Ann. Génét. Sél. anim., 1969, **1** (4), 315-336.

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

LES CHROMOSOMES DES SUIFORMES

Françoise HULOT

Station centrale de Génétique animale,
Centre national de Recherches zootechniques, 78 - Jouy-en-Josas
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Le caryotype de *Sus scrofa domesticus* est caractérisé par 19 paires de chromosomes dont la morphologie permet un classement précis.

Les tests cytologiques utilisés pour la détermination rapide du sexe (chromatine de Barr, appendices nucléaires) donnent des résultats variables selon les tissus utilisés.

Les recherches portant sur les anomalies sont peu nombreuses. Elles concernent la léthalité embryonnaire ($3n$, $4n$, $2n/3n$, délétion), les troubles de la fertilité chez le verrat (translocation hétérozygote, spermatogenèse perturbée), l'intersexualité. Celle-ci, assez fréquente, a fait l'objet de récentes recherches caryologiques. Les intersexués présentent des formules chromosomiques variées : XX (masculinisation par un gène d'intersexualité autosomal et récessif), XY (syndrome dit du « testicule féminisant »), XXY et XXXY/XXY (syndromes homologues à celui de Klinefelter), XX/XY (freemartinisme).

Le nombre chromosomique de quelques autres *Suiformes* a été défini : *Sus scrofa L.* ($2n = 36$ ou 37) variations attribuées à un polymorphisme chromosomique, *Dicotyles tajacu* et *angulatus* ($2n = 30$), *Hippopotamus amphibius* ($2n = 36$).

INTRODUCTION

Les études chromosomiques des *Suiformes* se sont développées parallèlement à celles des *Ruminants* (HULOT et LAUVERGNE, 1967) depuis le début du XXe siècle. La similitude de leurs progressions est due à l'amélioration générale des méthodes d'investigations. Bien que quelques auteurs se soient intéressés aux espèces sauvages du genre *Sus*, aux *Dicotyles* et même à la famille des *Hippopotamidae*, seul le Porc domestique, *Sus scrofa domesticus L.* a fait l'objet de recherches approfondies (cf. tabl. I pour classification).

TABLEAU I

Classification des Suiformes
selon FRECHKOP (1955)

Ordre des *Artiodactyles*

Sous-ordre des *Suiformes*

1. Famille = *Hippopotamidae*

Genre = *Hippopotamus*	espèce = *amphibius**
Choeropsis	*liberiensis*

2. Famille = *Suidae*

Sous-famille des *Suinae*

Genre = *Sus*	espèce = *scrofa**
	*vittatus**
	cristatus
	*leucomystax**
	verrucosus
	barbatus
	celebensis
Genre = *Porcula*	espèce = *salvania*
Barbirussa	espèce = *barbirussa*
Potamochoerus	espèce = *porcus*
	larvatus
Hylochoerus	espèce = *meinertzhageni*
Phacochoerus	espèce = *aethiopicus*

Sous-famille des *Dicotylinae*

Genre = *Dicotyles*	espèce = *tajacu**
	*angulatus**
	crusniger
	torvus
	nanus
Genre = *Tayassu*	espèce = *pecari*
	labiatus

* Espèces étudiées.

FAMILLE DES *SUIDAE*

SOUS-FAMILLE DES *Suinae*

A. — *Sus scrofa domesticus L.*

I. — *Les chromosomes*

1. *Évolution des techniques caryologiques.*

De 1913 à 1950, les chercheurs utilisent les procédés classiques de l'histologie; ceux-ci ont l'inconvénient de réduire l'investigation aux tissus embryonnaires ou testiculaires qui, seuls, présentent spontanément un nombre suffisant de divisions cellulaires. En outre, cette technique nécessite des coupes sériées et la reconstitution des figures chromosomiques dans l'espace.

De 1950 à 1960, la technique du « squash » supplante les procédés histologiques. Le testicule est toujours utilisé mais les tubes séminifères sont dilacérés. Par sa rapidité d'exécution et la qualité supérieure des préparations, le « squash » marque déjà un net progrès.

A partir de 1960, l'utilisation des cultures cellulaires ouvre des possibilités nouvelles pour l'étude des chromosomes de tissus somatiques variés.

Le détail de l'ensemble de ces techniques est reporté dans le tableau 2; celui-ci est établi dans un ordre chronologique qui permet de dégager les principales étapes.

TABLEAU 2

Caryotype du Porc domestique (Sus scrofa domesticus)
Évolution chronologique des techniques utilisées

Auteurs	Tissus	Techniques	Fixation	Coloration
WODSEDALEK, 1913	Testicule Ovaire Mésonéphros embryonnaire	Coupes paraffine	Bouin-Zenker Tellyesnicky Acide acétique Flemming	Hématoxyline de Heidenhain + Fuchsine acide Hématoxyline Delafield + éosine
HANCE, 1917-1918 .	Testicule Amnios	Coupes paraffine	Flemming	Alun de fer Hématoxyline
KRALLINGER, 1931 .	Testicule	Coupes paraffine		
BRYDEN, 1933. . .	Testicule	Coupes paraffine	2 BD; 2 BDE, 2 BD et Carnoy Flemming	Violet de gentiane
CREW et KOLLER, 1939	Testicule	Coupes paraffine	Minouchi-Champy	Violet de gentiane
MAKINO, 1944*a* . .	Testicule	Coupes paraffine	Champy Flemming	Hématoxyline de Heidenhaim + vert lumière
MELANDER, 1951. .	Testicule	Squash	Éthanol acétique	Feulgen
SACHS, 1954. . . .	Testicule	Squash	Éthanol acétique	Feulgen
SPALDING et BERRY, 1956	Testicule	Squash	Éthanol acétique	Carmin acétique
APARICIO RUIZ, 1960	Testicule	Coupes paraffine Squash	Liquide de Navachine Méthanol Carnoy	Hématoxyline de Heidenhain Orcéine acétique Giemsa Feulgen
RUDDLE, 1961-1964.	Rein Rein fœtal	Culture		Orcéine acétique

TABLEAU 2 (*suite*)

Caryotype du Porc domestique (Sus scrofa domesticus)
Évolution chronologique des techniques utilisées

Auteurs	Tissus	Techniques	Fixation	Coloration
MAKINO, SASAKI, SOFUNI, ISHIKAWA, 1962	Leucocytes	Culture		Dahlia acétique
GIMENEZ MARTIN, LOPEZ SAEZ et MONGE, 1963 . .	Moelle osseuse	Culture (court terme)		
MC CONNEL, FEICHHEIMER et GILMORE, 1963 . . .	Leucocytes	Culture	Méthanol acétique	Feulgen
HENRICSON et BÄCKSTRÖM, 1963*a* 1964*a*.	Testicule	Coupes paraffine Squash	Éthanol acétique	Hématoxyline de Gomori Orcéine
STONE, 1963. . . .	Leucocytes	Culture		Soudan Black B
ANTONIO, 1964, ANTONIO et CASTRUCCI, 1964.	Leucocytes Rein	Culture	Méthanol acétique	Orcéine acétique
BRUYÈRE, LAGNEAU ET MEWISSEN 1965	Sang total ou Leucocytes	Culture	Méthanol acétique	Orcéine acétique
EVANS, 1965. . . .	Sang total	Culture Autoradiographie	Ethanol acétique	Orcéine acétique
HARD et EISEN, 1965	Leucocytes Fibroblastes	Culture		Giemsa
GERNEKE, 1964*a*-1967	Moelle osseuse	Culture (court terme)	Méthanol acétique	May-Grünwald Giemsa
BRUYÈRE, 1966 . .	Leucocytes	Culture Autoradiographie		Orcéine acétique
MC FEE, BANNER et RARY, 1966 . . .	Leucocytes	Culture	Éthanol acétique	Orcéine acétique
MCFEELY, 1966 . .	Blastula	Culture (court terme)	Méthanol acétique	Giemsa
GIMENEZ MARTIN, LOPEZ SAEZ, 1966	Moelle	Culture (court terme)	Éthanol acétique	Orcéine acétique
VOGT, 1967	Leucocytes	Culture	Éthanol acétique	Orcéine acétique
CORNEFERT JENSEN, HARE et ABT, 1968	Leucocytes	Culture Autoradiographie		Giemsa

2. *Le nombre de chromosomes.*

Bien que WODSEDALEK (1913), ait trouvé un nombre diploïde de 18 chromosomes chez le mâle et 20 chez la femelle, les auteurs suivants s'accordent pour reconnaître au nombre diploïde de l'espèce la valeur de 38 ou 40 (tabl. 3). Toutefois, HANCE, 1917, attribue à la lignée germinale un nombre fixe de 40 chromosomes et à la lignée somatique un nombre variant entre 40 et 58.

Pendant 30 ans, la polémique concernant le nombre chromosomique reste vive. Il faut attendre 1960 et l'utilisation des cultures pour que l'accord se réalise sur le chiffre définitif de 38 chromosomes et que la variabilité éventuelle des résultats obtenus soit imputée, non pas à des différences inter-raciales comme le pensait KRALLINGER (1931) mais à des défauts de techniques.

Toutefois, une réserve semble devoir être faite en ce qui concerne une vieille race suédoise « *Old Swedish* » dans laquelle MELANDER (1951) note un nombre diploïde de 30 chromosomes. Chez les Hybrides *Yorkshire* × *Old Swedish*, cet auteur trouve une gamme comprise entre 30 et 36 chromosomes alors que SACHS (1954) sur des animaux de même race et des hybrides similaires, établit un caryotype uniforme de 40 chromosomes.

TABLEAU 3

Étapes chronologiques de l'étude du nombre chromosomique du Porc domestique (Sus scrofa domesticus)

Races	Tissus	2*n*	X	Y	Auteurs	Dates
Poland-China . .	Testicule Mésonéphros embryonnaire	♂ = 18 ♀ = 20	ovale	o	WODSEDALEK	1913
Berkshire . . . . Poland-China . . Jersey-Red . . .	Amnios Différents tissus embryonnaires	40 à 58			HANCE	1917 1918
Race locale (All.) Berkshire	Testicule	38 38	long	?	KRALLINGER	1931
Large White. . . Yorkshire	Testicule	38	le + long	le + petit	BRYDEN	1933
Race locale (All.). Berkshire.	Testicule	38 38			HILLEBRAND	1936
Large White. . . .	Testicule	38	ST ou SM moyen	ST ou T	CREW et KOLLER	1938- 1939
White Yorkshire . Race locale (Jap.)	Testicule	40 40	T ou ST long	le + petit	MAKINO	1944*a*, *b*, 1949- 1951 1956
Yorkshire . . . . Old Swedish . . . Hybride	Testicule	38 30 30 à 36			MÉLANDER	1951

TABLEAU 3 (*suite*)

Étapes chronologiques de l'étude du nombre chromosomique du Porc domestique
(Sus scrofa domesticus)

Races	Tissus	2*n*	X	Y	Auteurs	Dates
Old Swedish . . .	Testicule	40			SACHS	1954
Old Sw × Yorkshire		40				
Old Sw × Large White		40				
Chester White . .	Testicule	40	long	petit	SPALDING et BERRY	1956
Poland China . .		40				
Duroc Jersey. . .		40				
Hampshire. . . .		40				
Rubia (race ibérique).	Testicule	40			APARICIO RUIZ	1960
Hampshire. . . .	Rein (lignée cellules) Leucocytes	38	SM-M moyen	SM petit	RUDDLE	1961
Yorkshire	Leucocytes	38	SM moyen	M le + petit	MAKINO, SASAKI, SOFUNI, ISHIKAWA	1962
Large White . . .	Moelle	38	SM-M moyen	SM-M le + petit	GIMENEZ-MARTIN LOPEZ-SAEZ IDEM + MONGE	1962 1963
Swedish Landrace	Testicule	38	SM moyen	SM petit	HENRICSON et BÄCKSTRÖM	1963*a* 1964*a*
Yorkshire	Leucocytes	38	SM moyen	M petit	MCCONNEL, FECHHEIMER et GILMORE	1963
Landrace		38				
Poland China . .		38				
Berkshire		38				
Duroc		38				
Hampshire. . . .		38				
Hampshire. . . .	Leucocytes	38	ST moyen	SM long	STONE	1963
Reggiana	Cellules rénales Leucocytes	38	SM moyen	SM petit	ANTONIO ANTONIO et CASTRUCCI	1964 1964
Large White. . .	Moelle osseuse	38	M moyen	M le + petit	GERNEKE	1964*a* 1967
Yorkshire	Lencocytes Fibroblastes					
Landrace × Minnesota Black . . .		38	M moyen	M le + petit	HARD et EISEN	1965
Yorkshire	Leucocytes Fibroblastes	38	SM moyen	M petit	GIMENEZ-MARTIN LOPEZ SAEZ	1966
	Leucocytes	38			LODJA	1966
Pittman-Moore . .	Leucocytes	38	SM moyen	M petit	MCFEE, BANNER et RARY	1966

TABLEAU 3 *(suite)*

Étapes chronologiques de l'étude du nombre chromosomique du Porc domestique
(Sus scrofa domesticus)

Races	Tissus	2*n*	X	Y	Auteurs	Dates
Yorkshire	Blastocytes	38	SM moyen	M petit	McFeely	1966
Large White . . .	Leucocytes Tissu embryonnaire	38	SM moyen	M petit	Bomsel-Helmreich	1967
Hampshire. . . .	Leucocytes	38	SM moyen	M petit	Vogt	1967
Hampshire. . . . Yorkshire	Leucocytes	38	SM moyen	M petit	Cornefert-Jensen, Hare et Abt	1968

Légende : ST = subtélocentrique
SM = submédian
M = médian
T = télocentrique.

3. *Caryotypes.*

Outre l'observation subjective de la morphologie des chromosomes, des techniques biométriques ont été appliquées, tendant à caractériser un chromosome ou un groupe de chromosomes par des mesures de longueur, des index centromériques et à leur attribuer des paramètres statistiques (Hance, 1917; McConnel *et al.*, 1963; Antonio, 1964; Ruddle, 1964; Cornefert-Jensen *et al.*, 1968). La technique histo-autoradiographique utilisant l'incorporation de la thymidine tritiée facilite l'identification de l'un des X qui, du fait de sa réplication tardive, subit un marquage radioactif électif (Evans, 1965; Bruyère, 1966; Cornefert-Jensen *et al.*, 1968).

Les interprétations caryologiques des auteurs postérieurs à 1960 seront seules envisagées ici car elles sont le résultat d'analyse de figures métaphasiques de bonne qualité.

Si l'accord semble réalisé sur certains ensembles de chromosomes, il n'existe pas, à l'heure actuelle, un idiogramme de référence comme chez les humains.

a) *Les autosomes.* — Les divers schémas proposés répartissent les chromosomes en 2 groupes (fig. 1).

Le 1er *groupe*, composé de 12 paires à centromère plus ou moins médian ou submédian, comprend 3 sous-groupes :

1 paire de grands chromosomes à centromère submédian, reconnue par tous les auteurs (n° 1);

9 paires à centromère submédian, médian ou subtélocentrique, dont le classement est délicat et encore controversé (nos 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10).

1re interprétation : Les 9 paires forment une série de longueur régulièrement décroissante (MAKINO et *al.*, 1962; MCCONNEL et *al.*, 1963; CASTRUCCI et ANTONIO, 1964; HENRICSON et BÄCKSTRÖM, 1963*a*, 1964*a*; HARD et EISEN, 1965; LODJA, 1966; BOMSEL-HELMREICH, 1967). L'appariement des chromosomes en couples est rendu possible par l'examen soigneux de la position du centromère.

2e interprétation : Les 9 paires sont scindées en 2 séries : 4 paires + 5 paires (GIMENEZ-MARTIN *et al.*, 1962; STONE, 1963; GERNEKE, 1964*a*), ou en 3 séries (GIMENEZ-MARTIN, 1966).

3e interprétation : RUDDLE (1964) s'appuie sur des données biométriques pour répartir ces 9 paires en 3 séries :

la 1re formée par 2 paires de grande longueur et nettement submétacentrique ;

la 2e composée de 12 chromosomes presque métacentriques de taille régulièrement décroissante. MCFEE *et al.* (1966) et VOGT (1967) précisent ce schéma en les appariant;

la 3e est représentée par la paire n° 10 qui est caractérisée par une constriction au niveau du centromère. MCFEELY et HARE (1966) l'intègre dans la 2e série. BOMSEL-HELMREICH (1967), sans en faire l'objet d'un groupe particulier, signale l'existence constante de cette structure et souligne que la fragilité de ce chromosome est à l'origine du désaccord sur le nombre diploïde $2n = 38$ ou 40;

2 paires de petite taille à centromère médian (les 11e et 12e).

Tout ce 1er groupe a été remanié par CORNEFERT-JENSEN *et al.* (1968). En s'appuyant sur des données biométriques, ils classent ces 12 paires de chromosomes en 3 ensembles distincts : métacentriques (3 paires), submétacentriques (6 paires), subtélocentriques (3 paires) ce qui bouleverse certains des sous-groupes précédemment décrits.

Le 2e *groupe* composé de 12 chromosomes acrocentriques est divisé d'une part en 3 paires (13, 14, 15), dont l'une de grande taille et les 2 autres difficiles à distinguer entre elles, d'autre part en 3 paires de taille nettement plus réduite (16, 17, 18). Ces autosomes sont les plus courts du caryotype.

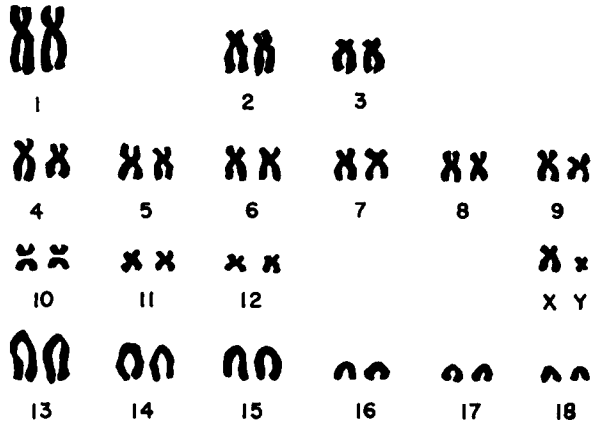

FIG. 1. — *Caryotype du Porc domestique* — Sus scrofa domesticus — *Schéma.*

b) *Les hétérochromosomes.* — L'hétérosome X est généralement identifié à un chromosome de taille moyenne. La position du centromère est controversée, médiane pour HARD et EISEN (1965), McCONNEL *et al.* (1963), GERNEKE (1964*a*), subtélocentrique pour STONE (1963), submédiane pour les autres auteurs (EVANS, 1965; GIMENEZ-MARTIN, 1962; RUDDLE, 1964; HENRICSON et BÄCKSTRÖM, 1963*a*; MAKINO, 1962; McFEELY et HARE, 1966; BOMSEL-HELMREICH, 1967; CORNEFERT-JENSEN *et al.*, 1968). Sa morphologie submétacentrique est précisée par des marquages radioactifs (EVANS, 1965), ou par biométrie (RUDDLE, 1964). CORNEFERT-JENSEN *et al.* (1968), en appliquant ces deux techniques, ont pu le détecter et ont tenté de lui attribuer un caractère de reconnaissance objectif. Toutefois, la très grande variabilité de longueur d'un chromosome donné, d'une métaphase à une autre, confère à ces mesures un caractère aléatoire. Ainsi, les valeurs de l'index centromérique fournies par RUDDLE (1964) et CORNEFERT-JENSEN *et al.* (1968) ne sont pas concordantes.

L'hétérosome Y est aisément reconnaissable. C'est le plus petit chromosome du caryotype, submétacentrique pour quelques auteurs et métacentrique pour les autres. STONE (1963) par contre, l'identifie à un grand submétacentrique, de taille proche de la 1re paire.

II. — *Tests cytologiques*

Ces techniques utilisent les phénomènes de dimorphisme sexuel présenté par les noyaux interphasiques de différents types cellulaires et permettent de définir assez rapidement le sexe génétique d'un individu (tabl. 4).

TABLEAU 4

Tests cytologiques (chromatine de Barr et appendices nucléaires) chez le Porc domestique (Sus scrofa domesticus)

Auteurs	Tissus	Sexe cytologique	Résultats
SCHMIDTKE, 1957	Tissu nerveux	Corps de Barr	♀ : 73,4 % ♂ : 3,1 %
CANTWELL, JOHNSTON, ZELLER, 1958	Tissu nerveux	Corps de Barr	♀ : 95,2 % ♂ : 7,2 %
	Tissus non nerveux (foie, cœur, rein, thyroïde, pancréas, surrénales)	Corps de Barr	Nombreuses masses chromatiniennes
HOSHINO et TORYU, 1959	Tissu nerveux	Corps de Barr	♀ : 85,2 % ♂ : 3,4 %
	Tissus non nerveux (surrénales, foie, pancréas, rein, estomac, intestin, muscle, ovaire, utérus)	Corps de Barr	♀ : 30 à 60 % ♂ : 1 à 4 %

TABLEAU 4 (*suite*)

Tests cytologiques (chromatine de Barr et appendices nucléaires) chez le Porc domestique (Sus scrofa domesticus)

Auteurs	Tissus	Sexe cytologique	Résultats
LOCATELLI et QUARENGHI, 1959	Tissu sanguin	Drumsticks	♀ : 1/251 ♂ : 0
KRAFT, 1960	Tissu sanguin	Drumsticks	♀ : 3 % et + ♂ : 0
LÜERS et STRUCK, 1960	Tissu sanguin	Drumsticks	♀ : 0 à 8/500 ♂ : 0
RENTSCH, BRUCHKE et SCHULZ, 1960	Tissu sanguin	Drumsticks	♀ : 1 à 3/200
HAY et MOORE, 1961	Tissu nerveux	Corps de Barr	♀ : 92 % ♂ : 6 %
HILBIG, 1961	Tissu sanguin	Drumsticks Sessile nodules	♀ : 4,6/360 ♂ : 0 ♀ : 2,1/360 ♂ : 0
STRUCK, 1961	Cellules buccales	Corps de Barr	♀ : 2 % ♂ : 0
COLBY et CALHOUN, 1963	Tissu sanguin	Drumsticks	♀ : 1/51 ♂ : 0
WOLLRAB et LICHTNER, 1963	Tissu sanguin	Drumsticks Sessile nodules	♀ : 12/500 ♂ : 0,4/500 ♀ : 6 à 24/500 ♂ : 0 à 8/500
GERNEKE, 1964*a*	Tissu sanguin	Drumsticks Sessile nodules	♀ : 1 à 10/1000 ♂ : 0 à 1/1000 ♀ : 13 à 19/1000 ♂ : 12 à 18/1000
MEUSEL, 1964	Tissu sanguin	Drumsticks Sessile nodules	♀ : 2,06/500 ♂ : 0 ♀ : 3 à 12/500 ♂ : 0 à 2 /500
AXELSON, 1968	Embryons de 2 à 7 jours (nb : 48)	Corps de Barr	♀ : nombreux ♂ : rares et petits

1. *Corpuscule de Barr.*

Cette appellation désigne la chromatine sexuelle intranucléaire découverte en 1949 par BARR et BERTRAM. Cette formation trouvée chez la femelle, correspond à l'un des chromosomes X inactif et se présente sous forme d'une petite masse chromaffine de 1μ environ de diamètre, soit libre dans le nucléoplasme, soit localisée contre la membrane du noyau ou du nucléole.

L'apparition de la chromatine sexuelle est précoce chez le porc. AXELSON (1968) la détecte dans des blastulas de 20 à 50 cellules. La meilleure définition du sexe par l'observation du corps de Barr est obtenue dans les tissus nerveux où il est présent dans environ 90 p. 100 des cellules. Dans les autres tissus, elle est équivoque car de nombreuses masses de chromatine masquent sa présence.

2. *Appendices nucléaires des leucocytes.*

A l'étude du corps de Barr se rattache celle des appendices nucléaires découverts par DAVIDSON et SMITH (1954) dans des polynucléaires neutrophiles du sang. KOSENOW et SCUPIN (1956) classent ces éléments chromaffines en 4 groupes.

A = appendices nucléaires pédiculés « drumsticks » mesurant environ 1,5 μ;
B = appendices nucléaires sessiles « sessile nodules » de même taille;
C = petits clubs « small clubs » inférieurs à 1μ;
D = raquettes « racketts » très rares.

Le rapport de ces quatre éléments serait différent chez les mâles et les femelles et offrirait donc la possibilité d'un diagnostic du sexe. Certains auteurs considèrent le rapport $= \frac{A + B}{C}$ ou simplement la somme A + B. D'autres s'attachent à la seule détection des « drumsticks » A, caractéristiques de la femelle, absents ou très rarement présents chez le mâle. Cet appendice est généralement considéré comme une expression du chromosome X mais sa fréquence n'est pas comparable à celle de la chromatine de Barr (de l'ordre de 1 à 3 % chez la truie). La technique des frottis sanguins, séduisante par sa rapidité d'exécution, satisfait un certain nombre d'auteurs; par contre d'autres contestent son efficacité, alléguant la fréquence trop faible des drumsticks chez la femelle et leur présence parfois constatée chez le mâle.

B. — *Les anomalies de* Sus scrofa

Les anomalies chromosomiques des *Suidae* et des autres espèces domestiques n'ont généralement pas fait l'objet d'investigations approfondies.

Les animaux expulsés avant terme ou de faible viabilité ne subissent pas comme chez les humains un examen caryologique. Rien n'est tenté par les éleveurs pour les maintenir en survie et aucune enquête systématique n'est réalisée par les livres généalogiques.

Il semble que seuls les individus présentant des anomalies anatomiques génitales ou des troubles de la fertilité moins apparents, ayant une incidence sur la reproduction de l'espèce, aient fait l'objet d'études particulières. C'est pourquoi les recherches sur l'intersexualité ont suscité le plus grand nombre de travaux.

I. — *Troubles de la fertilité*

1. *L'intersexualité.*

L'intersexualité a des expressions anatomiques variées. En effet, elle peut se traduire soit par un hermaphrodisme vrai (testicule + ovaire, ou ovotestis), soit par un pseudo-hermaphrodisme femelle (ovaire), soit enfin par un pseudo-hermaphrodisme mâle (testicule), cette dernière forme étant la plus fréquemment rencontrée chez le Porc.

FREUDENBURG en 1968 montre que l'intersexualité atteint une fréquence de 0,002 dans la population porcine germanique. Des pourcentages plus élevés sont rapportés par CANTWELL *et al.*, 1958 (12 % environ) et par POND *et al.*, 1961 (20 % dans des troupeaux isolés).

Les études, dont les résultats figurent dans le tableau 5 ont tout d'abord fait appel uniquement à l'observation de la chromatine sexuelle, puis, dès 1962, à l'examen complémentaire du caryotype.

TABLEAU 5

Intersexualité chez le Porc domestique
Sus scrofa domesticus

Auteurs		Phénotype	Chromatine de Barr. Drumsticks		Sexe caryologique		Interprétation
			Tissus	Rés.	Tissus	Chrom.	
CANTWELL, JONHSTON et ZELLER 1958	4 2 1	pseudo ☿ mâle vrai ☿ dysgénésie gonadique	tissus nerveux foie, cœur, rein, thyr. pancréas, surrénale	+++ +			♀ génétique ou syndrome de Klinefelter
POND, ROBERTS, SIMMONS, 1961	9 1 6	pseudo ☿ mâle vrai ☿ ?	tissus nerveux foie	+++			idem
HILBIG, 1961	7		sang	+			6♀ génétique ? 1♂ ?
MAKINO, SASAKI SOFUNI, ISHIKAWA, 1962	1	pseudo ☿ mâle			leucocytes	XX	♀ génétique
HENRICSON et BÄCKSTRÖM, 1963*b*	1	pseudo ☿ mâle			leucocytes	XX	♀ génétique
GERNEKE, 1964*b*	1	pseudo ☿ mâle	sang	+	moelle	XX	♀ génétique

TABLEAU 5 (*suite*)

Intersexualité chez le Porc domestique
Sus scrofa domesticus

Auteurs		Phénotype	Chromatine de Barr. Drumsticks		Sexe caryologique		Interprétation
			Tissus	Rés.	Tissus	Chrom.	
MEUSEL, 1964	98	pseudo ☿ mâle vrai ☿ dysgénésie gonadique an. castré	sang	o à +++			♀ (40) ♀? (33) ♂ (25)
HARD et EISEN, 1965	1	mâle stérile	cell. buccales	+	leucocytes fibroblastes	XX	♀ génétique
LODJA, 1966	1	pseudo ☿ mâle			leucocytes moelle	XX	♀ génétique
LODJA et RUSZOVA, 1966	1	pseudo ☿ mâle			leucocytes moelle	XX	♀ génétique
MCFEE, KNIGHT et BANNER, 1966	1	pseudo ☿ mâle	sang autres tissus	+	leucocytes	XX / XY 90 % / 10 %	freemartin ?
VOGT, 1966	1				leucocytes	XX	♀ génétique
GERNEKE, 1967	2 1 1 3 1	vrai ☿ pseudo ☿ mâle pseudo ☿ mâle pseudo ☿ mâle peusod ☿ mâle	cell. nerv. sang canauxdéf. cell. nerv. cell. nerv.	+++ + +++ +++ +++	moelle moelle moelle moelle test. rein moelle	XX XX XX XX XX	♀ génétique Syndrome adréno-génital ?
MCFEELY, HARE et BIGGERS, 1967	2	pseudo ☿ mâle			leucocytes moelle fibroblastes	XX	♀ génétique
BREEUWSMA, 1968	1	pseudo ☿ mâle	cell. nerv.	+++	leucocytes	XXY	syndrome de Klinefelter
BRUÈRE, FIELDEN, HUTCHINGS, 1968	1	pseudo ☿ mâle	cell. nerv.	+++	leucocytes	XX / XY	freemartin
GLUHOVSCHI, 1968	8 3				leucocytes moelle	XX XXY	♀ génétique syndrome de Klinefelter
HARVEY, 1968	1	mâle	cell. nerv.	+++	leucocytes	XXY / XXXY 60 % / 17 %	variété de Klinefelter

TABLEAU 5 *(suite)*

Intersexualité chez le Porc domestique
Sus scrofa domesticus

Auteurs		Phénotype	Chromatine de Barr. Drumsticks		Sexe caryologique		Interprétation
			Tissus	Rés.	Tissus	Chrom.	
LODJA, 1968	1	vrai ☿				XX XY	♀ génétique féminisation testiculaire
	?	pseudo ☿ mâle				XX / XY	freemartin
MAIK, JASKOWSKI, 1968	25				leucocytes	XX	♀ génétique
VOGT, 1968	1	pseudo ☿ fem.			leucocytes	XX / XY 94 % / 6 %	freemartin
GLUHOVSCHI, BISTRICEANU, 1969	150	pseudo ☿ mâle	cell. nerv.	+ + +	leucocytes	XX	♀ génétique
		hermaphr. vrai	cell. buccales	+ +	moelle testicule (embryon)	XXY	syndrome de Klinefelter
			cell. vaginales	+ +	peau	XY	féminisation testiculaire

Chromatine de Barr Drumsticks { visible avec pourcentage très significatif. + + +
visible avec pourcentage non significatif. +

— La majorité des intersexués examinés à ce jour, se révèlent être des femelles génétiques bien que la plupart d'entre eux présentent un sexe gonadique typiquement mâle (testicule) ou partiellement masculinisé (ovotestis).

Un certain nombre de mécanismes expliquant l'apparition de cette dualité sont rapportés.

En général, les auteurs s'accordent à penser que ces phénomènes ont un déterminisme génétique et font l'hypothèse d'un « gène d'intersexualité », autosomal et récessif, qui ne s'exprimerait que chez la femelle. Parmi les interprétations les plus récentes, HAMERTON (1968) suggère le mécanisme suivant : les gènes déterminant les caractères mâles et femelles et plus précisément contrôlant la stimulation médullaire ou corticale de la gonade embryonnaire, seraient situés sur X et proches l'un de l'autre. Y agirait comme un « centre de contrôle » déclenchant chez l'individu mâle normal le fonctionnement des « gènes mâles ». HAMERTON suggère alors que chez les intersexués XX, des modificateurs autosomiques tels que le gène motte chez la Chèvre et peut-être un gène similaire chez le Porc, agirait de la même manière que le centre Y de contrôle, en provoquant le fonctionnement de ces gènes mâles.

Des mécanismes plus subtils ont été proposés : translocation partielle de l'hétérosome Y sur le chromosome X au cours de la gamétogenèse mâle conduisant à un zygote à caryotype apparemment femelle, perte d'un Y par un zygote initialement XXY au cours des premières divisions de segmentation, existence d'une mosaïque XX/XY non décelée, les cellules mâles étant trop faiblement représentées.

— Parmi ces intersexués classés en « femelles génétiques », certains n'ont été soumis qu'au test de la chromatine de Barr. Or, la présence de masse chromatinienne ne permet pas d'exclure la possibilité d'une formule XXY analogue au Klinefelter humain comme le supposent CANTWELL *et al.*, 1955, et POND *et al.*, 1961. Des examens caryologiques postérieurs ont permis de vérifier parfois le bien-fondé de cette hypothèse : BREEUWSMA (1968), GLUHOVSCHI (1968 et 1969) décèlent, chez plusieurs intersexués, des caryotypes XXY à 39 chromosomes.

Par ailleurs, HARVEY (1968) met en évidence chez un mâle, possédant un système génital normal avant castration, une mosaïque sanguine 39 XXY/40 XXXY, confirmée par l'apparition de 1 ou 2 corpuscules chromatiniens dans les cellules nerveuses.

— Dans des études récentes, LODJA (1968) et GLUHOVSCHI et BISTRICEANU (1969) trouvent des formules mâles parmi leurs intersexués. Les signes pathologiques de ces animaux sont similaires à ceux du syndrome du « testicule féminisant » comme chez l'homme et le mode héréditaire semble en être dominant autosomal.

— Parfois l'existence simultanée de 2 types cellulaires, mâle et femelle, dans le sang, a été constatée (MCFEE *et al.*, 1966; BRUÈRE *et al.*, 1968; LODJA, 1968; VOGT, 1968). VOGT d'une part, BRUÈRE *et al.* d'autre part, interprètent leurs résultats en faisant l'hypothèse de connections vasculaires intrautérines entre les jumeaux de sexe opposé. Leurs animaux, et probablement bien d'autres intersexués selon eux, seraient simplement des freemartins. Il est à noter toutefois que les anastomoses vasculaires chez le Porc ne semblent pas fréquentes (HUGHES, 1929; BENOÎT, 1964).

2. *Autres troubles.*

a) *Spermatogenèse*

Un petit nombre de travaux ont été réalisés sur la spermatogenèse (WODSEDALEK, 1913; KRALLINGER, 1931; CREW et KOLLER, 1939; APARICIO-RUIZ, 1960).

En 1963 et 1964, HENRICSON et BÄCKSTRÖM ont fait une étude qualitative et quantitative comparée (description des différents types nucléaires, déroulement de la méiose et durée des différents stades) sur des testicules de verrats à fertilité normale et réduite. Ils concluent que la cause première de la stérilité est due à un prolongement statistiquement significatif de la 1re ou de la 2e métaphase de la méiose qui aurait pour effet d'entraîner une perturbation dans la distribution des chromosomes.

b) *Un cas de translocation.*

Le caryotype des cellules sanguines d'un verrat dont les portées sont réduites de 50 p. 100 (HENRICSON et BÄCKSTRÖM, 1964), indique un réarrangement structural caractéristique et constant : les 3/4 d'un télocentrique sont transférés sur un petit métacentrique. C'est le seul cas de translocation hétérozygote connu jusqu'à présent.

II. — *Autres anomalies chromosomiques*

Elles constituent la partie la plus réduite de la cytogénétique des *Suinae.*

A l'exception de VOGT (1967) qui attribue un caryotype normal à 2 porcs de race Hampshire manifestant une imperforation anale et de CIMPEANU *et al.* (1967) qui ne détectent aucune anomalie chromosomique chez un porc méningocèle, toutes les recherches ont porté sur les embryons.

La triploïdie est fréquente chez les fœtus de truie (THIBAULT, 1959; HUNTER, 1967). Elle est réalisée par un mécanisme de digynie ou dispermie et intervient notamment lors de fécondations tardives. Ces œufs triploïdes sont capables d'un début de développement (6 % de fœtus $3n$ au 17e jour) puis meurent rapidement (BOMSEL-HELMREICH, 1961). En utilisant du sperme colchiciné, HAGGQUIST et BANE (1951) et MÉLANDER (1951) pensaient avoir obtenu des triploïdes viables, mais la formule $3n$ de ces animaux n'est pas vérifiée.

MCFEELY (1968) montre que 2 à 3 p. 100 des blastocytes de 10 jours sont en dégénérescence et que 10 p. 100 environ possèdent des défauts chromosomiques : $3n$ (XXX — XXY — XYY), $4n$ (XXYY), $2n/3n$ (XX/XXX), ou délétion. Sachant que la mortalité embryonnaire dans la 1re moitié de la gestation est d'environ 33 % (HANLEY, 1961), il conclut qu'un tiers environ des avortements aurait une cause chromosomique.

C. — *Sus scrofa L.*

Des examens chromosomiques ont été réalisés sur une race locale de porcs sauvages européens (sanglier) (MCFEE *et al.*, 1966; RARY *et al.*, 1968). Des cultures leucocytaires montrent la présence chez le mâle comme chez la femelle d'un nombre diploïde de 36 ou 37 (tabl. 6).

Chez les animaux à 36 chromosomes, l'appariement en 18 couples est aisé. Une paire de submétacentriques remplace ainsi 2 paires de télocentriques par rapport à *Sus scrofa domesticus.* Chez les individus à 37 chromosomes, un submétacentrique se substituerait à 2 télocentriques non homologues.

Les produits de croisements variés entre des animaux à 36, 37 et 38 chromosomes sont tous fertiles (MCFEE et BANNER, 1969). Ces hybridations réussies jointes aux observations caryologiques suggèrent que le matériel héréditaire a subi un simple remaniement morphologique (polymorphisme chromosomique). Dans ces conditions des individus à nombre impair de chromosomes ont donc une méiose impliquant l'apparition d'un trivalent et conduisant à des gamètes fonctionnels. En terme de phylogénèse, la race domestique serait issue de la race sauvage par l'éclatement centrique d'une paire de chromosomes submétacentriques.

TABLEAU 6

Rappel de la formule chromosomique de différents Suinae *à l'exclusion du Porc domestique* Sus scrofa domesticus

Classification	Tissus	2n	X	Y	Auteurs
FAMILLE DES *SUIDAE*					
Dicotyles tajacu	testicule	30	?	?	KRALLINGER, 1936
Dicotyles angulatus . .	testicule	30	?	?	SPALDING et BERRY, 1956
Sus vitattus leucomystax	testicule leucocytes	40 38	X SM (moyen)	Y M (petit)	MAKINO, 1946 MURAMOTO, MAKINO, ISHIKAWA, KANAGAWA, 1965
Sus scrofa L. (*) . . .	leucocytes	36	SM	M	MCFEE, BANNER et RARY, 1966
Hybride (*Sus scrofa L.** × *Sus scrofa domesticus*)	leucocytes	37	SM	M	RARY, VERNON, MATSCHKE et MURPHREE, 1968
FAMILLE DES *HIPPOPOTAMIDAE*					
Hippopotamus amphibius L..	moelle	36	SM (moyen)	SM (petit)	GERNEKE, 1965

* Lignée de Sangliers (European wild swine) élevée dans une réserve du Tennessee.

D. — *Sus Vittatus Leucomystax*

Une 1re étude histologique de testicule (MAKINO, 1946) attribue à cette espèce 40 chromosomes. L'utilisation de techniques modernes de cultures sanguines (MURAMOTO *et al.*, 1965) conduit à la définition d'un caryotype à 38 chromosomes, analogue à celui du Porc domestique (tabl. 6).

SOUS-FAMILLE DES *DICOTYLINAE*

A. — *Dicotyles Tajacu*

KRALLINGER (1936) caractérise cette espèce par le nombre $2n = 30$ à partir des résultats d'un examen histologique de testicule (tabl. 6).

La description du caryotype est brève : 2 grandes paires de chromosomes, l'une métacentrique, l'autre submétacentrique et 13 paires de plus petite taille et de longueur décroissante. Il n'identifie pas les hétérochromosomes.

B. — *Dicotyles angulatus*

Des squashes de tissu testiculaire, réalisés sur une espèce très voisine, sinon identique à la précédente (SPALDING et BERRY, 1956) mettent également en évidence un nombre chromosomique de $2n = 30$ (tabl. 6).

Les chromosomes peuvent être classés en 4 groupes : 2 grands métacentriques, 2 grands submétacentriques, 12 métacentriques, beaucoup plus petits, 14 punctiformes. Les chromosomes sexuels ne sont pas identifiés.

Il faut noter que les examens caryologiques consacrés au genre *Dicotyles* sont déjà anciens et que l'application des techniques modernes de cultures cellulaires à ces mêmes animaux permettrait l'acquisition d'informations plus précises.

FAMILLE DES *HIPPOPOTAMIDAE*

Hippopotamus amphibius

Cette espèce a fait l'objet d'une seule étude. Un examen cytologique montre la présence de drumsticks dans 64 p. 100 des polynucléaires neutrophiles à caryotype femelle. Chez le mâle, de petites formations vacuolaires sont détectables, dues peut-être à des artefacts (GERNEKE, 1965).

Le nombre chromosomique de l'espèce, déterminé sur cellules de moelle osseuse, est de 36 chromosomes non télocentriques (tabl. 6). Leur subdivision en 4 groupes tient compte de la longueur et de l'estimation de l'index centromérique.

Les centromères de l'hétérosome X, de taille moyenne, et de l'hétérosome Y, le plus petit du caryotype, sont submédians.

CONCLUSION

Cette revue montre la carence des travaux caryologiques consacrés aux *Suiformes* autres que *Sus scrofa domesticus L.* Afin de faciliter l'établissement de la phylogenèse de ce sous-ordre, l'extension des investigations aux autres espèces est particulièrement souhaitable.

En ce qui concerne *Sus scrofa domesticus*, son caryotype, maintenant bien connu, autorise des recherches s'apparentant à celles conduites en cytogénétique humaine.

Reçu pour publication en novembre 1969.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Mme O. BOMSEL-HELMREICH et M. P.-C. POPESCU dont les remarques nous ont été précieuses.

SUMMARY

THE CHROMOSOMES OF SUIFORMS

All the documents devoted to chromosomic examination of *Suiforms* (Table 1), and especially those of the domestic pig, are reviewed in this memorandum. The normal animal is characterized by 38 chromosomes, a number recognized rather late (1960) (Table 3) because of the utilization of cellular structures (Table 2). The karyotype (Fig. 1) includes 12 pairs of centromere chromosomes approximately submetacentric or metacentric, and 6 pairs of terminal centromere chromosomes. The medium size, submetacentric X heterosome has been clearly identified by autoradiography. The metacentric or submetacentric Y heterosome is the smallest element in the karyotype. Cytological tests (Table 4) have also been used to determine the genetic sex. Barr's chromatin, detected precociously (20-cell blastulas), is present in 90 per cent of the nervous cells of the trout. The hematological technique is based on observation of different types of nuclear appendices (drumsticks, sessile nodules) which the polymorphonuclear neutrophils present. This technique is very widely used, and gives results which are rapid but discutable.

Chromosomic anomalies in the pig have not been thoroughly studied, and karyological research almost exclusively concerns fertility disorders.

The rather frequent intersexuality (Table 5) found in this species (up to 20 %) is expressed anatomically in various ways (true hermaphrodism, male and female pseudo-hermaphrodism). A large number of intersexual animals have an XX karyotype, and most authors assume that an autosomal, intersexual gene, with recessive action limited to the female sex, is responsible for the anomaly. Some XY animals present pathological signs similar to those of " testicular feminization ", which is dominant and hereditary. Other intersexual individuals have a 39-chromosome karyotype, and a XXY sex formula which resembles Klinefelter's syndrome of man. Lastly, some chimeric XX /XY blood formulas have been found which are attributed to freemartinism.

Studies concern other sexual disorders such as translocation accompanied by semi-fertility, and several cases of disordered spermatogenesis in the boar.

Also, triploidy is frequent in foetuses and is lethal. Aberrant formulas ($4n$, $2n$ /$3n$, deletion), said to be the origin of some miscarriages, have been discovered in blastocytes.

All research done on *Suiforms* other than *Sus scrofa domesticus L.*, only concerns determination of the chromosome number (Table 6), and possibly establishment of the karyotype:

— *Sus scrofa domesticus L.*: $2n = 36$ or 37. Products of crossings between 36, 37, or 38-chromosome animals are fertile. This chromosomic polymorphism is due to centric rupture.

— *Dicotyles tajacu*: $2n = 30$.

— *Hippopotamus amphibius*: $2n = 36$.

A study of this inventory makes clear two possible methods of research: one consists in establishing the *Suiform* chromosome number for phylogenetic purposes; the object of the other would be to make karyologic analyses for *Sus scrofa domesticus L.* homologous to those done for man.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANTONIO E., 1964. Il cariogramma del Suino. *Veter. ital.*, **15**, 925-933.

ANTONIO E., CASTRUCCI G., 1964. I-Cromosomi del Suino. *Atti Soc. ital. Sci. veter.*, **18**, 723-727.

APARICIO RUIZ D., 1960. Estudio citogenetico de la espermatogenesis en el cerdo. *Archos Zootecnia*, **9**, 103-131.

AXELSON M., 1968. Sex chromatin in early pig embryos., *Hereditas*, **60**, 347-354.

BENOÎT, R. 1964. Quelques considérations sur l'hermaphrodisme. *Schweiz. Arch. Tierheilkde*, **106**, 63-73.

BOMSEL-HELMREICH O., 1961. Hétéroploïdie expérimentale chez la truie, IV. *Internation. Congr. Anim. Reprod.*, **1**, 1-4.

BOMSEL-HELMREICH O., 1967. *Triploïdie expérimentale chez quelques Mammifères.* Thèse de Doctorat d'État ès-Sciences naturelles. Faculté des Sciences de Paris, 112 pp.

BOMSEL-HELMREICH O., THIBAULT C., 1967. Anomalies chromosomiques et troubles pathologiques ou sexuels chez les Mammifères. *Ann. Biol.*, **6**, 287-322.

BREEUWSMA A. J., 1968. A case of XXY sex chromosome constitution in an intersex pig. *J. Reproduct. Fertil.*, **16**, 119-120.

BRUÈRE A. N., FIELDEN E. D., HUTCHINGS H., 1968. XX /XY mosaicism in lymphocyte cultures from a pig with freemartin characteristics. *New. Zeal. veter. J.*, **16**, 31-38.

BRUYÈRE P., 1966. Microméthode de culture et de marquage des cellules sanguines chez les animaux domestiques. *Ann. Méd. véter.*, **110**, 201-208.

BRYDEN W., 1933. The chromosomes of the pig. *Cytologia*, **5**, 149-153.

CAMPEANU C., CAMPEANU N., ILIESCU I., 1967. Cariotipul la porc cu meningocel. *Revta Zooteh. Med. veter.*, **1**, 68-74.

CANTWELL G. E., JOHNSTON E. F., ZELLER J. H., 1958. The sex chromatin of swine intersexes. *J. Hered.*, **49**, 199-202.

COLBY E. B., CALHOUN L., 1963. Accessory nuclear lobule on the polymorphonuclear neutrophil leucocyte of domestic animals. *Acta cytol.*, **7**, 346-350.

CORNEFERT-JENSEN FT., HARE W.-C.-D., ABT D. A., 1968. Identification of the sex chromosome of the domestic pig., *J. Hered.*, **59**, 251-255.

CREW F. A. E., KOLLER P. C., 1939. Cytogenetical analysis of the chromosomes in the pig. *Proc. R. Soc. Edinb.*, **59**, 163-175.

EVANS H. J., 1965. A simple microtechnique for obtaining human chromosome preparations with some comments on DNA replication in sex chromosome of the Goat, Cow and Pig. *Exper. Cell. Res.*, **38**, 511-516.

FRECHKOP S., 1955. Sous-ordre des Suiformes, in Grassé. *Traité de Zoologie*, **17**, 509-535. Masson, Paris.

FREUDENBURG F., 1958. Die Bedeutung der Intersexualität beim Schwein als erbliche Geschlechtsmissbildung. *Mh. Vet. Med.*, Leipzig, **13**, 608.

GERNEKE W. H., 1964*a*. The karyotype and neutrophil nuclear appendages of the pig (*Sus scrofa domesticus*). *S. Afr. J. Sci.*, **60**, 373-376.

GERNEKE W. H., 1964*b*. The karyotype of a gonadal male pig intersex. *S. Afr. J. Sci.*, **60**, 347-352.

GERNEKE W. H., 1965. The chromosomes and neutrophil nuclear appendages of *Hippopotamus Amphibius Linnaeus* 1758. *Onderstepoort J. veter. Res.*, **32**, 181-186.

GERNEKE W. H., 1966. Cytogenetics and its replications in veterinary medicine. *J. S. Afr. vet. med. Ass.*, **37**, 466-472.

GERNEKE W. H., 1967. Cytogenetic investigations on normal and malformed animals, with special reference to intersexes. *Onderstepoort J. veter. Res.*, **34** 219-299.

GIMENEZ-MARTIN G,. LOPEZ-SAEZ J. F. 1962. Dotaciones cromosomicas en los Mamiferos domesticos (nota preliminar). *Genet. iber.*, **14** 7-17.

GIMENEZ-MARTIN G., LOPEZ-SAEZ J. F. 1966. Cromosomas de Mamiferos domesticos. *Genet. iber.*, **18**, 1-127.

GIMENEZ-MARTIN G., LOPEZ-SAEZ J. F., MONGE E. G. 1963. Somatic chromosomes of the pig. *J. Hered.*, **53**, 281.

GLUHOVSCHI N., BISTRICEANU M., ROSU M., BRATU M., 1968. Contributions to the study of chromosomal aspects in some reproduction troubles of domestic animals. *VI int. Congr. anim. Reprod.*, **2**, 881-883.

GLUHOVSCHI N., BISTRICEANU M., 1969. Cytogenetic researches on swine intersexuality. *Revta Zooteh. Med. Vet.*, **19**, 52-57.

GOLDMAN I. L., DOBRIANOV D. S., KARLINOV D. V., 1968. Les chromosomes chez le porc. *Svinovodstvo*, **22**, 29-30.

HÄGGQVIST G., BANE A., 1951. Kolchizininduzierte Heteroploidie beim Schwein. *Kgl. svenska Vetenskapsakad. Handl.* Série 4, **3**, 1-14.

HAMERTON J. L., 1968. Significance of sex chromosome derived heterochromatin in Mammals. *Nature*, **219**, 910-914.

HANCE R. T., 1917. The diploid chromosome complexes of the pig (*Sus scrofa*) and their variations. *J. Morphol.*, **30**, 155-202.

HANCE R. T., 1918. Variations in somatic chromosomes. *Biol. Bull.*, **35**, 33-37.

HANLEY S., 1961. Prenatal mortality in farm animals. *J. Reprod. Fert.*, **2**, 182.

HARD W. L., EISEN J. D., 1965. A phenotypic male swine with a female karyotype. *J. Hered.*, **56**, 255-258.

HARVEY M. J. A., 1968. A male pig with an XXY/XXXY sex chromosome complement. *J. Reprod. Fert.*, **17**, 319-324.

HAY J. C., MOORE K. L., 1961. The sex chromatin in various mammals. *Acta anat.*, **45**, 289-309.

HENRICSON B., BÄCKSTRÖM L., 1963*a*. Spermatocytogenesis in the boar. *Acta anat.*, **53**, 276-288.

HENRICSON B., BÄCKSTRÖM L., 1963*b*. The karyotype of normal pigs and of one intersex. *XI int. Conf. Genet.*, **1**, 137.

HENRICSON B., BÄCKSTRÖM L., 1964*a*. A systematic study of the meiotic divisions in normal and subfertile or sterile boars and bulls. *J. Reprod. Fert.*, **7**, 53-64.

HENRICSON B., BÄCKSTRÖM L., 1964*b*. Translocation heterozygosity in a boar. *Hereditas*, **52**, 166-170.

HILBIG S., 1961. Hämotologische Geschlechtsdiagnose an männlichen, weiblichen und intersexen Hausschweinen. *Arch. Tierzucht.*, **4**, 343-349.

HILLEBRAND P., 1936. *Untersuchungen über die Chromosomem bei drei verschieden Rassen von Hausschweinen*. Diss. Friedrich Wilhelms Univ., Breslau.

HOSHINO T., TORYU Y., 1959. Sex chromatin in domestic animals. *Tohoku J. agric. Res.*, **4**, 113-125.

HSU T. C., BENIRSCHKE K., 1967. *An atlas of mammalian chromosomes.* **1**, Springer Verlag, New-York.

HUGUES W., 1929. The freemartin condition in swine. *Anat. Rec.*, **41**, 213-245.

HUNTER R. H. E., 1967. The effects of delayed insemination on fertilization and early cleavage in the pig. *J. Reprod. Fert.*, **13**, 133-147.

JOHNSTON E. F., ZELLER J. H., CANTWELL G., 1958. Sex anomalies in swine. *J. Hered.*, **49**, 255-261.

KOSENOW W., SCUPIN H., 1956. Die Bestimmung des Geschlechts mit Hilfe einer Kernerhangsformel der leukozyten. *Acta Haematol.*, **15**, 349.

KRAFT H., 1960. Ueber das Geschlechtschromatin am Ruhekern von Leukozyten der Säugetiere. *Blut*, **6**, 18.

KRALLINGER H. F., 1931. Cytologische Studien and einigen Haussäugetieren. *Arch. Tiernähr. Tierzucht.*, **5**, 127-187.

KRALLINGER H. F., 1936. Die Chromosomen des Halsbandpekaris. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **24**, 1-10.

LODJA L., 1966. The use of a Cytogenetical Method in the Study of Congenital Anomalies in Animals (tchèque, rés. angl., all.). *Vet. Med., Praha*, **11**, 467-471.

LODJA L., 1968. Das chromosomale Bild des testikulären Hermaphroditismus bei Schweinen und die Erblichkeit dieser Störung. *VI int. Congr. anim. Reprod.*, **2**, 897-899.

LOJDA L., RUSZOVA M., 1966. Das Chromosenbild beim testikulären Hermaphroditismus des Schweines. *Fortpfl. Besam. Haustiere*, **2**, 374-382.

LÜERS Th., STRUCK E., 1960. Untersuchungen zur geschlechts-spezifischen Struktur der Neutrophilenkerne bei einigen Haustieren (Ziege, Schaf, Schwein, unter Berücksichtigung der Zwitter). *Zool. Anz.*, **164**, 89-103.

MCCONNELL J., FECHHEIMER N. S., GILMORE L. O., 1963. Somatic chromosomes of the domestic pig. *J. anim. Sci.*, **22**, 374-379.

MCFEE A. F., BANNER M. W., 1969. Inheritance of chromosome number in pigs. *J. Reprod. Fert.*, **18**, 9-14.

MCFEE A. F., BANNER M. W., RARY J. M., 1966. Variation in chromosome number among European wild pigs. *Cytogenetics*, **5**, 75-81.

MCFEE A. F., KNIGHT M., BANNER M. W., 1966. An intersex pig with XX/XY leucocytes mosaicism. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **8**, 502-505.

MCFEELY R. A., 1966. A direct method for the display of chromosomes from early pig embryos. *J. Reprod. Fert.*, **11**, 161-163.

MCFEELY R. A., 1967. Chromosome abnormalities in early embryos of the pig. *J. Reprod. Fert.*, **13**, 579-582.

MCFEELY R. A., HARE W. C. D., 1966. Cytogenetic studies of the domestic pig. In L. K. Bustad *Swine in biomedical research*, 13-24. Frayne Printing, Seattle.

MCFEELY R. A., HARE W. C. D., BIGGERS J. D., 1967. Chromosome studies in 14 cases of Intersex in domestic mammals. *Cytogenetics*, **6**, 242-253.

MAIK H., JASKOWSKI L., 1968. Chromosome sex determination of intersexual pigs (*Sus scrofa domesticus*). *VI int. Congr. anim. Reprod.*, **2**, 909-911.

MAKINO S., 1944*a*. Chromosome studies in domestic Mammals. III-The chromosome complex of the pig (*Sus scrofa*). *Cytologia*, **13**, 170-178.

MAKINO S., 1944*b*. A contribution to the study of the chromosomes of domestic Mammals. *Zool. Mag.*, **56**, 8-15.

MAKIBO S., 1946. On the karyological relationship of the domestic swine and Japanese wild boar (jap., rés. angl.). *Kromosomo*, **1**, 12-17.

MAKINO S., 1949. A review on the chromosomes of domestic mammals. *Jap. J. Zootech. Sci.*, **19**, 5-15.

MAKINO S., 1951. *An atlas of the chromosome numbers in animals.* Iowa State College Press, Ames, Iowa, 2nd ed., 282-284.

MAKINO S., 1956. *A review of the chromosome numbers in animals.* Hokuryukan, Tokyo, 175-177; 298-299.

MAKINO S., SASAKI M. S., SOFUNIE T., ISHIKAWA T., 1962. Chromosome condition of an Intersex swine. *Proc. Japan Acad.*, **38**, 686-689.

MELANDER Y., 1951. Polyploidy after colchicine treatment of pigs. *Hereditas*, **37**, 288-289.

MEUSEL H., 1964. Blutmorphologische Untersuchungen auf geschlechtsspezifische kernanhänge an den neutrophilen granulozyten bei schweinezwittern. *Diss. Vet. Med.*, Humbolt Univ. Berlin.

MURAMOTO J., MAKINO S., ISHIKAWA T., KANAGAWA H., 1965. On the chromosomes of the wild boar and the boar-pig hybrids. *Proc. Japan Acad.*, **41**, 236-239.

POND W. G., ROBERTS S. J., SIMMONS K. R., 1961. True and pseudohermaphroditism in swine herd. *Cornell Vet.*, **51**, 394-404.

QUARENGHI F., LOCATELLI A., 1959. Sur la présence de « drumstick » selon Davidson et Smith, dans le noyau des leucocytes polynucléaires neutrophiles chez différentes espèces d'animaux. *XVI internation. vet. Congr.*, **2**, 895-896.

RARY J. M., HENRY V. G., MATSCHKE G. H., MURPHREE R. L., 1968. The cytogenetics of swine in the Tellico Wildlife Management area, Tennessee. *J. Hered.*, **59**, 201-204.

RENTSCH K. J., BRUSCHKE G., SCHULZ F. H., 1960. Ueber morphologische Geschlechtsunterschiede an den Kernen von neutrophilen Granulozyten bei Tieren. *Dtsche Gesundh. Wes.*, **15**, 240-243.

RUDDLE F. H., 1961. Chromosome variation in cell populations derived from pig kidney. *Cancer Res.*, **21**, 885-894.

RUDDLE F. H., 1964. Quantitation and automation of chromosomal data with special reference to the chromosomes of the Hamshire pig (*Sus scrofa*). In R. J. C. HARRIS, *Cytogenetics of cells in culture*, 273-305, Academic Press, New-York.

SACHS L., 1954. Chromosome numbers and experimental polyploidy in the pig. *J. Hered.*, **45**, 21-24.

SCHMIDTKE C., 1957. Ueber die karyologische Geschlechtsdifferenzierung bei Tieren. *Z. Tierzücht. Zücht-Biol.*, **70**, 203-232.

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

STONE L. E., 1963. A chromosome analysis of the domestic pig (*Sus scrofa*) utilizing a peripheral-blood culture technique. *Canad., J. Genet. Cytol.*, **5**, 38-42.

STRUCK E., 1961. Vergleichende Untersuchungen über das « geschlechtschromatin » bei einigen haustieren mit Hilfe des Buccaltests. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **55**, 662-672.

THIBAULT C., 1959. Analyse de la fécondation de l'œuf de la truie après accouplement ou insémination artificielle. *Ann. Zootech.*, **8**, suppl. 165-177.

VOGT D. W., 1966. Cytological observations on an intersex pig. *J. anim. Sci.*, **25**, 252 (abstract).

VOGT D. W., 1967. Chromosome condition of two *atresia ani* pigs. *J. anim. Sci.*, **26**, 1002-1004.

VOGT D. W., 1968. Sex chromosome mosaicism in a swine intersex. *J. Hered.*, **59**, 166-167.

WODSEDALEK J. E., 1913. Spermatogenesis of the pig with special reference to the accessory chromosomes. *Biol. Bull.*, **25**, 8-32.

WOLLRAB J., LICHTNER T., 1963. Ueber die chromosomale Geschlechts-bestimmung bei Haustieren und das verhalten geschlechtssepzifischer Neutrophilenkernanhänge bei normalgeschlechtlichen, kryptorchen und intersexen Schweinen. Zuchthyg., *Fortpfl. Stör. Besam. Haustiere*, **7**, 241-253.