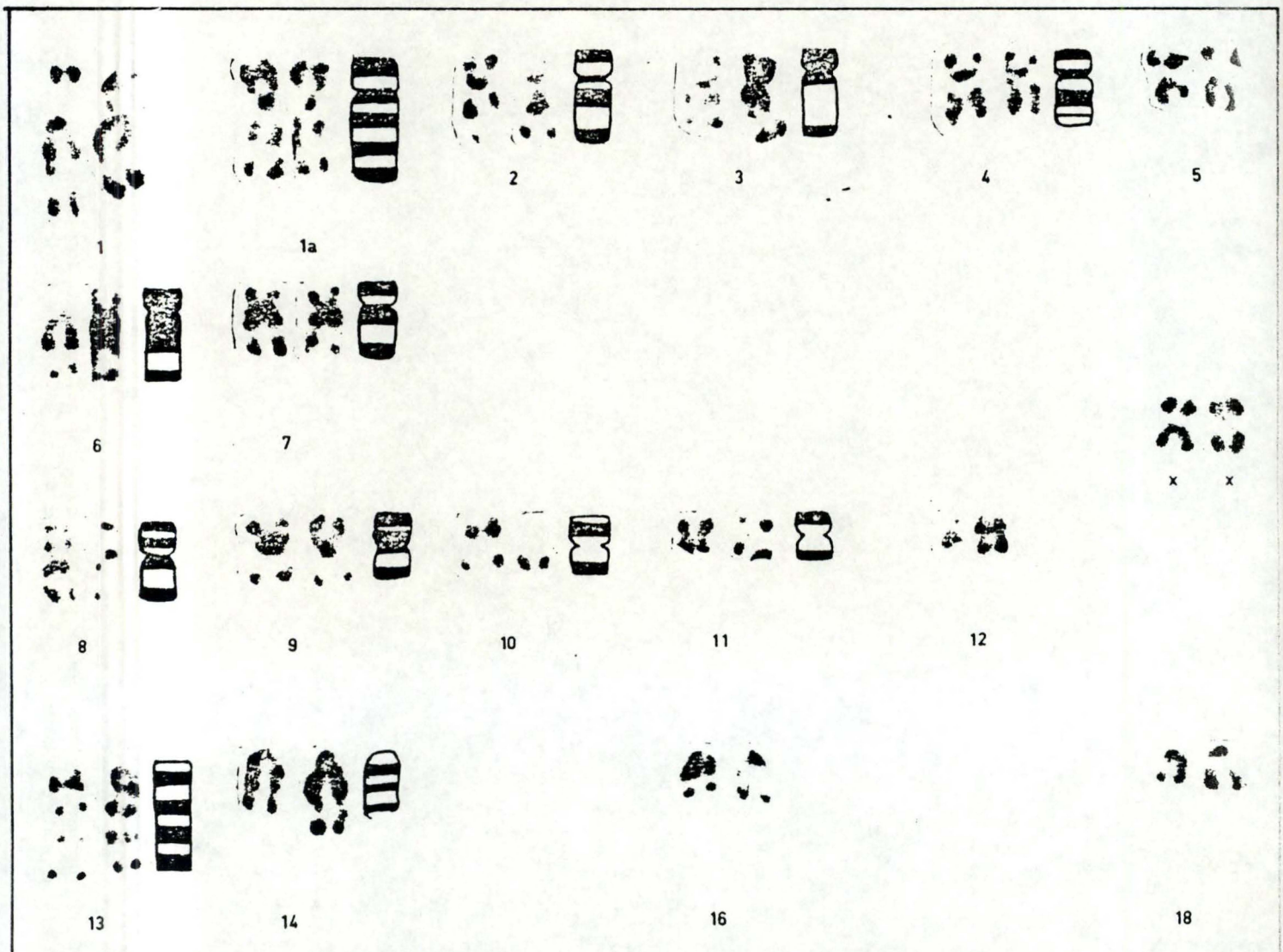


Photo 14 bis (en haut) et photo 8 bis (en bas)

- La tête ressemble à celle du sanglier : le groin est allongé. Ce caractère est particulièrement bien marqué chez la laie. Les oreilles sont pointées.

Bien que certains caractères du phénotype sont propres au porc (cullard plus prononcé, dos plat), l'aspect général de cet hybride le rapproche plutôt du sanglier et c'est la raison pour laquelle ces sanglochons sont revendus comme sanglier.

Si ce que me dit le propriétaire est exact, ce sanglochon (femelle) a été croisé avec un sanglier, et les deux marcassins que l'on peut voir sur la photo font partie de la portée issue de ce croisement. La livrée en partie rayée de ces marcassins semble le confirmer. A l'âge de 9-10 mois, le phénotype de ces animaux était d'ailleurs similaire à celui du sanglier. Je n'ai pas pu les caryotyper car le boucher les a abattus et n'a pas su me prévenir à temps. (Cfr photo 13)

2 Description du caryotype.

Ce sanglochon a 2n = 37 chromosomes. Il s'agit donc bien d'un hybride. Il est cependant impossible, à partir de ce caryotype, de préciser la nature du ou des croisements dont il est issu.

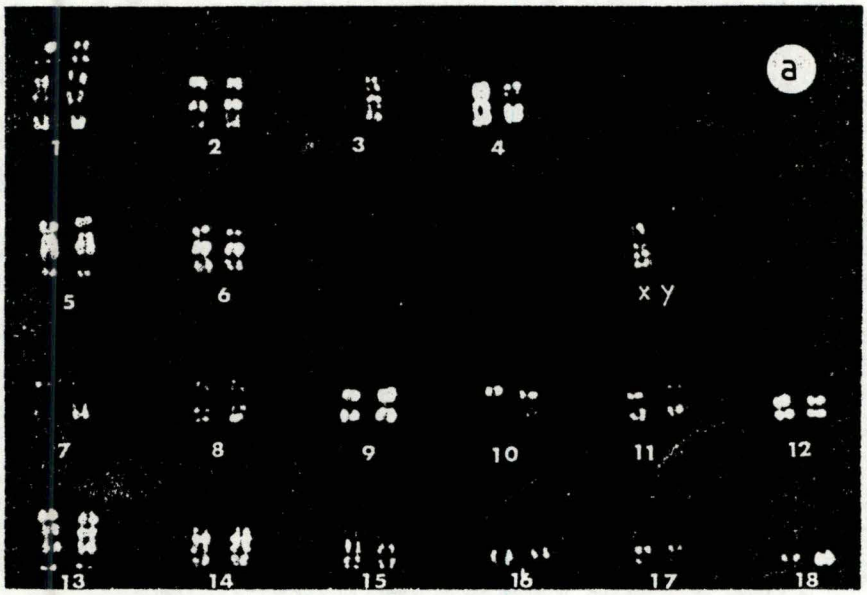
Les bandes R d'excellente qualité, permettent d'identifier facilement chaque paire de chromosomes (cfr. photos 14, 14bis). En variant le temps d'impression des photos il est possible d'accentuer le contraste des bandes de certains chromosomes ce qui en facilite le classement. Le détail des différentes paires chromosomiques est résumé dans le tableau 12 .

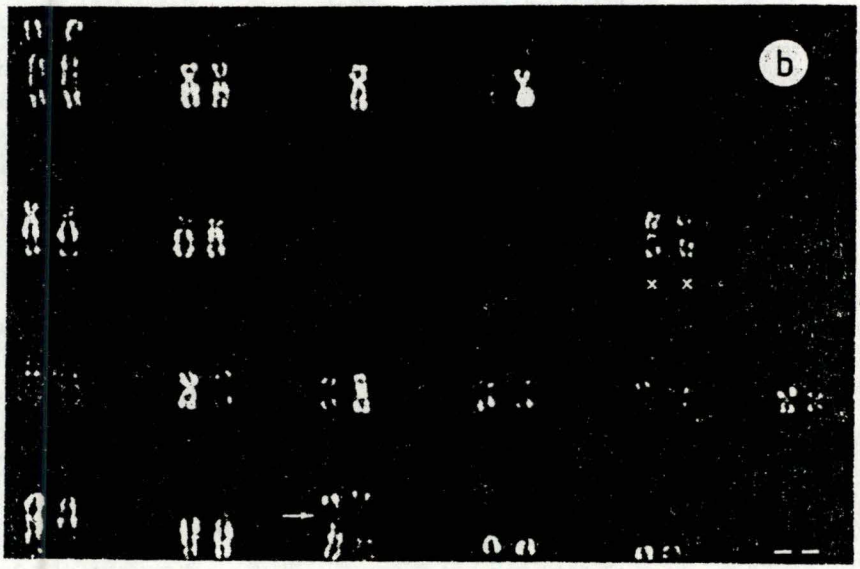
Les bandes observées sur les chromosomes correspondent bien a ce qui a été décrit pour le sanglier (Cfr. photo 8bis). Les bandes sont de meilleure qualité pour les chromosomes du sanglochon. Il est ainsi possible de décrire les paires de chromosomes n°4, 5, 11, 12, 14, 15 , 16, 17 et 18. Ces chromosomes n'étaient pas très bien identifiés chez le sanglier.

- Une bande supplémentaire est visible sur le bras long du chromosome 4, l'apparition et la disparition de cette bande sont sans doute liées au degré de contraction du chromosome : lorsque les chromosomes sont plus contractés les deux bandes intermédiaires fusionnent.

Ce même phénomène est observé pour la paire chromosomique n°8 dont il a déjà été question dans l'étude du caryotype du sanglier.

- Les paires n°5 et 9 ont des bandes très similaires et il est donc difficile de les distinguer. D'autant plus que les différences de forme et de taille principalement sont très faibles. La bande centromérique paraît cependant plus prononcée sur le chromosome 9 que sur le chromosome 5.





Photos 15 et 16 : a. Caryotype du porc domestique (mâle) en bandes R, 2n = 38.

b. Caryotype du sanglier (femelle) en bandes R, 2n = 36. Les chromosomes fusionnés sont marqués par une flèche. (Popescu)

-La paire n° 10 se distingue bien de la paire n° 11 par une bande située près du centromère sur le chromosome 10 alors qu'elle est plutôt située au niveau des télomères sur le chromosome 11 .

- On distingue très peu de bandes sur la paire n°12 . Mais sur des chromosomes de petite taille, il est très difficile de mettre en évidence de belles bandes. Pour le faire, il faut travailler avec des chromosomes traités au BuDr ou bien en prométaphase.

- Les différentes paires de chromosomes télocentriques se reconnaissent relativement bien mais les bandes observées ne sont pas toujours très claires. Il n'est pas facile de distinguer les paires 14-15 et 17-18. Or ce sont justement ces paires de chromosomes qu'il est nécessaire de bien individualiser pour préciser la nature de la fusion robertsonienne.

La paire de chromosomes 13 ne semble pas impliquée car bien que les bandes correspondent bien à celles observées sur le bras long du chromosome 1a, les dimensions du chromosome 16 sont trop réduites. De plus, deux chromosomes 16 homologues ont été correctement identifiés. Il ne peut donc avoir fusionné avec un autre chromosome pour former le chromosome 1a que l'on observe sur la photo du caryotype du sanglochon!

En ce qui concerne les bras courts du chromosome 1a, je trouve que la ressemblance est plus marquée avec le chromosome 17 qu'avec le chromosome 18. Les télomères du chromosome 17 chez le sanglochon, sont très proéminants. Ce caractère s'observe bien sur le chromosome 1a des sangliers (cfr. photos 4bis et 8bis). De plus, les dimensions du chromosome 17 correspondent bien à la longueur relative du chromosme 1a.

Pour les bras longs du chromosome 1a, il est très difficile de trancher entre les chromosomes 14 et 15. Les bandes ne permettent pas de les distinguer avec précision. Néanmoins les dimensions du chromosome 15 et le bras long du chromosome 1a correspondent. La bande subcentromérique observée sur le chromosome 15 ne se retrouve pas vraiment sur le chromosome 1a mais peut-être s'agit-il d'un simple artéfact.

Il me semble intéressant en raison des imprécisions liées à un banding qui n'est pas toujours d'excellente qualité,de comparer ce que nous avons obtenu avec ce qui a été décrit dans la littérature.

Les bandes R de ce caryotype (sanglochon) et celles décrites par Popescu pour le sanglier français sont très similaires (Cfr. photos 15 et 16)
La correspondance est particulièrement bien marquée pour les paires chromosomiques suivantes :

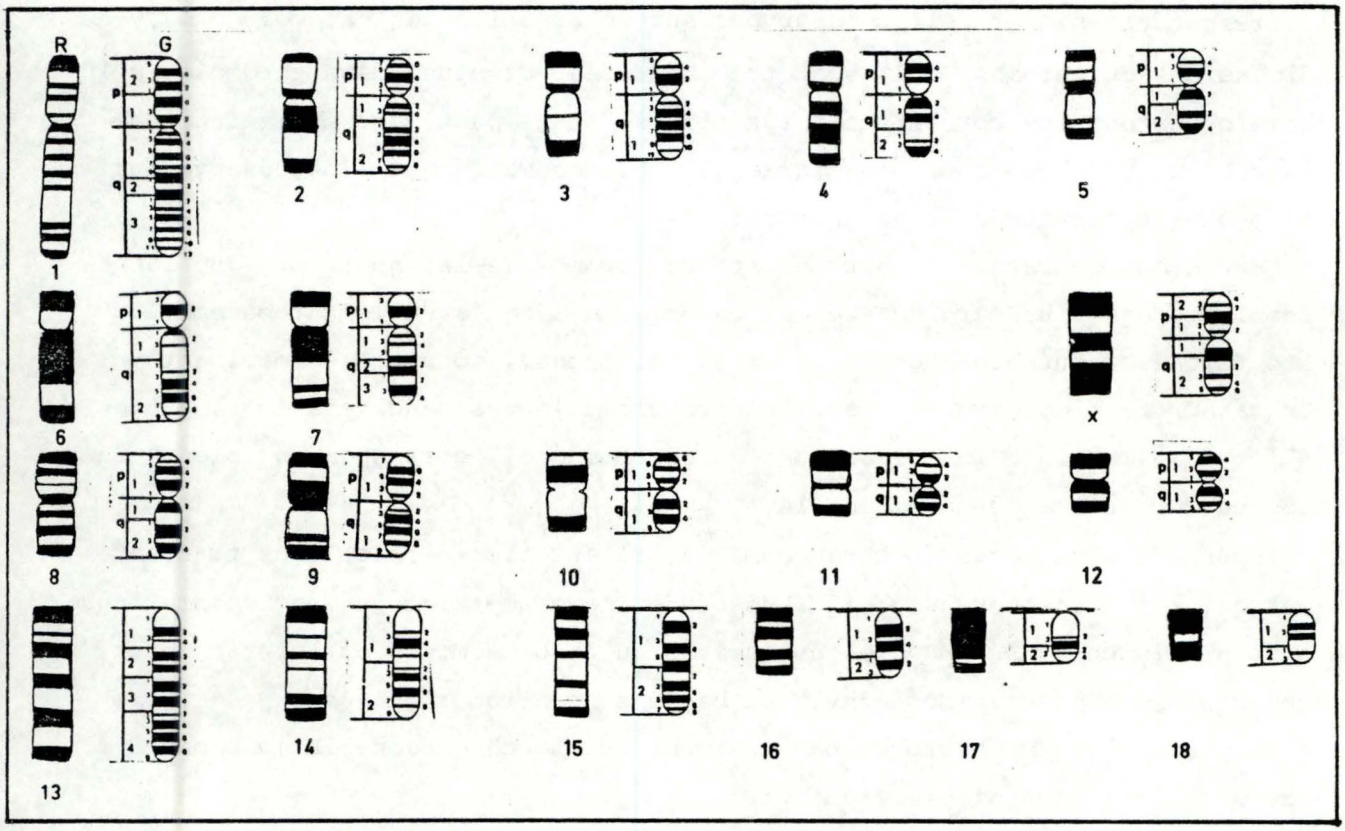


Tableau 12 : Etude comparée des bandes G et R

POPESCU	NOUS
2	2
5	6
6	7
8	8
10	11
12	12
13	13
14	14
15	15
17	18
18	17

(la différence de numérotation s'explique par un classement différent des chromosomes par Popescu.

Une erreur de numérotation pourrait expliquer le quiproquo en ce qui concerne la nature de la fusion robertsoninenne observée chez le sanglier Sus scrofa scrofa 2n = 36. Selon Popescu, ce serait les paires 15 et 18 qui seraient impliquées alors que Bosma et Tikohnov notamment, renseignent les paires 15 et 17. Les bandes R des chromosomes 17 et 18 de Popescu semblent correspondrent aux paires 18 et 17 que nous avons décrites.

Le chromosome X est difficile à distinguer du chromosome 9. Ils ont presque les mêmes dimensions (le chromosome X est plus petit) et le banding est très similaire. Une bande présente sur le bras long du chromosome 9 est absente sur le chromosome X, ce qui permet quand même de les distinguer.

Puisque les bandes R sont l'inverse des bandes G, il est intéressant de les comparer (cfr. tableau 12). Les bandes G sont celles décrites par Lin.C. et le détail des bandes R a été dessiné à partir des chromosomes du sanglochon .

L'inversion des bandes correspond bien pour l'ensemble des paires chromosomiques mais les bandes G sont plus détaillées que les bandes R et c'est pourquoi elles sont souvent utilisées. Mais les bandes R sont aussi très intéressantes car elles mettent bien en évidence les extrémités distales des chromosomes (télomères) ce qui permet de détecter facilement d'éventuelles délétions chromosomiques.

Groupe II. :

Un deuxième groupe de sanglochons de la région d'Arlon a pu être étudié . L'origine exacte de ces animaux est résumée dans l'arbre généalogique ci-dessous :



Photo 17



Photo 18



Figure 25

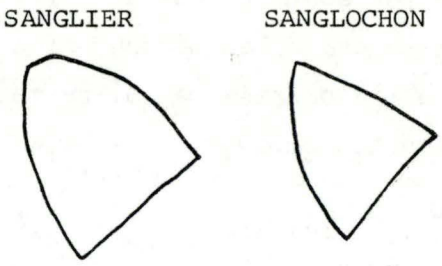


Figure 26 :

- forme des oreilles

Sanglier x truie piétrain

Fl : 10 sanglochons dont 6 mâles

4 femelles x sanglier

F2 = 31 hybrides.

1. Description du phénotype.

En première génération, je ne suis pas en mesure de détaillé l'évolution de ces animaux que je n'ai pu observer pour la première fois qu'en novembre 85 alors qu'ils étaient déjà adultes. Selon le propriétaire, les sanglochons de première génération (Fl) n'avaient pas de livrée rayée comme les marcassins de sangliers. La couleur dominante était le brun clair. Le développement de ces animaux serait plus rapide que celui des sangliers; à un an ils pèsent déjà une centaine de kilos. Les six mâles ont été abattus mais les femelles ont été conservées et j'ai pu les photographier.

Sur ces photos de profil et de face (n°17 et18) on remarque :

- le cullard fort développé comme chez le porc,
- le dos est plat et longiligne. Il n'y a pas de bosse comme chez le sanglier mais la crête est présente sur l'avant du dos,
- le pelage d'hiver est de couleur noire comme chez le sanglier,
- la tête présente un profil concave bien visible de face. Le groin est plus court que celui du sanglier et forme une cassure bien marquée avec la partie frontale du crâne. (Cfr. figure 25).
- Les oreilles sont pointées mais leur forme est différente de celles du sanglier (Cfr. figure 26)

Ces sanglochons ont donc un phénotype intermédiaire entre celui du porc et du sanglier et ils rappellent un peu les porcs bavarois rustiques que l'on retrouve encore en Allemagne.

Je n'ai pas pu caryotyper ces animaux. Pour le faire il aurait été nécessaire de les anesthésier et comme ces truies étaient déjà pleines, il était préférable de leur éviter tout stress inutile. Trois de ces truies ont d'ailleurs raté leur portée.

En deuxième génération, les hybrides ont à la naissance une livrée rayée de marcassin alors que d'autres ont une couleur uniformément brun pâle. A l'âge de 7-8 mois (c'est-à-dire quand j'ai pu les observer) tous ces animaux ressemblent très fort au sanglier. Certains caractères très discrets permettent cependant de les identifier;



Photo 19

- La couleur du pelage est plus claire(brunâtre) mais cette distinction est très relative car le sanglier, à l'âge de 6-7 mois, présente aussi une telle coloration et c'est pourquoi il est appelé bête rousse. Chez les hybrides cependant, on remarquait quelques fois des taches blanches dans le pelage.
- Le groin légèrement plus rosé et plus court que chez le sanglier,
- le cullard est plus prononcé que chez le sanglier.

Tous ces caractères ne sont pas particulièrement bien mis en évidence. sur la photo n° 19 où l'on voit l'animal abattu. Il m'a cependant été impossible de les photographier vivants car ces sanglochons ont été relâchés dans une chasse. Lors de la battue, j'ai pu observer ces animaux en fuite et je dois avouer sincèrement que si je n'avais pas été averti de l'origine de ces animaux, je les aurais confondus facilement avec de vrais sangliers.

L'éleveur estime que ces "pseudo sangliers" se développent plus rapidement que les sangliers. Ils arrivent aussi plus tôt à maturité sexuelle (7 mois au lieu de 10 mois chez les sangliers). Il convient cependant d'être prudent car aucune étude détaillée n'a pu être entreprise à ce sujet. Mais si le propriétaire élève de tels animaux c'est qu'il en a intérêt. On peut donc accorder un certain crédit à ses propos.

2 Description du caryotype.

Cinq sanglochons de la deuxième génération ont pu être caryotypés. Les autres avaient déjà été abattus lors de diverses chasses. Cela avant que je ne sois au courant de l'existence de ces animaux dans cette région.

Aucune belle bande n'a pu être observée sur les chromosomes de ces hybrides. Il y avaient moins de métaphases que sur les préparations des sangliers. Ceci est à mettre en relation avec les conditions parfois très difficiles dans lesquelles ont été effectués ces prélèvements (température très basse jusqu'à moins 10°C, le sang a du être conservé 48 heures au frigo avant d'être mis en culture et enfin, lors des différentes battues auxquelles je participais, le sang, malgré toutes mes précautions, était continuellement agité. Il n'est donc pas étonnant d'observer moins de mitoses et donc de moins belles bandes.

Il aurait été très intéressant d'étudier la proportion des animaux à 36 et 37 chromosomes dans les différentes portées ainsi que la relation éventuelle entre la couleur du pelage (livrée rayée) et un nombre particulier de chromosomes. On aurait ainsi précisé l'existence d'un éventuel effet de position suite à la fusion chromosomique à l'état hétérozygote ou homozygote. Cela n'a pas été possible car la majorité des animaux avaient déjà été abattus, avant que je n'aie pu prendre contact avec l'éleveur.



Photo 20



Photo 21



Photo 22



Photo 23

Groupe III :

J'ai également eu l'occassion d'étudier des sanglochons issus de divers croisements porc, sanglier ardennais et sanglier indochinois (mais n'est-ce pas un porc indochinois ?). Le détail des différents croisements est résumé dans l'arbre généalogique ci-dessous :

III.1 Sanglier indochinois x sanglier ardennais

F1 comprend : une femelle

un mâle appelé Tartuffe x Truie landrace belge

F2 = 10 porcelets

1. Description du phénotype.

En première génération, les deux hybrides issus du croisement du sanglier indochinois (ou prétendu tel) et du sanglier ardennais sont très différents l'un de l'autre. La femelle (photo 20) ressemble plus au sanglier indochinois (communication personnelle du propriétaire). La hure, avec sa partie frontale proéminente et le groin très court est très caractéristique. Ce sont d'ailleurs des caractères que l'on retrouve, mais moins accentués, chez les porcs du type landrace. Le mâle "tartuffe" (cfr. photos 21 et 22) présente un phénotype très particulier qui fait penser à un animal sorti tout droit de la préhistoire. Le pelage est irrégulier et ne couvre que le dos . Il y a aussi une touffe isolée sur le sommet du crâne. La peau forme des replis et elle est très épaisse. On retrouve le même caractère chez le babyrussa. La bosse que l'on retrouve chez le sanglier ardennais est proéminente chez "Tartuffe". Ce caractère est encore accentué par le développement important des membres antérieurs alors que les membres postérieurs semblent atrophiés. La petitesse des jarrets le contraint lors des saillies à obliger les truies à s'agenouiller. La tête est aussi très caractéristique.

On a essayé d'endormir "Tartuffe" avec un pistolet hypodermique et une flèche contenant du rompount mais la tentative a échoué. L'animal bien que légèrement somnolent n'a pu être approché.

En seconde génération, l'hétérogénéité des animaux de la portée est remarquable : (Cfr. photo 23)

- trois sanglochons ont un pelage blanc, les sabots sont dépigmentés , les oreilles sont pointées comme le large white, le groin est plus court que celui du sanglier et le front est droit.



Photo 24



Photo 25



Photo 26

- Trois sanglochons sont noirs avec une tache blanche au milieu du front. La morphologie est identique à celle des trois autres.

- Deux sanglochons ont une robe brun clair uniforme.

- Un seul sanglochon présentait à la naissance une livrée rayée de marcassin mais des taches noires et blanches(bien visibles sur la photo 24) nous montrent bien qu'il ne s'agit pas d'un vrai sanglier. A l'âge de deux mois, ses rayures ont disparu et la couleur du pelage est devenue brun clair.

- Enfin, le petit dernier de la portée ressemblait très fort au père (Tartuffe). Il avait notamment une touffe caractéristique de poils sur la tête. (Cfr. Photo 25)

2. Description du caryotype.

Quatre sanglochons de cette même portée ont pu être étudiés (un noir, deux blancs et le "marcassin" rayé). Ces animaux avaient 2n = 37 chromosomes. Puisque la truie landrace a 2n = 38 chromosomes, cela implique que le père (Tartuffe) a soit 2n = 36 ou 2n = 37 . Pour le confirmer, il aurait été nécessaire d'étudier tous les sanglochons de la portée. Ou bien, il suffisait tout simplement de caryotyper Tartuffe mais cela n'a pu se faire.
Si Tartuffe a 2n = 36 chromosomes, cela signifie que le sanglochon indochinois a aussi 2n = 36 chromosomes. Par contre, si Tartuffe a 2n = 37 chromosomes, alors le "sanglier" indochinois aurait 2n = 38 chromosomes et on pourrait penser qu'il s'agit d'un porc indochinois! Comme je n'ai pas pu observer l'animal (le propriétaire a relaché la laie dans le bois pour qu'elle puisse mettre bas en toute tranquillité !!), je ne sais apporter aucun renseignement à ce sujet. D'autres animaux issus de différents croisements n'ont pu être caryotypés. Voici néanmoins le détail de ces croisements.

III.2 Femelle de F1 x Tartuffe

2 animaux seulement

Description du phénotype.

On remarque en particulier
- la tête concave de l'animal bien visible de face(Cfr Photo 26)
- le corps allongé

III.3 Tartuffe x laie (sanglier ardennais)

5 petits

Description du phénotype. (Cfr. photo 27)

Les petits à la naissance ont une livrée rayée de marcassin mais la teinte du pelage est beaucoup plus foncée chez trois de ces animaux. Cela montre bien qu'il ne s'agit pas de vrais sangliers ardennais.

A l'age de 6-8 mois, (Cfr. photos 28 et 29) seule une tache plus claire sur le groin permet de les distinguer des vrais sangliers. Ce caractère s'observe parfois chez des vieux sangliers mais jamais chez des jeunes animaux comme c'est le cas ici !

Tous ces croisements sont évidemment très spectaculaires. La diversité des animaux observés est impressionnante. Cela nous montre clairement que de tels croisements incontrôlés avec de vrais sangliers ardennais dans la nature auraient des conséquences très néfastes pour le maintien et le développement du sanglier en Belgique !



Photo 27.



Photo 28.



Photo 29.

V. 4. Interprétation des résultats et discussion.

La discussion portera sur deux points bien précis :

- la correspondance des bandes R entre les caryotypes du porc, du sanglier et des hybrides.
- Le nombre de chromosomes observé dans les populations de sangliers.

a. L'étude des bandes R.

L'étude en bandes R a permis d'identifier correctement les différentes paires chromosomiques chez le sanglier. Certains chromosomes n'ont pu être identifiés distinctement notamment les paires impliquées dans la fusion robertsonienne. Par déduction et en comparant différents facteurs (la taille principalement) il semblerait que ce soient les paires 15 et 17 qui sont impliquées. Cela confirmerait donc ce qui a été décrit par Tikhonov et Bosma, notamment !

Néanmoins, une étude complémentaire est nécessaire pour le confirmer. Pour détailler avec plus de précision les bandes, il est nécessaire d'étudier des chromosomes plus allongés grâce à un traitement au BuDr par exemple ou bien en ajustant le temps de culture de façon à obtenir des chromosomes en prométaphase. Il est nécessaire aussi d'ajuster la durée et la concentration de la colchicine car ce produit favorise la condensation des chromosomes et les bandes n'apparaissent plus très clairement.

b. Nombre de chromosomes chez le sanglier

Comme les études préliminaires effectuées en Allemagne et en France le laissaient supposer, les sangliers que nous avons étudiés ont aussi 2n = 36 chromosomes.

Il faut cependant être prudent et ne pas généraliser trop rapidement ces premiers résultats à l'ensemble des sangliers en Belgique. Le nombre d'animaux caryotypés est relativement faible (18 sangliers) et la prospection s'est principalement limitée au seul parc à gibier de Rochefort. Dans un cadre plus général, il aurait été intéressant d'étudier une centaine de sangliers d'origine différente: élevage, parc à gibier, animaux libres. Cela en différents endroits de Belgique de façon à quadriller systématiquement toutes les Ardennes. Cette étude serait alors plus complète et les résultats obtenus plus représentatifs de la situation exacte du sanglier en Belgique.

Comme des sanglochons à 36 chromosomes ont aussi été décrits, on ne peut pas affirmer que les sangliers que nous avons caryotypés étaient authentiques. Le caryotype seul ne permet pas toujours d'identifier les vrais sangliers.

Etant donné que le propriétaire du parc est un homme averti, grand connaisseur du sanglier, et qu'il désire conserver un gibier de qualité, il a systématiquement sélectionné avec beaucoup d'attention (étude du phénotype) les différents reproducteurs introduits dans le parc. Il s'est aussi renseigné sur l'origine des animaux qu'il achetait. Il est évident que malgré tous ses efforts, quelques sanglochons ont pu être introduits dans le parc à son insu car après quelques générations, ces hybrides ont un phénotype très similaire à celui du sanglier. Ce qui a été confirmé en partie par notre étude, puisque des sanglochons issus de croisements (p x s) x s, ressemblaient déjà très fort au sanglier. Ils ont d'ailleurs été relâchés dans des chasses.

Sous réserve de ce qui précède, il serait étonnant vu la coïncidence dans l'étude du caryotype, du phénotype, et l'origine des animaux de ce parc, qu'on ne soit pas en présence de vrais sangliers.

De plus, comme le parc a été constitué à partir de quelques animaux seulement, s'il y avait eu des hybrides à 2n = 37 chromosomes, ils se seraient croisés entre eux et l'on aurait retrouvé dans la descendance de nombreux sangliers à 37 et 38 chromosomes. Ce qui n'est pas le cas !

Le deuxième groupe de sangliers qui a été étudié (3 animaux) fait partie du même élevage que les sanglochons relâchés pour la chasse. Apparemment, le propriétaire maîtrise parfaitement son sujet puisque ces trois sangliers ont 2n = 36 chromosomes. Il évite d'ailleurs de mélanger les sanglochons et les sangliers (sauf moment des saillies évidemment) tous les sanglochons sont abattus (au cours de chasses malheureusement) dans l'année. La sagesse du paysan et l'esprit de profit font ainsi bon ménage!

Les hybrides porc-sanglier que j'ai pu observer, deviennent après deux générations seulement, très difficile à distinguer des vrais sangliers. Les sangliers à 2n = 37 et 38 chromosomes décrits par Bosma sont certainement des hybrides. Il n'y aurait donc pas de polymorphisme chromosomique (2n = 36, 37 et 38 chromosomes) chez le sanglier Sus scrofa scrofa.

Ce travail présente donc un intérêt écologique évident : le sanglier, qui reste un des plus beaux gibiers en Europe est malheureusement menacé dans son maintien par l'hybridation avec le porc domestique. Ces hybrides sont plus prolifiques et ont une croissance plus rapide que les sangliers. De ce fait, ils offrent certaines perspectives économiques.

1. Conséquences écologiques des croisements porc-sanglier.

Puisque tous les sangliers étudiés avaient 2n = 36 chromosomes, cela signifie qu'il existe encore de "vrais" sangliers Sus scrofa scrofa en Belgique.

L'étude du caryotype n'est évidemment pas suffisante pour distinguer les hybrides des sangliers car des sanglochons à 2n = 36 chromosomes ont aussi été décrits. Néanmoins, une description détaillée du phénotype ainsi que les renseignements concernant l'origine des animaux étudiés, semblent confirmer l'authenticité des sangliers.

Ce n'est malheureusement pas toujours le cas et c'est ainsi que dans le Sud de la France, en Provence, les croisements porc-sanglier ont été tellement importants que le sanglier type "provençal" présente un phénotype particulier qui témoigne de ses origines douteuses à savoir : des taches roses autour des pattes, dépigmentation partielle des soies, cullard plus prononcé, oreilles tombantes. Ces croisements intempestifs et non contrôlés (des hybrides ont été relâchés dans la nature) ont introduit un polymorphisme très marqué dans les populations de sangliers "sauvages".

Par sélection successive il y aura toujours possibilité de retrouver des animaux qui présenteront les caractéristiques phénotypiques du sanglier, mais l'analyse cytogénétique témoignera toujours de l'origine douteuse de ces sangliers (animaux à 37 et éventuellement 38 chromosomes). On se trouve alors face à une situation très ambigüe car le phénotype est celui du sanglier mais le caryotype est différent (animaux à 2n = 37 et 38). Or, le caryotype caractérise une espèce au même titre que le pelage, la morphologie. Quels critères faut-il alors privilégier ?

Pour le cytogénéticien, le caryotype est une des caractéristiques essentielles de l'espèce. Sus scrofa scrofa à 2n = 36 chromosomes et tous les animaux à 2n = 37 et 38 chromosomes, même s'ils ont le même phénotype que le sanglier, ne peuvent être considérés comme tel.

A première vue, ce raisonnement paraît excessif mais lorsqu'on réfléchit aux concepts énoncés dans le chapitre I on se rend compte qu'au delà du critère chromosomique de l'espèce, c'est tout un processus évolutif qui est remis en question.

L'existence de populations de sangliers avec un nombre chromosomique fixe et différent témoigne d'un processus évolutif qui conduira à la création d'espèces distinctes. Ces populations constituent du point de vue évolutif, de par la constance du caryotype, des unités cohérentes. Le croisement artificiel d'animaux de populations différentes introduit un polymorphisme chromosomique qui détruit la cohérence de la population concernée. Les sangliers à 2n = 37 et 38 chromosomes ne sont donc plus identifiables aux

sangliers à 2n = 36 chromosomes de la population !

Ce type de raisonnement nous montre l'importance que peut avoir la cytogénétique pour le maintien et le développement de vrais sangliers (Sus scrofa scrofa à 2n = 36 chromosomes) dans nos Ardennes.

Dans cette perspective, il serait intéressant de poursuivre le travail entrepris cette année et donc étudier cytogénétiquement différentes populations de sangliers "sauvages", semi-sauvages (parc à gibier) et d'élevage cela afin de mieux préciser la situation en Belgique. Puisque nos Ardennes sont, par excellence, considérées comme une terre à sangliers, il me semble intéressant qu'un effort soit fait à ce niveau. Dans un proche avenir, il serait alors possible de constituer de nouveaux parcs avec de vrais sangliers (2n = 36) et qui serviraient alors, en quelque sorte, de réserve naturelle. Il est évident que ce beau projet ne serait pas très facile à réaliser car :

1. il est nécessaire pour convaincre les personnes intéressées, de leur expliquer l'objectif du travail entrepris, ce qui n'est pas toujours très simple. C'est ainsi que lorsque j'ai expliqué à un fermier l'objet de mon travail et donc les raisons des prélèvements de sang, il me dit tout simplement que toutes mes analyses c'était bien beau mais qu'un sanglier à 37 chromosomes, ça ne changerait pas le goût du boudin ! C'est logique !

Si un animal présente le phénotype du sanglier, et même si le caryotype n'est pas correct, il sera très difficile de convaincre l'éleveur de se séparer de cet animal. Si c'est pour le vendre au voisin, on ne fait que déplacer le problème. Ce qu'il faudrait, c'est abattre l'animal mais les conditions économiques sont telles que c'est totalement impensable. Sauf s'il s'agit d'un philanthrope, amoureux de gibier... mais ils sont très rares !

2. D'un point de vue plus pratique, il est évident que les prélèvements de sang (ou de peaux et organes éventuels) supposent des moyens importants. Il faut anesthésier les animaux s'ils sont de grande taille (poids supérieur à 40 kilos) ce qui est coûteux et pas toujours efficace. Eventuellement, on peut prélever du sang à l'oreille en faisant une simple entaille mais alors on est obligé de faire des micro-cultures (0,1 à 0,2 ml) ce qui n'est pas toujours idéal quand on désire obtenir de bons résultats.

3. Enfin, l'étude du caryotype ne suffit pas toujours car des sanglochons à 36 chromosomes ont aussi été décrits. Comme le phénotype après quelques générations est similaire à celui du sanglier, il sera alors impossible d'identifier ces animaux !

Dans ces conditions, ne peut-on pas les considérer comme de vrais sangliers ?

Non, car si le nombre, la taille et le banding des chromosomes sont importants, le contenu des chromosomes (gènes) l'est tout autant. Les sangliers présentent une certaine homogénéité génétique (pool de gènes commun) ce

qui n'est pas le cas des animaux issus de croisements porc-sanglier. Cela, même si le phénotype et le caryotype sont ceux du sanglier. Des gènes récessifs liés à la domestication sont présents dans le génome et pourraient éventuellement, lors de croisements entre hybrides, s'exprimer à l'état homozygote.

Des particularités du phénotype seront aussi observables et témoigneront alors de l'origine douteuse de ces animaux.

A l'avenir, il serait donc intéressant d'améliorer les méthodes de banding pour décrire avec plus de précision les chromosomes du porc et du sanglier.

Il sera alors possible de distinguer certaines paires chromosomiques du porc et du sanglier. Ces chromosomes serviront de marqueurs génétiques dans la descendance des hybrides et il sera alors possible d'identifier les sanglochons à 2n = 36 chromosomes.

2. Perspectives économiques des croisements porc-sanglier.

Dans ce paragraphe, il ne sera pas question de travaux scientifiques concernant les croisements porc-sanglier. Au contraire, je développerai l'aspect plutôt pratique de ce problème à travers les différents cas que j'ai eu l'occasion de rencontrer en Belgique.

En général, les croisements porc-sanglier ont pour but de produire du sanglier de "boucherie". C'est-à-dire, des animaux qui "font" plus de viande, avec un développement plus rapide et une prolificité supérieure. Ces effets sont fort marqués en première génération, mais régressent ensuite lors de croisements successifs avec des sangliers. Le goût de la viande est intermédiaire entre celui du porc et du sanglier (communication personnelle d'un éleveur) et peut être renforcé en faisant macérer la viande dans une sauce adéquate pour gibier. Dans ces conditions, l'élevage de sanglochons, vendus comme"sangliers" en boucherie, peut devenir intéressant même si ces pratiques semblent scandaleuses : la clientèle est trompée et paye à des prix élevés une viande dont le coût de production est inférieur à celle du sanglier. Mais je crois qu'il est préférable de vendre de la bonne viande de sanglochon que du mauvais sanglier.

En effet, les bouchers qui désirent s'approvisionner en sanglier doivent le faire via les parcs à gibier ce qui suppose :

- que les animaux sont abattus en état de stress (chasse, battue,...) ce qui durcit la viande;
- que les animaux sont vidés quelques heures après la battue et donc le sang stagne dans la viande, ce qui n'est pas très indiqué pour la qualité de celle-ci;
- pour le sanglier, le goût de la viande dépend fortement de sa nourriture. Une nourriture à base d'orge uniquement donne une viande très fade. Comme l'objectif d'un propriétaire de parc à gibier est principalement la chasse (nombre de bêtes sur pied), il soigne correctement son gibier mais sans excès. Ce n'est pas toujours le cas et dans le parc où j'ai étudié les sangliers, la nourriture était à base d'orge, complétée de glands (marrons, figues, maïs), de betteraves,... Cela entraîne des dépenses supplémentaires, mais la qualité de la viande s'en ressent favorablement;
- enfin l'approvisionnement en viande n'est pas toujours régulier car cela dépend du nombre de bêtes abattues.

Dans ces conditions, on comprend mieux, pour le boucher, tout le bénéfice d'un élevage de sanglochons :

- animal robuste et prolifique, donc facile à élever;
- qualité de la viande égale si pas supérieure au sanglier cela notamment

grâce à une nourriture adéquate et complète;

- approvisionnement régulier toute l'année;
- coût de production réduit et bénéfice plus élevé.

Le problème est de savoir sous quel nom sera vendue cette viande : sanglier, sanglochon, sanglier de boucherie, porc amélioré ? Il est évident que cette production se situe à un niveau artisanal. Les différents éleveurs que j'ai rencontré n'envisagent pas des élevages de grande envergure. Ils essayent de produire du sanglier à bon marché, durant la période de fermeture de la chasse principalement.

Dans le Sud de la France, à la ferme des Blétonnets, de nombreux croisements ont été étudiés, non plus pour produire de "pseudo sangliers" mais plutôt pour stabiliser de nouvelles races d'élevage qui seraient propres à la région (région du Haut Var) et qui puissent ainsi être commercialisées sous une appelation contrôlée.

La commercialisation de ces animaux suppose des conditions de rentabilité et de production qui les rendent compétitifs vis à vis des différentes races porcines modernes de type landrace. Je pense cependant que ce ne sont pas des critères à privilégier : les races porcines actuelles sont déjà très performantes et le croisement de ces races avec des sangliers, moins prolifiques et plus lents à se développer que le porc, n'apportera rien de plus. Néanmoins de tels croisements peuvent améliorer à la fois le goût de la viande et la robustesse des animaux (effet hétérosis) ce qui facilite l'élevage dans des conditions plus rustiques. Ce qui est quand même paradoxal, car au cours de la domestication et durant l'élevage, les races les plus rustiques ont été abandonnées (il en reste encore quelques spécimens dans la région méditerranéenne) au profit des races modernes actuelles plus rentables.

Les nouvelles lignées, plus rustiques, que l'on désire développer avec les croisements porc-sanglier, constituent donc en quelque sorte un retour aux sources.

Ce projet peut se réaliser si l'on repense les conditions d'élevage non plus en fonction du seul profit, mais en terme de qualité de la viande et de facilité d'élevage; en se limitant bien sûr à une production artisanale !

Résumé

RESUME

Au terme de notre travail, nous résumons ici les points principaux qui ont été successivement abordés au cours des différents chapitres.

Dans le chapitre 1, nous avons envisagé la cytogénétique dans son contexte systématique et évolutif. Il n'existe pas toujours une correspondance directe entre le caryotype et l'espèce : certaines espèces bien différenciées morphologiquement présentent des caryotypes similaires alors qu'au sein d'une seule et même espèce on observe au contraire des variations chromosomiques très importantes. Les réarrangements chromosomiques observés entre espèces proches suggèrent l'importance de ce type de mutation dans la spéciation. Les remaniements chromosomiques sont susceptibles de créer des barrières reproductrices, ce qui est une étape essentielle de la spéciation. En raison des problèmes d'aneupoïdie rencontrés lors de la fixation puis de la dispersion d'un nouveau type chromosomique au sein d'une population, l'évolution se ferait alors par l'intermédiaire de mutations défavorables. Cette remarque contredit les idées évolutionnistes classiques selon lesquelles l'évolution aurait lieu par l'accumulation de mutations favorables. Des facteurs géographiques, écologiques, éthologiques doivent donc être pris en considération pour préciser les conditions de dispersion d'un nouveau type chromosomique au sein d'une population.

Dans les chapitres 2, 3 et 4, l'étude cytogénétique de la famille des Suidae en général, et du porc et du sanglier en particulier, remet en question quelques données historiques et paléontologiques.

- Le potamochère a un caryotype très différent de l'hylochère. La cytogénétique suggère une grande distance évolutive entre ces deux genres alors que les études paléontologiques les rapprochent.
- Les historiens considèrent généralement que le porc provient de la domestication du sanglier européen (Sus scrofa) et du sanglier asiatique (Sus vittatus). Cette hypothèse diphyllétique est partiellement remise en question. Le porc domestique a 2n = 38 chromosomes tandis que le sanglier européen a 2n = 36 chromosomes. Une fission chromosomique expliquerait le passage du sanglier au porc. Il est peu probable qu'un tel réarrangement chromosomique

ait eu lieu. Du point de vue technique, c'est possible mais cependant le phénomène inverse (fusion chromosomique) pose moins de problèmes et semble avoir joué un rôle évolutif plus important.

Du point de vue systématique, il n'a pas été possible de décrire le caryotype de chaque sous-espèce de sangliers mais les variations chromosomiques observées nous montrent que l'évolution aurait eu lieu plutôt par fusion que par fission chromosomique (deux types de fusion impliquant la même paire chromosomique sont observés chez le sanglier en Europe).
Puisque des variations chromosomiques sont observées chez Sus scrofa, cela pourrait signifier, selon le seul critère chromosomique de l'espèce, qu'on est en présence d'espèces distinctes. Comme des hybrides fertiles ont été décrits, il ne semble pas y avoir d'isolement reproducteur. Il s'agit sans doute d'espèces d'apparition récente qui ne sont pas encore parfaitement isolées du point de vue reproducteur, notamment en raison de la simplicité des réarrangements chromosomiques impliqués (fusion centromérique).

Dans le chapitre 5, nous avons présenté le résultat de l'étude cytogénétique du porc, du sanglier et de quelques hybrides qu'il a été possible d'étudier en Belgique. Les bandes R, bien que de bonne qualité, n'ont pas permis d'identifier avec certitude les chromosomes qui ont fusionné chez le sanglier. Il s'agit vraisemblablement de paires 15 et 17. En fonction des quelques animaux étudiés, il est très difficile de généraliser les résultats obtenus (tous les sangliers étudiés ont 2n = 36 chromosomes) à l'ensemble des sangliers ardennais. Il faut se méfier des hybrides "accidentels" par croisements porc-sanglier. Après quelques générations de croisements de retour avec des sangliers, ces hybrides présentent un phénotype très similaire à la forme sauvage. De plus, des sanglochons à 36 chromosomes peuvent provenir de croisements entre des hybrides à 37 chromosomes et des sangliers à 2n = 36 par exemple. En raison de la qualité de la viande des hybrides et de leur robustesse, ceux-ci présentent un intérêt économique certain qu'il ne faut pas négliger.

Ce travail ne doit pas être considéré comme une fin mais ouvre la porte à une discussion plus générale sur ce sujet. Il serait intéressant de réunir l'avis de scientifiques de formations différentes (cytogénéticiens, paléontologistes, zoologistes, historiens et écologistes) afin de compléter l'étude systématique et évolutive de Sus scrofa.

B I B L I O G R A P H I E.

Chapitre I.

BASRUR, P.K. Comparative mammalian cytogenetics. in BENIRSCHKE (HYBRID STERILITY) 1968 SPRINGER (1969)

BRUERE, A.N. (1975). Further evidence of normal fertility and the formation of balanced gametes in sheep with one or more different robertsonian translocations.
J. Reprod. Fert. 45, 323-331.

BUSH, G.L., CASE, S.M., WILSON, A.C. and PATTON, J.L. (1977).
Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals.
Proc. Natl. Sci. USA. 74, 9, 3942-3946.

CHANDLEY, A.C., JONES, R.C., DOTT, H.M., ALLEN, W.R., SHORT, R.V. (1974)
Meisosis in interspecific equine hybrids.
Cytogent. Cell Genet. 13, 330-341.

CHIARELLI, A.B., CAPANNA, E. (1973) . Cytotaxonomy and vertebrate evolution
Academic Press - London.

GROUCHY, Jean (de) (1974). L'évolution des chromosomes.
La recherche. N°44. VOL 5. 325-336

DIVOY, Joëlle. Chromosomes et spéciation chez les bovidés : étude au moyen des techniques de bandes.
FUNDP : Mémoire. Namur.

DOVER,Gabriel (1982). A role for the genome in the origin of species ?
Mechanisms of Speciation. 435-459.

DYRENDAHL, Ivar, GUSTAVSSON, Ingemar. (1979). Sexual functions, semen characteristics and fertility of bulls carrying the 1/29 chromosome translocation.
Hereditas. 90, 281-289.

FORD, E.B. (1975). Ecological Genetics. 4.

HEDRICK, Philip W. (1981). The establishment of chromosomal variants.
Evolution. 35(2), 322-332.

HÜBNER, Roland. Etude du caryotype de souris "sauvages" de nos régions.
Mémoire.

KOULISCHER, L, TIJSKENS, J., MORTELMANS, J. (1967). Mammalian cytogenetics.I. the chromosomes of three species of bovidae : Bos taurus, Bison Bonasus and cephalopus grimmi.
Acta zoologica et pathologica antverpiensia. 43, 135-141.

KOULISCHER, L. (1983). Cytogénétique.
FUNDP : notes de cours - Namur.

LIMING, Shi, YINGYING, Ye, XINGSHENG, Duan. (1980). Comparative cytogenetic studies on the red muntjac, Chinese muntjac, and their F1 hybrids. Cytogenet. Cell Genet. 26, 22-27.

LOGUE, D.N., HARVEY, M.J.A. (1978). Meiosis and spermatogenesis in bulls heterozygous for a presumptive 1/29 Robertsonian translocation. J. Reprod. Fert. 54, 159-165.

MARUYAMA, Takeo, IMAI, Hirotami T. (1981). Evolutionary Rate of the Mammalian Karyotype.
J. theor. Biol. 90, 111-121.

MAYR, Ernst. (1982). Processes of speciation in animals.
IN: "Mechanisms of speciation". 1-19. (de Bavigozzi) 1982. Alan R. Liss

MAYR, Ernst. (1974). Populations, espèces et évolution.
Hermann - Paris.

MAYR, Ernst. The bearing of the new systematics on genetical problems the nature of species.

MICHA, J.C. (1979). Systématique animale, règles et principes, notions d'évolution.
FUNDP : notes de cours.

OHNO, S., NAGAI, Y., CICCARESE, S. (1978). Testicular cells lysostripped of H-Y antigen organize ovarian follicle-like aggregates. Cytogenet. Cell. Genet. 20, 351-364.

RYDER, O.A., EPEL, N.C., BENIRSCHKE, K. (1978). Chromosome banding studies of the Equidae.
Cytogenet. Cell Genet. 20, 323-350.

SHORT, R.V., CHANDLEY A.C., JONES, R.C., ALLEN, W.R. (1974).
Meiosis in interspecific equine hybrids.
Cytogenet. Cell genet. 13, 465-478.

STAM, P. (1979). The existence of stable translocation polymorphisms. Genetica. 50,2, 149-158.

WHITE, M.J.D. (1969). Chromosomal rearrangements and speciation in animals. Ann. Rev. Genet. 3, 75-98.

WHITE, M.J.D., (1978). Modes of speciation.
Freeman and Co. - San Fransisco.

WHITE, M.J.D. (1968). Models of speciation.
Science. 159, 1065-1070.

WILSON, A.C., SARICH, V.M., MAXON, L.R. (1974). The importance of gene rearrangement in evolution : evidence from studies on rates of chromosomal, protein, and anatomical evolution.
Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 71, N°8, 3028-3030.

WILSON, AC.C, BUSH, G.L., CASE, S.M., KING, M.C. (1975).
Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution.
Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 72, N°12, 5061-5065.

WURSTER-HILL, D.H., GRAY, C.W. (1973). giemsa banding patterns in the chromosomes of twelve species of cats (Felidae).
Cytogenet. Cell gent. 12, 377-397.

Chapitre II.

BERGER, R. (1972). Etude du caryotype du porc avec une nouvelle technique.
Exp. Cell. RES. 75. 298-300

BERTRAND, M. (1979). Les anomalies chromosomiques chez les mammifères domestiques.
Revue de médecine vétérinaire. Tome CXXX, 3. 313-336

BERTRAND, M. (1979). Les anomalies chromosomiques chez les mammifères domestiques.
Revue de médecine vétérinaire. Tome CXXX, 2. 155-168

BOSMA, A.A. (1978). The chromosomal G-Banding pattern in the wart hog, phacochoerus aethiopicus (Suidae, Mammalia) and its implications for the systematic position of the species.
Gentica. 49,1, 15-19.

BOSMA, A.A. (1976). Chromosomal polymorphism and G-banding patterns in the wild boar (Sus scrofa L.) from the Netherlands.
Genetica. 46, 391-399.

BOSMA, A.A., HAAN, N.A. (de). (1981). The karyotype of Babyrousa babyrussa (Suidae, Mammalian).
Acta Zoologica et pathologica antverpiensia. 76, 17-27.

CZAKER, R., MAYR, B. (1980). Detection of nucleolus organizer regions (NOR) in the chromosomes of the domestic pig (Sus scrofa domestica L.).
Experientia. 36 - Basel. 1356-1357

CHRISTENSEN, K., SMEDEGARD, K. (1979). Brief reports.
Hereditas. 90. 303-304

D'HUART, J.P. (1980). Croisements expérimentaux entre porcs et sangliers. Bruxelles.

EL MASTOUR, A., PERTHUIS, R., POPESCU, C.P. Symposium international sur la gestion et la conservation de la faune sauvage méditerranéenne. Conseil international de la chasse. - Royaume du Maroc.

FÖRSTER, M. WILLEKE,H., RICHTER, L. (1981). Eine autosomale, reziproke 1/16 Translokation bei Deutschen Landrasse Schweinen. Zuchtyg. 16, 54-57.

FRÄDRICH, H. (1972). Porcins et pécaris. Le monde animal. Tome XIII, mammifères 4. Stauffacher s.a. - Zurich.

GIANNONI, M.A., FERRARI, I., GIANNONI, M.L. (1981). Robertsonian fusions and the probable formation of chromosome pair number 2 in the species (Sus scrofa scrofa (wild boar). Rev. Brasil. genet. IV, 4, 643-656.

GROPP, A. (1969). Das Chromosomenkomplement des Wildschweins (Sus scrofa). Experentia. 25, 778.

GUSTAVSSON, I., HAGELTORN, M., ZECH, L. (1976). Identification of the 1/29 translocation in the Swedish Red and White (SRB) cattle breed by utilization of new staining techniques. Heredita. 82. 260-262

GUSTAVSSON, I., HAGELTHORN, M., ZECH, L., REILAND, S. (1973). Identification of the chromosomes in a centric fusion/fission polymorphic system of the pig (Sus scrofa L). Hereditas. 75. 153-155

GUSTAVSSON, I. (1979). Chromosome aberrations and their influence on the reproductive performance of domestic animals - a review. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. 97, 176-195.

GUSTAVSSON, I. HAGELTHORN, M., JOHANSSON, C., ZECH, L. (1972). Identification of the pig chromosomes by the quinacrine mustard fluorescence technique. Exp. Cell. Res. 70. 471-474

HAGELTORN, M., GUSTAVSSON, I. (1973). Giemsa staining patterns for identification of the pig mitotic chromosomes. Hereditas. 75. 144-151

HANSEN-MELANDER, E., MELANDER, Y. (1974). The karyotype of the pig. Hereditas. 77, 149-158.

HANSEN-MELANDER, Eva, MELANDER, Yngve. (1970). Mosaicism for translocation heterozygosity in a malformated pig.
Hereditas. 64, 199-202.

HANSEN, K.M. (1972). The karyotype of the pig (Sus scrofa scrofa domestica), identified by quinacrine mustard staining and fluorescence microscopy.
Cytogenetics. 11, 286-294.

HENRICSON, Bengt, BÄCKSTRÖM, Lennart. (1964). Translocation heterozygosity in a boar.
Hereditas. 52, 166-170.

LIBOIS, R.M. (1982) . Cahiers d'éthologie appliquée - Atlas provisoire des mammifères sauvages de Wallonie.
lere partie Vol 2 supplément 1-2
Institut de Zoologie de l'Université de Liège

HUFTY, M.P., SEDGWICK, C.J., BENIRSCHKE, K. (1973). The karyotypes of the white-lipped and collared peccaries. Aspects of their chromosomal evolution.
Genen Phaenen. 16 (3), 81-86.

INTERNATIONAL WILD BOAR SYMPOSIUM. (1984).
Colloque de l'Inra, N°22.

LEGAULT, C., CARITEZ, J.C. (1982). First results of experiments with chinese pigs in France.
Journée de la recherche porcine en France. 325-326

LIN, C.C., BIEDERMAN, B.M., JOYCE, E., GERHART, S. (1982). The constitutive heterochromatin of porcine chromosomes.
The journal of heredity. 73, 231-233.

LOCNISKAR, F., GUSTAVSSON, I., HAGELTORN, M., ZECH, L. (1976).
Cytological origin and points of exange of a reciprocal chromosome translocation (1 p^-, 6 q^+) in the domestic pig.
Hereditas. 83. 268-275

MARION, Francis. Détermination et estimation du sanglier sur pied.
Connaissance de la chasse. 47.

MARION, Francis. (1982). Le sanglier.
Gerfaut Club Princesse.

MAUGET, R. (1980). Régulation écologique, comportementale et physiologique (fonction de reproduction) de l'adaptation du sanglier (Sus scrofa L.) au milieu.
Thèse doct. Université François Rabelais (Tours).

MAUGET, R., PEPIN, D. (1985). La puberté chez le sanglier : étude préliminaire du rôle de l'alimentation.
XVIIth Congress of the International Union of Game Biologists, Brussels. 191-197

MAUGET, R., CATET, M.C., MARAUD, R., CANIVEC, R. (1977). Etude dynamique et caryotypyque d'une population de sangliers à robe claire.
C.R. Biol SOC. BIOL. VOL. 171 592-596

MAYR, B., SCHLEGER, W. (1980). Cytogenetic investigations in Austrian bulls and boars.
Zbl. Vet. Med. A, 28, 70-75.

MAYR, B., SCHWEITZER, D., GEBER, G. (1984). NOR activity, heterochromatin differentiation, and the Robertosonian polymorphism in Sus scrofa L.
The journal of heredity. 78, 79-80.

Mc CONNELL, J., FECHHEIMER, N.S., GILMORE, L.O. Somatic chromosomes of the domestic pig.
Journal article 81-62 of the Ohio Agricultural Experiment Station.

Mc FEE, A.F., BANNER, M.W. (1969). Inheritance of chromosome number in pigs.
J. Reprod. Fert. 18, 9-14.

Mc FEE, A.F., BANNER, M.W., RARY, J.M. (1966). Variation in chromosome number among European Wild Pigs.
Cytognetics.5, 75-81.

MELANDER, Yngve, HANSEN-MELANDER, Eva. (1980). Chromosome studies in African wild pigs 5Suidae, Mammalia).
Hereditas. 92, 283-289.

MURAMOTO, Jun-Ichi, MAKINO, Sajiro, ISHIKAWA, Tsune, KANAGAWA, Hiroshi. (1965). On the chromosomes of the wild boar and the boar-pig hybrids.
Proc. Jap. Academy. 41. 236-239

POPESCU, C.P., QUERE, J.P., FRANCESCHI, P. (1980). Observations chromosomiques chez le sanglier français.
Ann. Génét. Sél. Anim. 12 (4), 395-400.

POPESCU, C.P., LEGAULT, C. (1980). Une nouvelle translocation réciproque t (4 q^+, 14 q^-) chez le porc domestique.
Annales de génétique et de sélection animale. 11, 4, 361-369.

POPLIN, F. (1979). Origine du mouflon de Corse dans une nouvelle perspective paléontologique : par marronage.
Ann. Génét. Sél. anim. 11 (2), 133-143.

RARY, J.M., HENRY, V.G, MATSCHKE, H., MURPHEE, R.L. (1968). The cytogenetics of swine in the tellico wildlife management area, Tennessee. Journal of heredity. N°59 201-204

RUDEK, Z., KWIATKOWSKA, L. (1983). The possibility of dececting fetal lymphocytes in the maternal blood of the domestic pig, Sus scrofa. Cytogenet.Cell Genet. 36, 580-583.

SPALDING, J.F., BERRY, R.O. (1956). A chromosome study of the wild pig (Pecari angulatus) and the domestic pig (Sus scrofa). Cytologia. 21 81-84

SPITZ, F., PEPIN, D. (1985). Occupation de l'espace par le sanglier en zone de grande culture. XVIIth Congress of the International Union of Game Biologists, Brussels. 953-959

TROSHINA, A.I., TIKHONOV, V.N. (1980). Cytogenetics of five generations of hybrids between wild and domestic pigs differing in karyotype morphology. Genetica. 52/53, 317-326.

TIKHONOV, V.N., TROSHINA, A.I. (1978). Introduction of two Chromosomal Translocation of Sus scrofa nigripes and Sus scrofa scrofa into genome of Sus scrofa domestica. Theor. Appl. Genet. 53, 261-264.

TIKHONOV, V.N., TROSHINA, A.I. (1975). Chromosome translocations in the karyotypes of wild boars Sus scrofa L. of the european and the asian areas of URSS. Theoretical and Applied Genetics. 45, 304-308.

ZIVKOVIC, S. (1971). Chromosome complement of the european wild pig (Sus scrofa L.) Experentia. 27 224-226

ZUROWSKI, W., SIUDOWA, GALKA, B. (1970). Effect of single pig's blood addition on the local wild boar (Sus scrofa) population. IX International Congress of game biologists. 235-238

Chapitre III.

ACKERKNECHT, Eb. Anatomische Unterschiede zwischen Wildschwein und Hausschwein.

EPSTEIN, H., BICHARD, M. ~~Pig~~.
PIG IN: " Evolution on domesticated animal." Ed. IL. MASON. 1984 LONGHAN

VON WOLF HERRE, Kiel. Ist Sus (Porcula) salvanius Hodgson 1847 eine Stammart von Hausschweinen.
Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian Albrechts Universität zu Kiel.

LES RACES PORCINES. (1974). Institut technique du porc, série 11. Paris.

LAHAYE, J., MARCQ, J. (1941). Zootechnie spéciale, hygiène et alimentation. Ed. Duculot - Gembloux.

SCHIMDT, Jonas, KLIESCH, Joachim, GOERTTLER, Victor. (1956). Lehrbuch der Schweinezucht. Paul Parey in Berlin und Hamburg.

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE. (1970). Paul Paray, Hamburg und Berlin.

COURS DE ZOOLOGIE de l'Institut Agronomique de Gembloux.

Chapitre IV.

CAVALIER, SMITH. (1974). Palindromic base sequences and replication of eukaryote chromosome ends. Nature. 250. 467-450

COMMINGS, D.E., OKADA, T.A. (1970). Whole-mount electron microscopy of the centromere region of metacentric and telocentric mammalian chromosomes. Cytognetics. 9, 436-449.

FORD, C.E., CLEGG, H.M. (1969). Reciprocal translocations. Br. med. Bull. VOL. 25 No1 110-114.

HOLMQUIST, G.P., DANCIS, B. (1979). Telomere replication, kinetochore organizers, and satellite DNA evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 76, 9, 4566-4570.

HOLMQUIST, G. (1980). A general model of karyotype evolution. Genetica. 52/53. 151-163

HSU, T.C., PATHAK, S., BASEN, B.M., STARK, G.J. (1978). Induced Robertsonian fusions and tandem translocations in mammalian cell cultures. Cytogenet.Cell Genet. 21, 86-98.

HSU, T.C., PATHAK, S., CHEN, T.R. (1975). The possibility of latent centromeres and a proposed nomenclature system for total chromosome and whole arm translocation.
Cytogenet. Cell Genet. 15, 41-49.

JOHN, Bernard, FREEMAN, Michaël. (1975). Causes and consequences of Robertsonian Exchange.
Chromosoma (Berl.). 52, 123-136

KATO, H., SAGAI, T., YOSIDA, T.H. (1973). Stable telocentric chromosomes produced by centric fission in Chinese Hamster Cells in vitro.
Chromosoma (Berl.). 40, 183-192.

KURNIT, D.M., BROWN, F.L., MAIO, J.J. (1978). Mammalian repetitive DNA sequences in a stable Robertsonian system.
Cytogenet. Cell Genet. 21, 145-167.

LAU, T.F., HSU, T.C. (1977). Variable modes of Robertsonian fusions.
Cytogenet. Cell Genet. 19, 231-235.

Ecologie
F U N
Animale

Chapitre V.

BURKHOLDER, G.D. (1981). The ultrastructure of R-banded chromosomes.
Chromosoma (Berl.). 83, 473-480.

COMMINGS, David E. (1978). Mechanisms of chromosome banding and implications for chromosome structure.
Ann. Rev. Genet. 12, 25-46.

COMINGS, D.E., KOVACS, B.W., AVELINO, E., HARRIS, D.C. (1975).
Mechanisms of chromosome banding.
Chromosoma (Berl.). 50, 111-145.

COMINGS, D.E., AVELINO, Evangelita. (1975). Mechanisms of chromosome banding.
Chromosoma (Berl.). 51, 365-379.

DUTRILLAUX,B., COVIC, M. (1974). Etude des facteurs influançant la dénaturation thermique ménagée des chromosomes.
Exp. Cell Research. 85, 143-153.

DUTRILLAUX, B. (1973). nouveau système de marquage chromosomique : les bandes T.
Chromosoma (Berl.). 41, 395-402.

FORD, C.E., POLLOCK, D.L., GUSTAVSSON, I. (1980). Proceedings of the first international conference fot the standardisation of banded karyotypes of domestic animals.
Hereditas. 92, 145-162.

GOODPASTURE, Carll, BLOOM, Stephen E. (1975). Visualization of nucleolar organizer regions in mammalian chromosomes using silver staining. Chromosoma (Berl.). 53, 37-50.

HANSEN, K.M. (1980). Identification of the X chromosome of the domestic pig (Sus scrofa domestica). Ann. Génét. Sél. Anim. 12 (3), 225-232.

HANSEN, K.M. (1980). The relative lenght of pig chromosomes, and a suggestion for a karyotype system. Ann. Génét. Sél. anim. 12 (4), 313-320.

JORGENSON, K.F., VAN DE STANDE, J.H., LIN, C.C. (1978). The use of base pair specific DNA binding agents as affinity labels for the study of mammalian chromosomes. Chromosoma (Berl.). 68, 287-302.

LICHTENBERGER, M.J. (1983). Quick and reversible staining methods for G and Q-bands of chromosomes. Stain technology. 58, 1. 185-188

LIN, C.C, BIEDERMAN, B.M., JAMRO, H.K., HAWTHORNE, A.B., CHURCH, R.B. (1980) Porcine (Sus scrofa domestica) chromosome identification and suggested nomenclature. Can. J. Genet. Cytol. 22, 103-116.

MAC GREGOR, Herbert,VARLEY, Jennifer. Chromosome banding. Working with animal chromosomes. Ed. Wilz. 41-91

MAC GREGOR, Herbert,VARLEY, Jennifer. Mitotic chromosomes. Working with animal chromosomes. Ed. Wilz. 13-37

Mc KAY, R.D.G. (1973). The mechanism of G and C banding in Mammalian metaphase chromosomes. Chromosoma (Berl.). 44, 1-14.

NAKAGOME, Y., YOKOCHI, T., MATSURBARA, T., FUKUDA, F. (1982). Preservation of whole blood for chromosome analysis. Cytogenet. Cell Genet. 33, 254-255.

OKADA, T.A., COMINGS, D.E. (1974). Mechanism of chromosome banding. Chromosoma (Berl.). 48, 65-71.

PACE, J.W., SRIVASTAVA, P.K., LASLEY, J.F. (1975). G-band patterns of swine chromosomes. The journal of heredity. 66, 344-348.

SCHWEITZEIR, Dieter. (1977). R-banding produced by DNase I Digestion of chromomycin-stained chromosomes.
Chromosoma (Berl.). 64, 117-124.

SEHESTED, Jens. (1974). A simple method for R-banding of human chromosomes, showing a pH-dependent connection between R and G bands.
Humangenetik. 21, 55-58.

VERMA, Ram.S., LUBS, Herbert A. (1976). Additional observations on the preparation of R banded human chromosomes with acridine orange.
Can. J.Genet. Cytol. 18, 45-50.

VERMA, R.S., LUBS, H.A. (1975). A simple R banding technic.
Am J Hum Genet. 27, 110-117.

VAN DE SANDE, J.H., LIN, C.C., JORGENSON, K.F. Reverse banding on chromosomes produced by a Guanosine Cytosine specific DNA binding antibiotic : Olivomycin.
Science.

YUNIS, Jorge J., SANCHEZ, Otto. (1973). G-banding and chromosome structure.
Chromosoma (Berl.). 44, 15-23.