

NOTIONS GÉNÉRALES
DE
GÉNÉTIQUE VÉGÉTALE

DEUXIÈME PARTIE

Etude des Mutations ; Génétique des Œnothères.
Application de la Génétique à l'étude des problèmes de l'espèce
et de l'évolution.
Principes de la Génétique appliquée.



Notes recueillies au cours de
M. R. J. GAUTHERET
Maître de Conférences à la Faculté des Sciences
et publiées par les soins de l'Office de la Recherche Scientifique Coloniale

NOTIONS GÉNÉRALES

DE

GÉNÉTIQUE VÉGÉTALE

Deuxième partie

Etude des Mutations; Génétique des Oenothères; Application de la génétique à l'étude des problèmes de l'espèce et de l'évolution; principes de la génétique appliquée.

Notes recueillies au cours de

M. R.J. GAUTHERET

Maître de Conférences à la Faculté des Sciences

I) GENERALITES

Dans la première partie de cet enseignement, nous avons défini l'importante notion de lignée pure qui est le fondement de toute la génétique. Rappelons que ce terme sert à désigner une collection d'individus identiques les uns aux autres et dont les caractères demeurent immuables dans leur descendance, qu'elle soit croisée ou non.

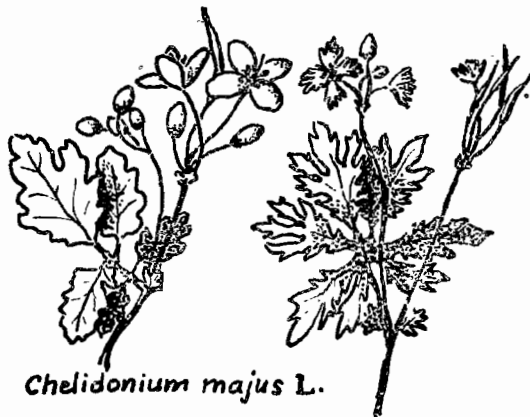
L'étude de la reproduction sexuée nous a permis de préciser la signification de cette notion, en nous montrant qu'un individu appartenant à une lignée pure provient de la conjugaison de deux gamètes ayant le même patrimoine héréditaire et que les gamètes auxquels il donne naissance ont également la même constitution et possèdent donc le même stock de gènes.

Un tel individu résultant de la conjugaison de deux gamètes identiques quant aux gènes s'appelle un homozygote. Théoriquement, la descendance d'un homozygote doit être absolument immuable et jusqu'ici nous avons admis cette règle sans faire aucune réserve.

Or, ceci n'est pas toujours exact, car, en étudiant la descendance d'homozygotes on constate de temps à autre l'apparition d'un individu aberrant, pourvu de caractères nouveaux. L'observation de la descendance de ce nouvel individu montre que, dans certains cas, les caractères nouveaux ainsi créés ne sont pas des anomalies passagères, mais se maintiennent. Il s'agit donc de modifications héréditaires.

A ces changements brusques et héréditaires, on donne le nom de mutations. Les individus qui en sont l'objet sont des mutants.

La mutation est donc une modification qui affecte la lignée germinale. Elle s'oppose à la somation, qui est une modification n'affectant que les cellules somatiques, et qui, par conséquent, ne peut être héréditaire.



Chelidonium majus L.

Ch. laciniatum Mill.

L'existence de mutants est connue depuis fort longtemps. En 1590, SPRENGER remarqua dans un jardin, un pied de chélidoine pourvu de feuilles anormales, dont les folioles étaient plus minces que de coutume et les pétales très découpés; cette chélidoine anormale était la chélidoine laciniée: il s'agissait là d'une mutation de la chélidoine ordinaire (*Chelidonium majus*).

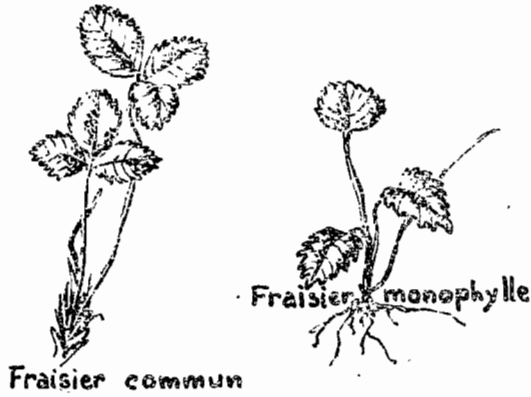
Toutefois, SPRENGER n'a pas saisi le passage de la chélidoine ordinaire à cette forme nouvelle, mais seulement constaté l'existence de la chélidoine laciniée. En 1763, DUCHENE observa dans une culture de fraisières un mutant pourvu de feuilles simples: ce fut le fraisier monophylle. DARWIN, dont nous reparlerons à propos des théories

de l'évolution, connaissait aussi ces variations brusques que représentent les mutations; il les appelait des sports, mais il n'en soupçonnait pas l'intérêt. Ce n'est qu'en 1901 que le botaniste néerlandais Hugo de VRIES comprit la signification de ces variations héréditaires et leur donna le nom de mutations, qui sert depuis à les désigner. De VRIES avait observé dans des jardins abandonnés d'Hilversum des pieds d'une Onagrariée, l'*Oenothera Lamarckiana*, qui semblaient présenter une grande diversité. A côté d'individus typiques, il en trouvait qui différaient par une série de caractères, dimension des fleurs, forme des feuilles, etc ... Il transporta dans son jardin, à Amsterdam, une partie de cette population d'*Oenothera* et constata que, dans la descendance du type normal, il apparaissait de temps à autre une race nouvelle,

analogue à certaines de celles qu'il avait récoltées à Hilversum. En récoltant les graines de ces races nouvelles et en les faisant germer, de VRIES constata que certaines étaient stables, c'est-à-dire que les caractères nouveaux qu'elles possédaient étaient devenus d'emblée héréditaires.

Comme exemple de ces mutants, citons l'*O. gigas*, plante plus grande que l'*O. Lamarkiana*, l'*O. Albida*, pâle et rabougrie, l'*O. Rubinervis*, munie de feuilles à nervures rouges, etc ...

Des recherches modernes ont montré que ces végétaux ont un comportement très particulier dont nous parlerons à la fin de ces leçons, et que divers phénomènes, attribués par de VRIES à des mutations, correspondent en réalité à un processus d'une autre nature.

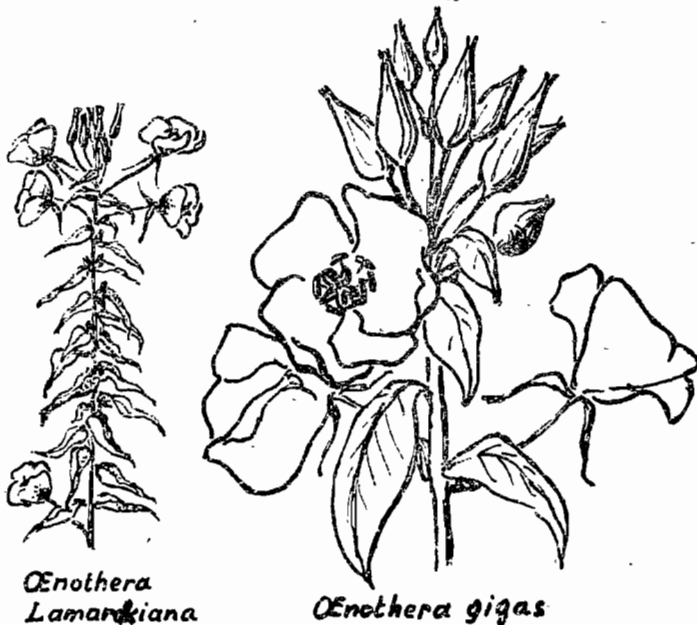


Fraisier commun

Fraisier monophyllé

Mais, certaines de ces transformations brusques observées par de VRIES étaient réellement des mutations.

Obéissant à une tendance chère aux hommes de science, de VRIES tenta de généraliser le phénomène qu'il venait de découvrir et pensa expliquer par une chaîne de mutations l'évolution des organismes que les théories formulées auparavant avaient été impuissantes à faire comprendre. Il fonda ainsi la doctrine mutationniste qui completa très heureusement la théorie de DARWIN et jouit actuellement d'un grand prestige.



Oenothera Lamarkiana

Oenothera gigas

Depuis les études de de VRIES, on a trouvé une foule de mutations chez les plantes les plus diverses; les plus connues sont celles du Muflier, qui produit 5% de mutants, celles de nombreuses Crucifères, celles du *Datura*, etc ... A côté des mutations spontanées, il existe des mutations provoquées que l'on obtient, soit au moyen de certains agents physiques tels que les rayons X ou ultra-violetts soit en utilisant quelques composés chimiques, notamment la Colchicine

II) TERMINOLOGIE

Génétiquement, les mutations se rangent en deux groupes : certaines créent de nouveaux types qui, lorsqu'ils sont à l'état homozygote, peuvent être croisés avec la forme initiale et donnent alors des hybrides mendéliens. L'observation cytologique montre

que les mutations de ce type ne sont liées à aucune modification apparente du stock chromosomique. Etant donné d'autre part que les caractères nouveaux auxquels elles donnent naissance sont allélomorphes des caractères correspondants des plantes primitives, on admet que des mutations de ce type représentent des changements de nature de gènes déterminés, qui acquièrent ainsi de nouveaux états allélomorphes.

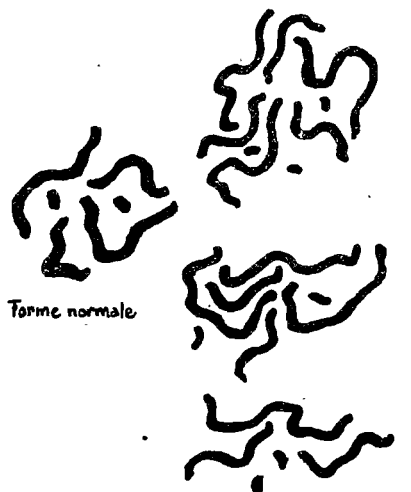
Ceci permet de penser, par voie de conséquence directe, que les différents termes d'une série d'allèles proviennent de mutations successives d'un même gène. Nous verrons quel parti les généticiens ont tiré de ces considérations pour expliquer certains aspects de l'évolution.

A ces mutations, qui portent sur la nature des gènes, on donne le nom de mutations factorielles.

Mutations { Factorielles
Chromosomiques

Il existe d'autres types de mutants qui, croisés avec la variété initiale, ne donnent aucun résultat, ou produisent un hybride dont la descendance est très différente de celle prévue par les lois de MENDEL. Tel est, par exemple, le cas de certains mutants de *Datura*, d'*Oenothères*, de Maïs, etc ... L'examen cytologique comparé de ces mutants et des formes initiales montre que la mutation est liée à une modification visible du stock chromosomique; dans certains cas, il s'agit d'une modification numérique, et l'on constate par exemple, que la garniture chromosomique possède un ou plusieurs chromosomes surnuméraires ou qu'il lui manque au contraire un ou plusieurs chromosomes.

D'autres fois, on n'observe pas de modifications du nombre de chromosomes, mais une altération de certains d'entre eux. Il peut arriver, par exemple, qu'un chromosome soit plus court que son homologue; on dit alors qu'il s'agit d'une déficience. Il existe d'autres types d'altérations, auxquelles on donne le nom d'aberrations chromosomiques.



Divers types de mutants chromosomiques comportant une modification numérique.



Forme normale Forme possédant un chromosome déficient
Exemple de mutation chromosomique ne comportant pas de modification numérique (déficience).

A l'ensemble des mutations qui se traduisent par des modifications du nombre ou de la structure des chromosomes, on donne le nom de mutations chromosomiques.

Nous étudierons successivement les mutations factorielles, puis les mutations chromosomiques. Mais, en examinant les premières, nous serons amenés à considérer quelques aberrations chromosomiques, car les modifications de gènes et les aberrations chromosomiques s'obtiennent souvent dans des conditions analogues et sont parfois même difficilement séparables.

Certains généticiens, et spécialement ceux qui travaillent sur les animaux, adoptent une autre terminologie.

Ils limitent l'application du terme de mutation aux modifications qui affectent la nature des gènes, c'est-à-dire qu'ils désignent ainsi ce que nous avons appelé des mutations factorielles.

Pour désigner les modifications héréditaires qui sont liées à des troubles visibles du stock chromosomique, ils adoptent le terme de changements chromosomiques. Ils groupent enfin toutes ces modifications génotypiques, les unes purement factorielles, les autres chromosomiques, sous le nom de variations héréditaires, qui correspond

Variations héréditaires { Mutations
 Changements Chromosomiques

au terme de mutation envisagé dans son sens le plus large. Cette terminologie est adoptée par la majorité des zoologistes, mais nous retiendrons la première, car c'est la plus employée par les botanistes.

III) ETUDE DES DIVERS TYPES DE MUTATIONS

A) MUTATIONS FACTORIELLES

Les premières mutations factorielles qui furent observées avaient le caractère d'anomalies spontanées dont la signification demeurait inconnue. Il s'agissait là de mutations naturelles.

Par la suite, les généticiens remarquèrent que divers agents physiques, notamment la chaleur, les traumatismes, les radiations du radium, les rayons X et aussi certaines substances sont capables de provoquer des mutations.

La question des mutations devint alors accessible à l'expérimentation. Nous allons étudier ces deux types de mutations: mutations naturelles et mutations provoquées.

I°) Mutations naturelles

a) Exemples: nous avons parlé tout à l'heure de quelques types de mutations spontanées connues depuis longtemps et qui représentent des exemples historiques. Tel est le cas notamment de la Chélideine à feuilles laciniées et du fraisier monophylle. A la suite des travaux classiques poursuivis par de VRIES sur les Oenothères, les généticiens s'attachèrent à étudier la question des mutations et un grand nombre de cas nouveaux furent signalés.

Antirrhinum majus



NORMAL



nicotianoides



globifera

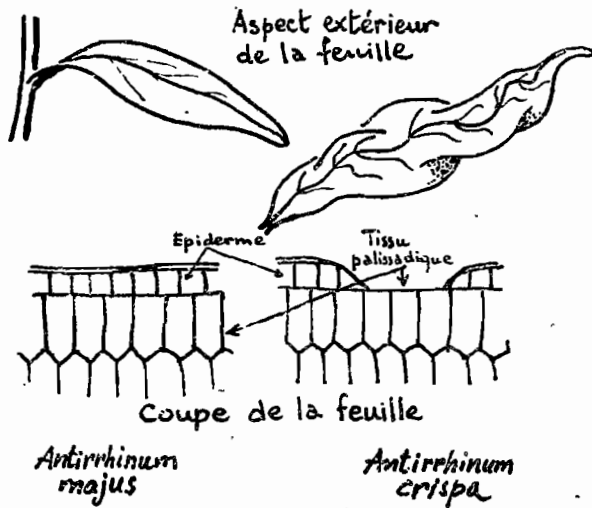
MUTANTS DIVERS

BAUR, qui consacra de nombreuses années à la génétique du muflier, Antirrhinum majus, a observé de nombreuses mutations factorielles. En voici quelques exemples : le mutant globifera possède des fleurs dont les pétales sont réduits à l'état d'écaillés, et qui sont en outre dépourvues d'anthères. Le mutant nicotianoides a des fleurs qui rappellent un peu celles des Nicotiana. Le mutant crispa est pourvu de feuilles frisées, présentant des plages dépourvues d'épiderme, et où le tissu palissadique est à nu. Le mutant chloripetala est pourvu de fleurs dont les pétales ne sont que partiellement soudés.

D'autres mutations obtenues par BAUR portaient sur la couleur des fleurs. A partir de la race normale, il obtint la mutation rubiella, caractérisée par des fleurs rose pâle, la mutation carnea pourvue de fleurs de couleur chair, la mutation carnella, pourvue de fleurs de teinte chair pâle, et d'autres mutations de teintes diverses.

En hybridant ces différentes variétés, on peut constater que tous ces caractères de coloration sont allélomorphes deux à deux, et constituent une série d'allèles. Ces différentes mutations ont donc affecté un gène unique et les divers états allélomorphes

de ce gène représentent un cas de polyallélie.

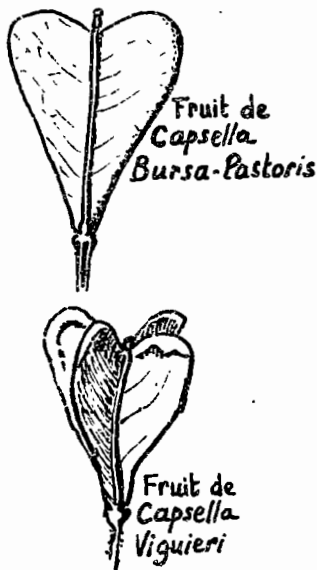


Signalons comme autre mutation factorielle celle de la Capselle bourse à pasteur qui offre un mutant curieux, *Capsella Vigueri* pourvu de fruits à quatre valves alors que la forme primitive a des fruits bivalves.

Le Maïs présente également un grand nombre de formes obtenues par mutations spontanées. Citons par exemple le type *silkless* qui est dépourvu de filaments stigmatiques et la variété *ramosa*, dont l'épi cône émet des branches ramifiées qui portent les caryopses.

Le Tabac, le Frêne, le Noyer, le Datura, ont aussi fait l'objet de mutations factérielles.

On connaît également des mutations factérielles chez les végétaux inférieurs, notamment chez les Champignons. BLAKESLEE, en observant une lignée pure d'un phycomycète, le *Mucor genevensis*, a observé un mutant nain produisant pas d'appareils sexuels et une forme levure caractérisée par un mycélium constitué de cellules arrondies analogues à des levures.



Signalons enfin que, tout récemment, RIZET, au cours de ses recherches sur un Ascomycète, le *Podospora*, a observé de nombreux mutants caractérisés par des mycéliums d'aspects variés,

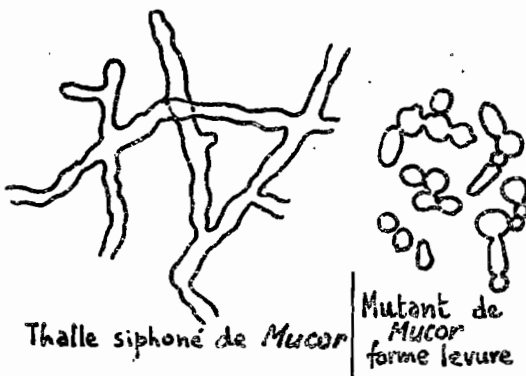
b) Réalité des mutations factérielles : précautions à prendre pour les mettre en évidence.

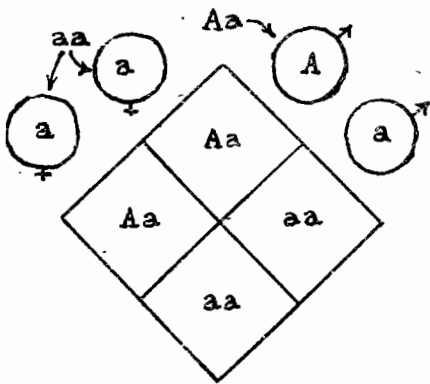
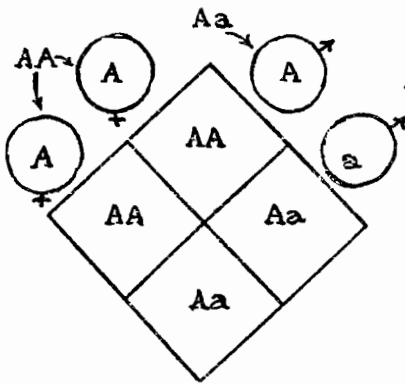
Certains auteurs, notamment JEFFREY et HICKS ont affirmé que les mutations n'existaient pas. Ils estiment que les individus chez lesquels on observe des mutations sont en réalité des hybrides et que les formes nouvelles qui apparaissent spontanément résultent de la manifestation de caractères récessifs demeurés masqués pendant très longtemps par leurs allèles dominants.

Examinons comment il serait possible de justifier cette opinion.

Supposons par exemple deux lignes pures différant par un couple de caractères allélomorphes, l'un de ces caractères étant dominant. L'une des lignes pourra être représentée par AA, la seconde par aa.

Ces deux lignes pures pourront se croiser pour donner une forme hybride Aa. Le caractère a étant récessif, il sera évidemment masqué dans l'hybride. Imaginons en outre cet hybride Aa soit peu répandu et qu'il se reproduise seulement par fécondation croisée. Cette fécondation sera faite presque toujours par des homozygotes AA ou aa. Le résultat du





croisement $Aa \times aa$ sera un mélange des types Aa et aa . Ceci mettra en évidence la nature hybride de Aa . Par contre, le croisement $Aa \times AA$ donnera uniquement la forme Aa dans laquelle le caractère correspondant au facteur a ne sera pas exprimé. Dans ce cas, l'hybride Aa semblera donc se comporter comme un homozygote.

Enfin, il pourra arriver exceptionnellement que deux hybrides soient confrontés. Alors, on obtiendra une descendance typiquement mendélienne qui comportera 25 % d'individus ayant une constitution génétique qui peut être représentée par aa . Dès lors, le caractère récessif qui demeurait peut-être masqué depuis un grand nombre de générations se manifeste enfin, et l'on est tenté d'appeler mutation un phénomène qui, en réalité appartient au domaine de l'hybridation.

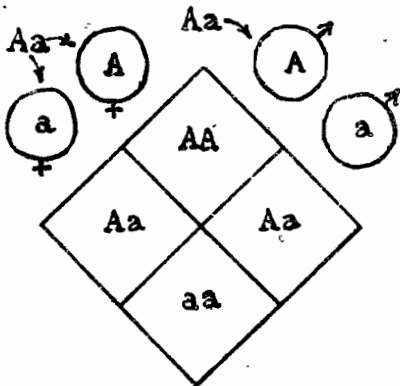
Mais les généticiens n'ont pas commis une erreur aussi grossière. La plupart d'entre eux ont en effet, soigneusement évité toute intervention de processus d'hybridation.

Ils ont en particulier opéré sur des lignées pures dont le caractère homozygote était éprouvé grâce au contrôle rigoureux de l'uniformité de la descendance obtenue par auto-fécondation; ils ont également analysé avec soin le patrimoine héréditaire des organismes étudiés afin de savoir si vraiment le caractère nouveau n'était pas représenté dans leur génotype avant l'apparition du mutant. Ils ont enfin réalisé des observations cytologiques

afin de s'assurer que les mutations constatées ne correspondaient pas à des modifications chromosomiques.

De cette manière, il a été possible d'établir avec certitude l'existence des mutations factorielles.

c) Caractères généraux



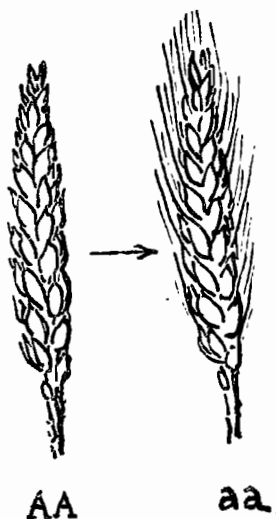
La mutation peut affecter simultanément deux gènes homologues ou plus souvent un seul gène. Nous allons examiner ces deux types de mutations.

1°) Mutation simultanée de deux gènes identiques

Citons comme exemple de mutation portant à la fois sur les deux gènes d'une paire d'homologues, celle qui transforme le Blé Mutique (sans barbes) en Blé barbu.

Etant donné que la forme sans barbes AA domine la forme barbue aa , l'apparition d'individus à barbes exige que les deux gènes AA aient muté simultanément pour donner aa .

2°) Mutation d'un seul gène



Ainsi que nous l'avons indiqué, la plupart des mutations factérielles portent sur un seul gène d'une paire d'homologues. La mutation concernant un végétal homozygote conduit donc à la réalisation d'un hétérozygote à l'égard du facteur muté.

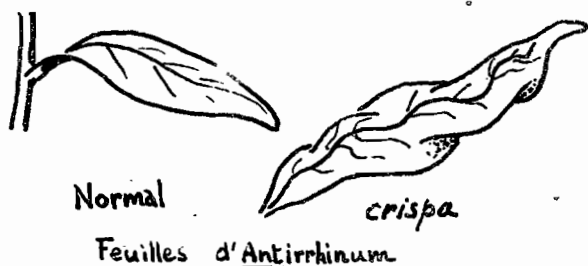
Il peut arriver que le nouvel état du gène ayant subi la mutation domine l'état primitif, et par exemple, qu'un gène a devienne A. On dit alors que la mutation est dominante. Dans d'autres cas, au contraire, le nouvel état du gène est récessif par rapport à l'état primitif. On dit alors que la mutation est récessive.

Nous allons étudier ces deux catégories de mutations:

Mutation dominante

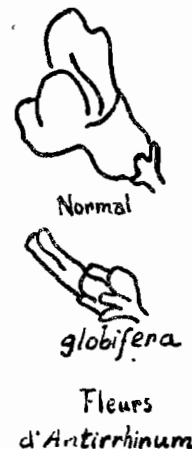
Mutation simultanée de deux gènes chez le Blé.

Dans une mutation dominante, un gène a devient A. Si la plante primitive est un homozygote aa, le mutant est donc, par conséquent, Aa; le caractère correspondant à A devient immédiatement visible. Autrement dit, on perçoit la mutation dès sa réalisation. Tel est le cas de la mutation crispa de l'Antirrhinum, dont nous avons déjà parlé.



Mutations récessives

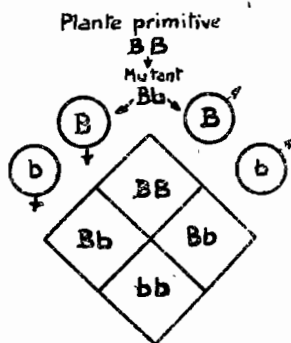
Les mutations récessives sont beaucoup plus fréquentes que les mutations dominantes. On constate en effet que, dans 95% des cas, le nouvel état du gène ayant subi la mutation est dominé par l'état primitif.



était BB. Le mutant est Bb.

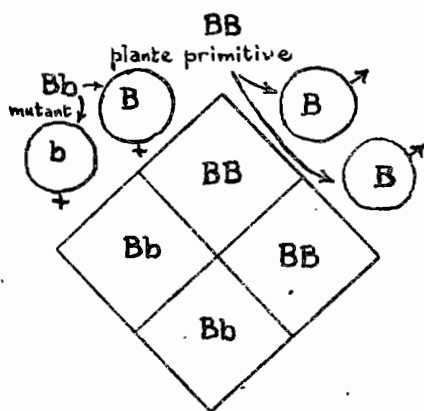
Un gène B devient b. La plante primitive

Le nouveau caractère correspondant à b n'est donc pas immédiatement perceptible; il ne le devient que par la suite lorsque, dans la descendance du mutant, il apparaît un individu possédant le gène muté à l'état homozygote bb.



S'il s'agit d'une plante se reproduisant par auto-fécondation, par exemple d'un Antirrhinum ayant subi la mutation globifera qui est précisément récessive, le caractère résultant de la mutation s'exprime dans la descendance du mutant. En effet, celui-ci que l'on peut schématiser par Bb donne comme descendance 25% du type BB, 50% du type Bb et 25% du type bb. On obtiendra donc immédiatement 25% d'individus homozygotes pour le facteur muté, et qui, par conséquent, présenteront le caractère nouveau.

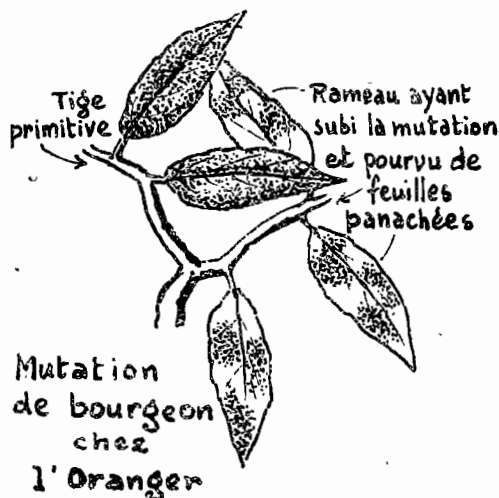
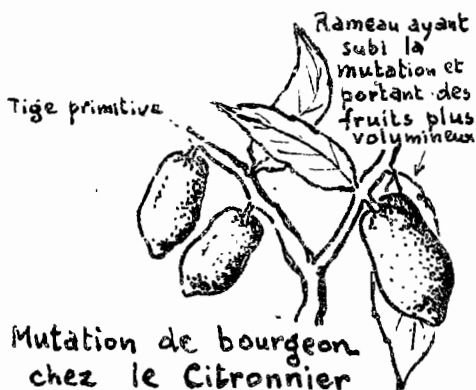
Mais, si le mutant se reproduit exclusivement par fécondation croisée, ce qui est fréquent, la mutation ne sera pas forcément perceptible dans la descendance immédiate du mutant Bb. Il faut en effet, pour qu'elle devienne apparente, que deux gamètes, renfermant le gène muté b, se conjuguent. Or, la mutation étant exceptionnelle, il y a peu de chances pour qu'un mutant Bb soit confronté avec un autre mutant. En règle générale, le mutant Bb est confronté avec un individu normal BB et dans sa descendance, on trouve donc en parties égales les types BB et Bb. Ce n'est que lorsque deux individus Bb sont confrontés qu'on peut voir apparaître le type bb.



On comprend que, dans ces conditions, la mutation récessive puisse ne devenir perceptible que très longtemps après sa réalisation, ou même qu'elle puisse passer complètement inaperçue. Ce sont précisément ces particularités qui ont amené, comme nous l'avons vu précédemment, certains auteurs à douter de la réalité des mutations factorielles et à penser que l'apparition de types nouveaux résulte de la manifestation de gènes récessifs.

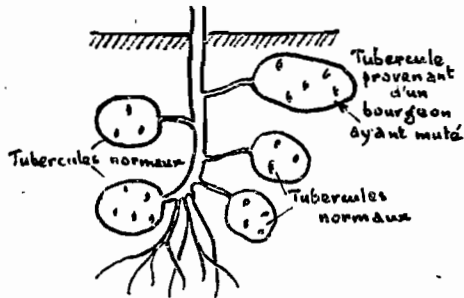
3°) Moment de la mutation : Mutations germinales et somatiques.

Il est très difficile de préciser l'instant auquel s'opère une mutation, surtout lorsqu'il s'agit d'une mutation récessive, puisque, dans ce cas, la mutation ne se révèle que plus ou moins longtemps après avoir été réalisée effectivement. Malgré cela, on est parvenu, dans des cas nombreux, à préciser le moment auquel s'opèrent diverses mutations. En pratique, la mutation peut se produire pendant n'importe quelle phase du développement de la plante. Parfois, elle se traduit par l'apparition, dans la descendance d'un organisme, d'un unique individu anormal. Dans ce cas, la mutation a dû se produire lorsque les gamètes étaient déjà formés, puisqu'un seul d'entre eux présente une anomalie. D'autres fois, c'est une fraction plus ou moins importante de la descendance de l'individu qui est atteinte par la mutation. On doit alors admettre que celle-ci s'est produite avant la formation des gamètes, par exemple, lors du développement des cellules mères des tétraspores, ou même plus tôt. Certaines mutations affectent les méristèmes, particulièrement les bourgeons, et se traduisent donc

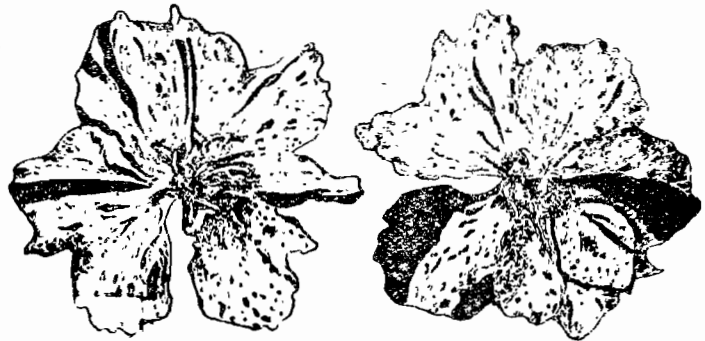


par la production de rameaux anormaux. On leur donne le nom de mutations de bourgeons. C'est ainsi qu'apparaissent chez l'oranger, des branches à feuilles panachées, chez le citronnier, des rameaux portant des fruits de couleur ou de grosseur différentes. Un grand nombre de variétés de Chrysanthèmes ont été ainsi obtenues par des mutations de bourgeons. C'est à un semblable processus que l'on doit également rap-

porter la production de tubercules de types différents par un même pied de pomme de terre. Dans certains cas, ces mutations de bourgeons peuvent se perpétuer par la reproduction sexuée, c'est-à-dire que, les graines récoltées sur un rameau ayant manifesté la mutation, donnent naissance à des plantes présentant elles aussi le même



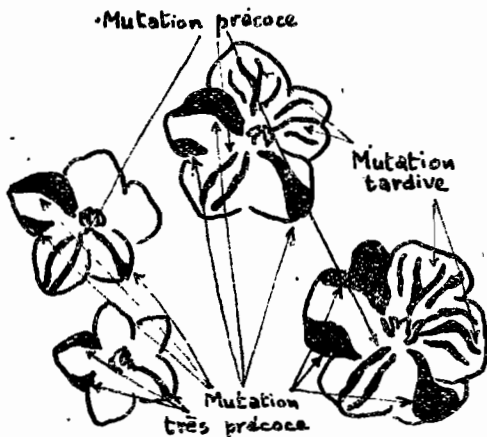
Mutation de bourgeon chez la Pomme de Terre



caractère nouveau. On peut alors affirmer que la mutation a porté sur la lignée germinale. Mais, d'autres fois, les graines récoltées sur le rameau muté fournissent des plantes normales. Le caractère nouveau ne peut alors être conservé que par multiplication asexuée, et l'on admet que seule la lignée somatique a été atteinte par la mutation.

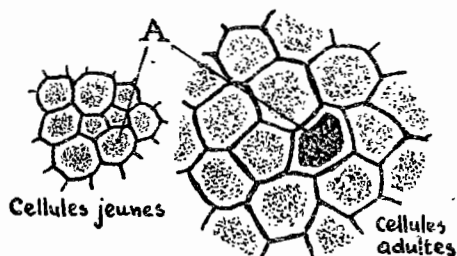
Dans ce cas, il est d'ailleurs fort hasardeux de conclure à l'intervention d'un processus de mutation, car le caractère héréditaire de la variation observée n'est pas prouvé. Il peut donc s'agir, non pas d'une transformation d'un gène, mais d'une simple variation somatique n'ayant aucune valeur génétique.

De semblables variations, strictement somatiques sont parfois assez discrètes, elles peuvent, dans certains cas, ne porter que sur une unique cellule; par exemple, une cellule d'un pétale de fleurs peut muter et acquérir une teinte différente de celle des cellules environnantes. Dans le Delphinium, il arrive que ces mutations somatiques se fassent à différentes étapes du développement de la fleur. En voici un exemple: dans une fleur dont la teinte générale est rose, on trouve parfois des plages de couleur pourpre, les unes, très étendues, résultant de mutations qui se sont effectuées au cours des premiers stades du développement des pétales; d'autres, plus réduites, sont dues à des mutations tardives ayant porté sur des cellules qui ne se sont pas multipliées très activement par la suite. Comme dans le cas précédent, il est d'ailleurs difficile de savoir si ces variations représentent de véritables mutations ou simplement des somations, car il est impossible d'établir si elles sont héréditaires.



Mutations somatiques chez Delphinium

4°) Fréquence des Mutations; Gènes mutables; Gènes labiles.



Une cellule d'un pétale de fleur a subi, au cours du développement, une mutation somatique qui lui fait produire de l'anthocyane.

Lorsqu'on suit la descendance d'une lignée pure, on constate, et c'est là un caractère essentiel sur lequel nous avons insisté à plusieurs reprises, qu'elle conserve une stabilité parfaite, dans la majorité des cas. Ceci suffit à indiquer que les mutations sont relativement exceptionnelles. Toutefois, chez certains végétaux, notamment dans la famille des Crucifères, le taux de mutation est assez élevé: il peut dépasser 20 %. Tel est aussi le cas du Muflier, étudié par BAUR, qui produit jusqu'à 10 % de mutants.

La fréquence des mutations varie d'ailleurs avec les différents gènes. A côté de gènes très stables, il en est d'autres pour lesquels le taux de mutation est élevé.

Par exemple, dans le Maïs, la mutabilité du gène R qui conditionne la coloration de l'aleuronne et de la plante est de l'ordre de 492 par million d'individus observés.

Le gène Sh, correspondant au caractère ridé de l'albumen est encore plus stable, car il mute seulement 12 fois pour 10 millions d'individus.

Le gène Sh, correspondant au caractère de l'albumen est encore plus stable, car il mute seulement 12 fois pour 10 millions d'individus.

Enfin, pour le gène Wx, qui conditionne le caractère cireux de l'albumen, on n'a pas observé de mutation.

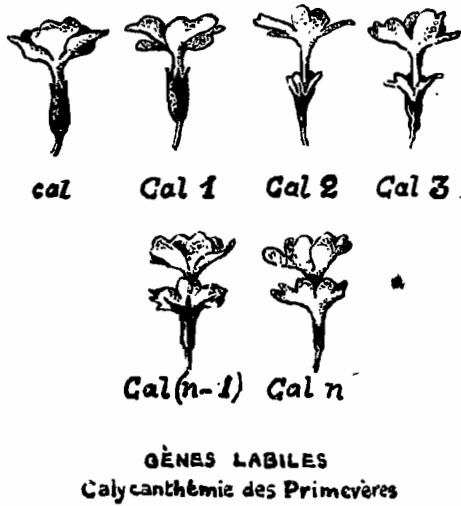
Certains gènes, dont la mutation est particulièrement fréquente, sont appelés gènes mutables. Ils sont caractérisés par le fait qu'après avoir subi une mutation, ils peuvent en subir une autre d'un nouveau type, ou, le plus souvent, une mutation dite réverse qui les fait revenir à leur état initial.

Citons comme exemple de mutation réverse celle qui frappe le riz de stérilité.

Par mutation réverse, les individus stériles peuvent produire des inflorescences plus ou moins complètement fertiles.

Un autre type de mutabilité est présenté par ce que l'on appelle les gènes labiles.

Alors que les variations des gènes mutables sont discontinues, en ce sens qu'il n'y a pas d'intermédiaires entre la forme primitive et le mutant, celles présentées par les gènes labiles ont une apparence de continuité caractérisée par le fait qu'il existe toute une série de formes issues de la mutation. Citons comme exemple de gène labile, celui qui détermine une anomalie du calice des Primevères, connue sous le nom de calycanthémie. Cette anomalie est caractérisée par la présence d'un calice offrant l'aspect d'une corolle. La calycanthémie est due à un gène Cal qui domine le gène cal correspondant au calice normal. Mais on peut rencontrer sur un même pied, tous les intermédiaires entre des fleurs présentant la calycanthémie complète et des fleurs tout à fait normales. La réalisation de ces différents intermédiaires ne résulte pas de simples variations phénotypiques, mais correspond vraiment à des phénomènes génétiques, car les différents degrés de calycanthémie sont héréditaires.



Tout se passe donc comme s'il existait toute une série d'allèles correspondant aux différents types de calycanthémie et l'on peut expliquer la grande variabilité que l'on observe en admettant que la mutation du gène *cal* peut fournir un type quelconque de la série d'allèles *Cal 1*, *Cal 2*, *Cal 3*, etc ... dont chacun caractérise un degré déterminé de Calycanthémie. Et comme la descendance d'une Primevère possédant un certain type calycanthémie peut conduire à des formes présentant cette anomalie à d'autres degrés, il faut supposer que les différents gènes de cette série de polyallèles peuvent muter indifféremment les uns dans les autres.

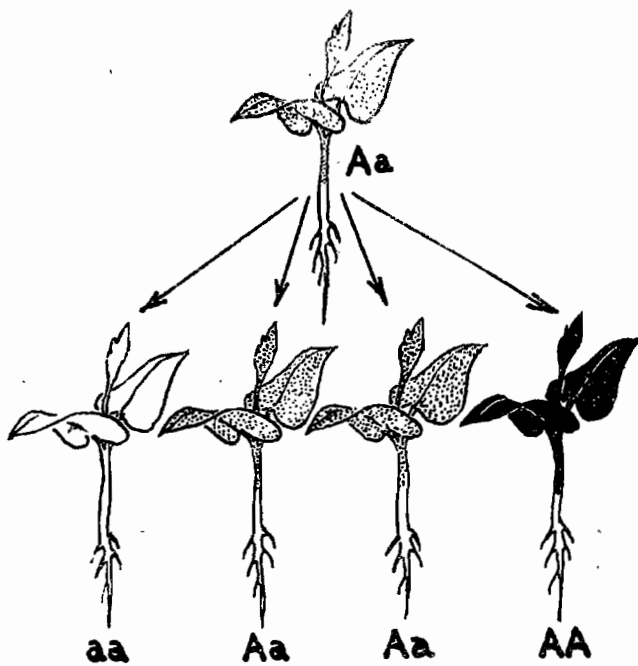
Ainsi, la notion de gène labile signifie que l'état d'un gène peut se modifier continuellement entre certaines limites.

D'après ce que nous savons de la nature des gènes, on peut imaginer que les gènes labiles sont l'objet de modifications incessantes de leur constitution chimique.

5°) Mutations létales ; Limitation de l'amplitude des Mutations

De nombreuses mutations se traduisent par des modifications morphologiques ou physiologiques qui sont incompatibles avec la vie. Elles provoquent alors la mort plus ou moins précoce des organismes chez lesquels elles se sont produites. On dit qu'elles sont létales.

Les cas les plus caractéristiques de mutation létale chez les végétaux sont ceux



Descendance d'une plante Aurea.

qui concernent les gènes qui président à la formation de chlorophylle. Nous avons déjà parlé de cette particularité à propos de l'hybridation. Rappelons en quoi elle consiste. Chez certaines plantes, la production de chlorophylle est conditionnée par un gène *A* qui peut parfois subir une mutation en un gène *a*, conditionnant l'absence de chlorophylle. Le gène *A* domine partiellement le gène *a*, si bien que les hétérozygotes *Aa* issus de la mutation de la forme normalement chlorophyllienne *AA* sont plus ou moins jaunes. On les appelle des plantes aurea. Leur descendance obtenue par auto-fécondation comporte 25 % de plantes normales, 50 % d'hybrides aurea *Aa* et enfin 25 % de plantes du type *aa* qui sont complètement dépourvues de chlorophylle et colorées en jaune par la Xanthophylle et le Carotène présents dans leurs plastes. Ces individus dépourvus totalement de chlorophylle sont

incapables de réaliser la synthèse glucidique; aussi meurent-ils après les premières phases de la germination, dès qu'ils ont épuisé les réserves accumulées au cours de la maturation des semences.

D'autres fois, les gènes létaux empêchent le développement de l'embryon et même celui de l'albumen; si bien que la graine ne parvient même pas à maturité. Enfin, la létalité peut être gamétique et tuer les cellules reproductrices elles-mêmes. Ce cas se rencontre chez les *Oenothères* dont nous étudierons ultérieurement le comportement génétique.

Les mutations létales peuvent, comme les autres mutations, être dominantes ou récessives.

Le cas des plantes *aurea* dont nous venons de parler nous a fourni un exemple de facteur léthal récessif qui ne se manifeste que lorsque le gène correspondant est présent en double exemplaire, c'est-à-dire seulement lorsque le facteur muté est à l'état homozygote aa . Lorsque la mutation létale est dominante, on pourrait s'attendre au contraire à ce qu'elle se manifeste dès sa réalisation alors même que l'individu est hétérozygote h et ne possède qu'un seul gène léthal B .

Pourtant il n'en est rien, car on constate qu'en réalité même lorsque le gène léthal est dominant, il est nécessaire qu'il soit présent deux fois dans le patrimoine héréditaire pour qu'il manifeste nettement son action.

Lorsque le gène léthal B est à l'état hétérozygote Bb , on observe en effet une simple atténuation de la vitalité des organismes. Ce n'est qu'à l'état homozygote qu'il provoque la mort.

Le caractère léthal de nombreuses mutations a pour effet de limiter l'amplitude des variations héréditaires. En effet, seules des mutations affectant des détails minimes, forme et couleur des fleurs, répartition des feuilles, etc ... sont compatibles avec le fonctionnement normal de la plante. Des mutations importantes concernant par exemple l'absence d'appareil conducteur, l'absence de pigment chlorophyllien ou de telorgane essentiel, provoquent habituellement des troubles fonctionnels qui sont incompatibles avec la vie. On s'explique donc que seules des mutations de faibles amplitude puissent être enregistrées.

Avant d'abandonner cette question des mutations létales, signalons que certaines ne résultent pas de simples modifications de gènes, mais d'altérations chromosomiques, par exemple de fragmentations de chromosomes ou d'autres anomalies qui sont incompatibles avec un déroulement normal de la mitose ou de la méiose et entraînent par conséquent la mort.

Les mutations létales de ce type se distinguent facilement des mutations létales factorielles car la descendance des individus qui en sont l'objet ne suit pas les lois de MENDEL. En outre l'examen cytoplogique permet de les déceler immédiatement

2°) MUTATIONS PROVOQUEES

a) Généralités

Les généticiens se sont depuis longtemps demandés quelles pouvaient être les causes des mutations factorielles.

A priori, on peut prévoir deux types de causes, les unes internes, les autres externes. On peut imaginer en premier lieu que le gène porte en lui-même les causes de sa propre variabilité, qu'il se conduit en quelque sorte à la manière d'un élément radioactif qui se désintègre sans aucune intervention extérieure et dont rien ne

peut modifier l'évolution. Le caractère sporadique des mutations naturelles donne une certaine valeur à cette hypothèse, bien qu'à première vue, elle puisse sembler singulière.

On peut au contraire penser que les mutations factérielles relèvent de causes extérieures. S'il en est ainsi, il doit être possible de les contrôler et d'obtenir, en particulier, des mutations expérimentales. Dans ce cas, il est permis de se demander si les facteurs mis en oeuvre pour obtenir des mutations expérimentales ne sont pas identiques, ou, tout au moins analogues à ceux qui déterminent les mutations naturelles.

Ceci explique le grand intérêt que les généticiens ont attaché depuis longtemps à la réalisation de mutations expérimentales.

Etant donné ce que nous savons de la nature des gènes (voir l'ascicule I, page III), il semble a priori que les facteurs capables de provoquer des mutations factérielles doivent être recherchés parmi les agents susceptibles de modifier leur constitution chimique.

On ne peut guère songer à faire agir sur les organismes des réactifs analogues à ceux utilisés par les chimistes, car ils provoqueraient des troubles profonds, incompatibles avec la vie. Ce sont surtout des agents physiques, notamment la chaleur ou diverses radiations que l'on peut essayer d'utiliser pour provoquer des mutations.

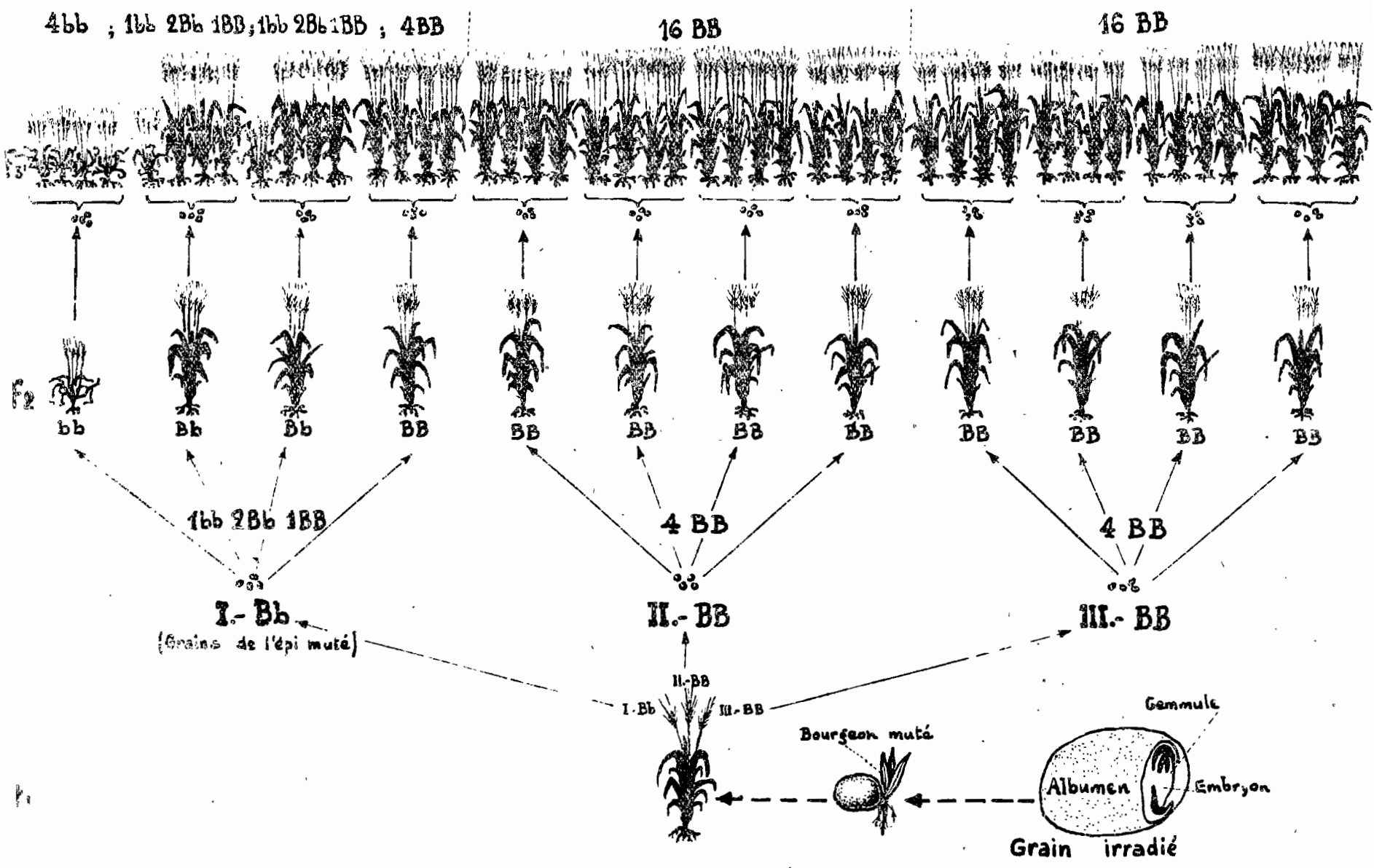
b) Facteurs déterminant des mutations

- Chaleur: les premières tentatives furent réalisées sur des animaux, par TOWER en 1906; en soumettant des Doryphores (*Leptinetarsa decemlineata*) à une température de l'ordre de 35°, ce savant constata que les oeufs qu'ils pondaient dans ces conditions donnaient naissance à des larves dont un grand nombre présentaient des anomalies héréditaires. On pouvait penser qu'il s'agissait de mutations provoquées puisque le taux des mutations spontanées observées chez cet insecte est seulement de l'ordre de 1 pour 6000. Ces travaux furent critiqués et leur valeur parut douteuse; mais ils furent confirmés plus tard par MULLER, JOLLOS, etc..., qui obtinrent de nombreuses mutations en soumettant des *Drosophiles* à des températures, élevées. Des études similaires furent réalisées récemment sur un végétal, *Crepis tectorum*, mais dans ce cas, les mutations observées résultaient d'altérations visibles des chromosomes et ne pouvaient être considérées comme de simples modifications de gènes.

- Rayons X: C'est surtout l'usage des Rayons X qui a permis d'obtenir des résultats intéressants.

Historique. - Les premières études démonstratives furent poursuivies sur la *Drosophile* par MULLER en 1927. Ce savant exposa des mouches ou des larves au rayonnement d'ampoules Coolidge de 50.000 volts débitant 5 milliampères placées à 18 cm. Pour éviter l'action destructrice des rayons mous, il interposa une lame d'aluminium entre les animaux expérimentés et la source de Rayons X. Il constata ainsi que, des durées d'exposition allant de 12 à 48 minutes permettaient d'obtenir des mutations dont quelques-unes se traduisaient par des caractères visibles, tandis que les autres étaient létales et ne pouvaient être décelées que grâce à l'emploi de méthodes spéciales que nous ne décrirons pas car elles s'appliquent exclusivement à la *Drosophile* et n'ont donc aucun intérêt en ce qui concerne la Génétique végétale. A la suite de ces premières recherches, des études nombreuses ont été réalisées sur divers animaux et végétaux.

La production expérimentale de mutations par les Rayons X a été analysée avec soin par plusieurs auteurs, notamment par TIMOFEEFF-RESSOVSKY. Cet auteur a établi qu'il existe une relation de proportionnalité entre la fréquence des mutations et



MUTATIONS RÉCESSIVES DE L'ORGE PAR LES RAYONS X

la dose de Rayons X mise en oeuvre. Dans le cas des mutations liées au sexe, on observe chez la *Drosophile* une fréquence de l'ordre de 6 % pour une dose de Rayons X de l'ordre de 2.000 unités Roentgen (r) tandis que le taux de mutations passe à 12% si la dose est portée à 4.000 r. (1)

A la suite de ces diverses études réalisées sur la *Drosophile*, de nombreux auteurs ont essayé d'obtenir des mutations chez les végétaux en utilisant les Rayons X. Les plantes les plus diverses, des MUCORALES, des HEPATIQUES, des POLYGONACEES, des ONAGRARIÉES, des SOLANEES; etc ..., ont servi de matériel d'expériences.

Méthodes permettant d'obtenir des mutations par les Rayons X

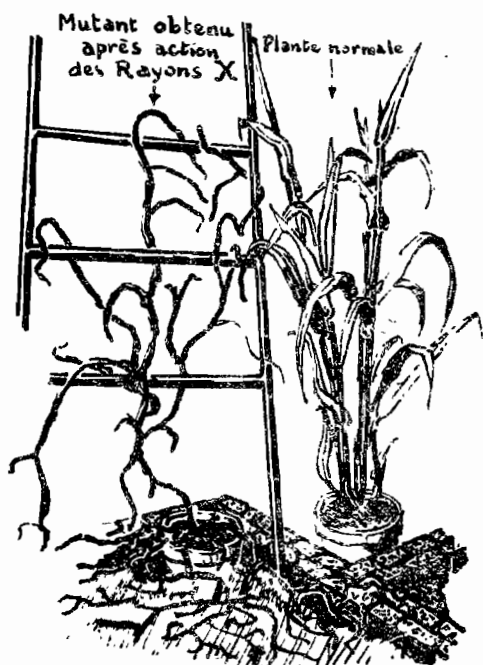
Nous allons étudier comme exemple les travaux poursuivis par STADLER sur diverses céréales. Cet auteur irradiait, soit des semences, soit des cellules reproductrices, notamment des grains de pollen. Nous allons examiner ces deux types d'expériences.

- Irradiation de semences -

Soumettons des grains d'Orge en repos ou en voie de germination à un faisceau de Rayons X. Puis, au bout de quelques temps d'exposition, cultivons-les dans des conditions normales. Chaque grain va donner naissance comme c'est la règle à plusieurs chaumes dont chacun se termine par un épi. On ne constate en général aucune anomalie, car les mutations obtenues de cette manière sont presque toujours des mutations récessives. Ce n'est donc qu'en observant la descendance des grains irradiés que des anomalies vont se manifester. On remarque, par exemple, qu'un des épis va donner 25 % de plantes du type bb présentant le caractère nouveau, par exemple pourvues de feuilles étroites et 75 % de plantes normales, dont 1/3 sont du type pur initial BB et 2/3 sont des hétérozygotes Bb qui, à la génération suivante vont subir, comme les mutants primitifs, une nouvelle ségrégation mendélienne. Les autres épis de la plante mutée ne fournissent en général que des grains normaux produisant des plantules dépourvues d'anomalies.

Ceci montre que la mutation n'a porté que sur la portion de la gemmule correspondant à un seul épi.

Il s'agit en quelque sorte d'une mutation de bourgeon. Les nombreuses mutations factérielles obtenues par STADLER concernaient des caractères divers - tels que la formation de chlorophylle, la forme des feuilles, etc ...; STADLER a créé de cette manière une curieuse forme d'Orge qui présentait l'aspect d'une plante grimpante.



Mutations récessives provoquées chez l'Orge par les Rayons X

(1) Rappelons que l'unité Roentgen se définit en tenant compte du taux d'ionisation provoquée dans l'air par le passage des rayons X. C'est la quantité de Rayons X qui provoque, dans un centimètre cube d'air la formation d'ions porteurs d'une unité électrostatique de chaque signe, c'est-à-dire $2,1 \times 10^9$ paires d'ions. A titre de comparaison, indiquons que l'ionisation naturelle de l'air produit par centimètre cube 30 ions à la seconde

- Irradiation du pollen -

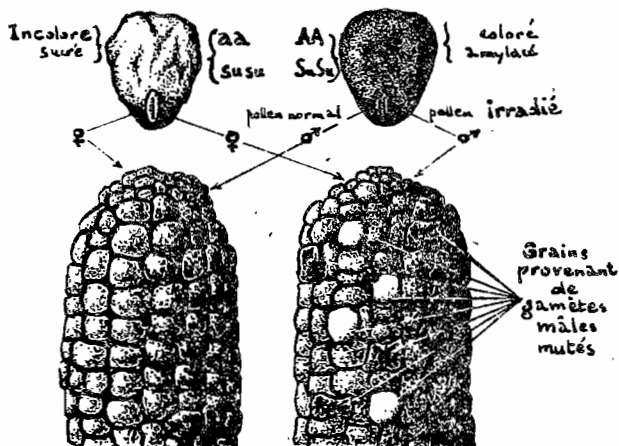
Au lieu de provoquer la mutation de cellules méristématiques diploïdes, on peut également soumettre à l'action des Rayons X les cellules reproductrices et spécialement les grains de pollen.

Supposons que nous disposions de deux races de Maïs, différant par deux caractères. Prenons par exemple un Maïs à grains colorés et amylacés et un autre à grains incolores et sucrés, qui se reconnaissent par l'aspect ratatiné de leur albumen. L'étude des phénomènes mendéliens auxquels donne lieu le croisement de ces deux variétés de Maïs montre que le type coloré (A) domine le type incolore (a) et que le type non sucré (Su) domine le type sucré (su). En fécondant un pied de Maïs à grains incolores sucrés (a su) par le pollen d'un pied à grains colorés non sucrés (A Su), nous obtiendrons des grains colorés non sucrés (Aa Su su).



Mais si nous réalisons cette fécondation en nous servant de pollen irradié, nous constaterons parfois que l'épi résultant de ce croisement porte, mélangés aux grains normaux qui sont colorés et amylacés, des grains aberrants appartenant, soit au type incolore, soit au type sucré. Ceci amène à penser que, dans certains cas, les gènes A et Su ont été mutés pour donner leurs allèles récessifs a et su.

En étudiant la descendance des grains affectés par la mutation, on constate en général qu'elle suit les lois de MENDEL, ce qui prouve qu'il s'agit bien d'une mutation factorielle. Mais, dans certains cas, la descendance de ces grains est très irrégulière si bien qu'il est permis de douter que les Rayons X aient provoqué de simples modifications de gènes. Si l'on examine alors la garniture chromosomique d'un grain anormal, par exemple d'un grain sucré, on constate que l'un des chromosomes de la 4ème paire est plus court que l'autre. Or, c'est justement sur cette paire que sont localisés les gènes Su et su; on peut donc admettre que l'anomalie génétique résulte de ce que l'irradiation a détruit dans le grain de pollen la région du 4ème chromosome qui contenait le gène Su; le gène su demeurant seul, on comprend que son activité ait pu se manifester et qu'on ait obtenu un grain sucré.



Mutation des grains de pollen du Maïs

Ainsi les Rayons X ont provoqué, non seulement des mutations factorielles, mais aussi des mutations chromosomiques, en particulier des déficiences.

Des recherches nombreuses ont montré que la production de mutations sous l'action des Rayons X est un phénomène assez général. Outre les exemples qui viennent d'être signalés, on a en effet obtenu des mutations analogues chez le Tabac, le Blé, etc ...

On a aussi constaté que, les Rayons α et β du radium produisent des phénomènes analogues à ceux provoqués par les rayons X. Enfin, on a également obtenu des mutations au moyen d'un bombardement de neutrons.

- Rayons ultra-violets : Signalons enfin que les rayons ultra-violet peuvent aussi provoquer des mutations, notamment dans le pollen de Maïs. Fait curieux, il y a une relation entre

Chromosomes de la 4^e paire
du Maïs dont l'un présente une
défiance due à l'action des
Rayons X



le type de mutation obtenu et la longueur d'onde de la radiation utilisée.

Cause des Mutations naturelles

Au début de cet exposé, nous avons remarqué que les généticiens avaient espéré que la réalisation de mutations expérimentales leur permettrait de connaître le déterminisme des mutations naturelles. Nous allons examiner à présent dans quelle mesure cette espérance a été satisfaite.

L'étude expérimentale des mutations a montré que les facteurs les plus importants sont des radiations, notamment les Rayons X, les Rayons α et Rayons ultra-violet. Dans quelle mesure ces radiations peuvent-elles être les facteurs des mutations naturelles.

Il est impossible d'admettre que les Rayons X ou les Rayons α puissent provoquer les mutations dites spontanées car les éléments radioactifs contenus dans l'écorce terrestre, n'émettent que de trop faibles doses de ces radiations pour qu'on puisse, par leur moyen, expliquer la fréquence des mutations naturelles. Cette fréquence est en effet 1.000 fois supérieure à ce qu'elle serait si les mutations naturelles étaient provoquées par les seules radiations terrestres. De même, les rayons cosmiques que l'on a invoqués pour expliquer les mutations naturelles ont une intensité trop faible pour qu'on puisse leur attribuer un rôle décisif.

Par contre, certains auteurs, estiment que les rayons ultra-violet doivent représenter les facteurs principaux des mutations naturelles. Ils s'appuient sur les résultats expérimentaux dont nous venons de parler et aussi sur le fait que, dans les régions montagneuses où la lumière solaire est particulièrement riche en radiations ultraviolettes, la fréquence des mutations est relativement élevée.

Les larges variations de température auxquelles sont soumises les plantes de montagne contribueraient d'ailleurs également à provoquer des mutations naturelles.

Mais, pour le moment, ces interprétations sont encore complètement hypothétiques. Il se pourrait donc que certaines mutations naturelles soient réellement spontanées, c'est-à-dire qu'elles relèvent de causes internes.

MECANISME DES MUTATIONS PROVOQUEES ET NATURELLES

Jadis, on imaginait que les mutations, notamment celles provoquées par les Rayons X, résultaient de la destruction de tel ou tel gène. Mais à la suite de l'observation de mutations provoquées du type réverse, on fut obligé d'abandonner cette hypothèse, car ces formes de mutations ne s'expliquent que si l'on suppose des modifications structurales des gènes et non leur destruction. On est donc parvenu à une autre conception, dont voici l'essentiel:

Certains facteurs des mutations expérimentales, notamment les Rayons X, les Rayons α , les Rayons β , les faisceaux de neutrons, sont des agents ionisants c'est-à-dire que l'énergie mécanique ou électro-magnétique qu'ils transportent est capable de provoquer la dissociation des molécules qui les absorbent. On peut donc imaginer que, les mutations factorielles résultent de l'intervention directe de l'énergie transportée par les radiations et qu'elles ont le caractère d'ionisation. Ceci a d'ailleurs été démontré dans le cas des Rayons X.

Cette conclusion est en accord avec ce que nous savons de la nature des gènes. Si l'on admet en effet qu'un gène est un édifice moléculaire (voir fascicule I, page II2), on comprend que l'énergie que lui apporte un proton, un électron, un neutron ou un photon puisse l'activer et provoquer une modification de sa structure, c'est-à-dire une mutation. Les modifications successives de la structure d'un même gène amèneraient la formation d'une série de polyallèles.

Intérêt des mutations provoquées

La réalisation de mutations expérimentales présente un grand intérêt en génétique. On a pu, par ce moyen, déceler des gènes qui, auparavant, passaient inaperçus. Supposons, en effet, un gène, qui n'existe que sous une seule forme, par exemple A; on ne peut l'obtenir à l'état hétérozygote Aa. Il est donc impossible de le faire intervenir dans des processus d'hybridation qui, comme nous le savons, sont seuls capables de mettre les gènes en évidence. Ce gène demeure donc ignoré. En obtenant la mutation expérimentale de ce gène primitivement dépourvu d'allèles, il devient alors possible de le faire intervenir dans des phénomènes mendéliens et, par conséquent, de révéler son existence. La réalisation de mutations expérimentales permet donc indirectement d'approfondir l'analyse du patrimoine héréditaire des organismes.

Une seconde application des mutations provoquées consiste dans l'étude de la répartition des gènes dans les chromosomes. Cette application résulte de ce que l'action des Rayons X produit souvent des aberrations chromosomiques, par exemple des déficiences dont nous avons déjà parlé à plusieurs reprises. Ces anomalies sont très précieuses, car, ainsi que nous l'avons montré dans la première partie de cet enseignement (voir fascicule I, page IO6), leur étude a permis de connaître la répartition des gènes entre les chromosomes et de compléter en outre les cartes de chromosomes que les recherches d'ordre exclusivement génétique n'avaient pas permis d'établir avec une précision suffisante.

L'étude des altérations chromosomiques provoquées par les Rayons X, qu'il s'agisse de modifications de gènes ou de troubles plus profonds ayant le caractère d'aberrations, a donc apporté une contribution très importante à notre connaissance de la structure des chromosomes.

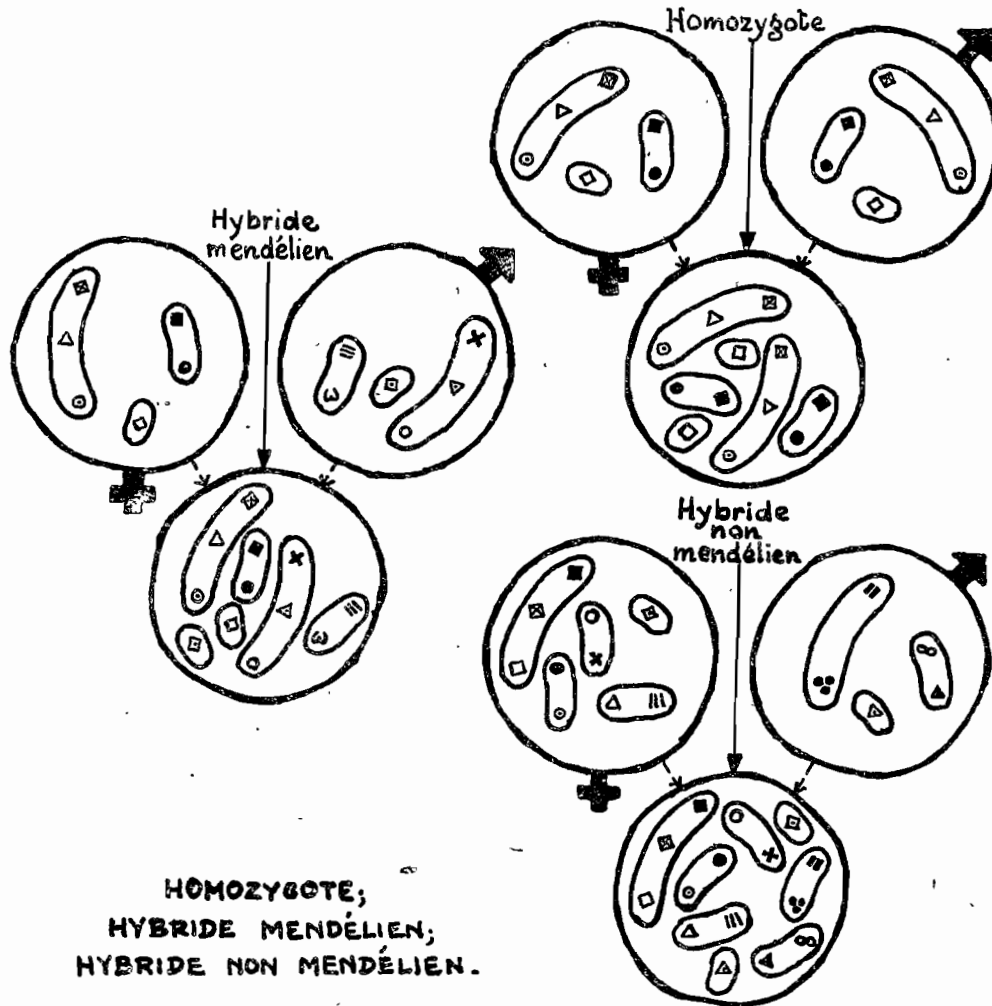
B) MUTATIONS CHROMOSOMIQUES

I°) Généralités : Divers types de mutations chromosomiques

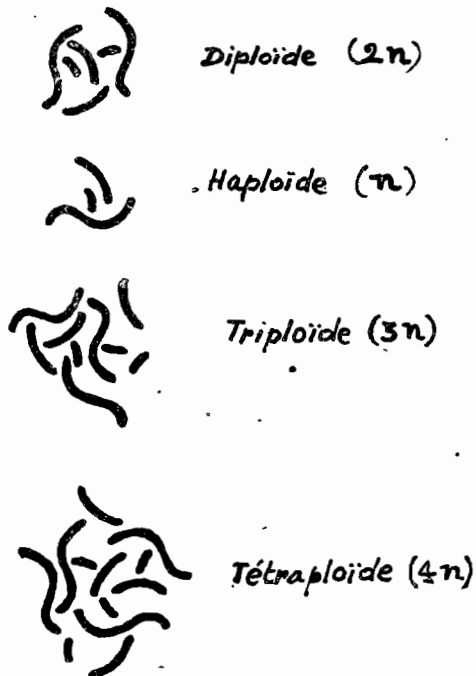
La phase sporophytique d'un végétal résulte de l'union de deux gamètes dont chacun apporte habituellement un stock chromosomique haploïde. Si ce végétal appartient à une lignée pure, les deux stocks chromosomiques ainsi réunis sont identiques et c'est pourquoi on l'appelle un homozygote. Si les deux stocks chromosomiques mis en présence au moment de la conjugaison se distinguent par des différences dans la nature de certains gènes, ils sont le point de départ d'un hétérozygote que l'on appelle un hybride mendélien. Nous savons enfin que, si les gamètes mis en présence ont des stocks chromosomiques qui diffèrent, non seulement par la nature de certains gènes, mais aussi par la structure des chromosomes (nombre de gènes portés par chaque chromosome, dimension) ou leur nombre, on obtient des hybrides qui ne suivent pas les lois de Mendel (hybrides non mendéliens).

Ces constatations nous ont amenés à considérer que la garniture chromosomique haploïde représente une unité morphologique dont la dissociation est biologiquement irréalisable. C'est cette unité que nous avons appelé le génome (voir fascicule I).

Les mutations factorielles que nous venons d'étudier modifient la nature chimique des gènes d'un génome sans changer leur répartition ni leur nombre.



HOMOZYGOTE;
HYBRIDE MENDÉLIEN;
HYBRIDE NON MENDÉLIEN.



Modification du nombre de génomes
d'une garniture chromosomique

Les mutations chromosomiques consistent au contraire dans un remaniement morphologique qui peut porter soit sur le nombre de génomes présents dans la garniture chromosomique d'un individu, soit sur le nombre de chromosomes d'un génome, soit enfin sur le nombre ou la répartition des gènes dans un génome.

Avant d'étudier ces différents types de mutations, nous allons les définir avec précision.

a) Modification du nombre de génomes constituant la garniture chromosomique.

Normalement, la phase sporophytique comporte deux génomes. Si elle n'en comporte qu'un on a affaire à une haploïde. Si elle

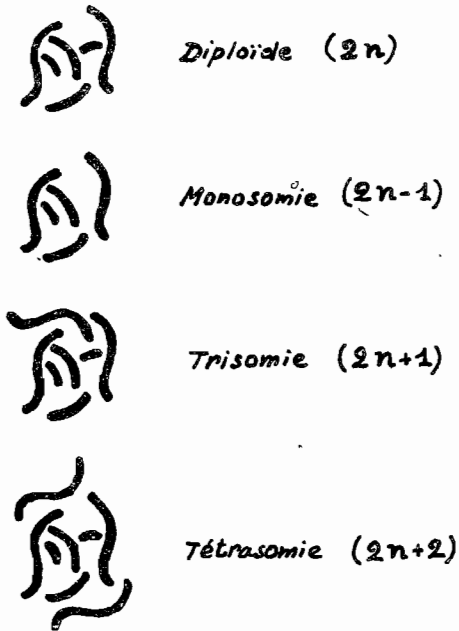
en comporte plus de deux, il s'agit d'un phénomène de polyploïdie. Selon que chaque chromosome homologue est représenté 3, 4, 5, etc ... fois, on distingue la triploïdie ($3n$), la tétraploïdie ($4n$), la pentaploïdie ($5n$), etc ...

b) Modification du nombre de chromosomes d'un génome.

Il peut s'agir de la perte d'un chromosome. C'est alors un cas de monosomie.

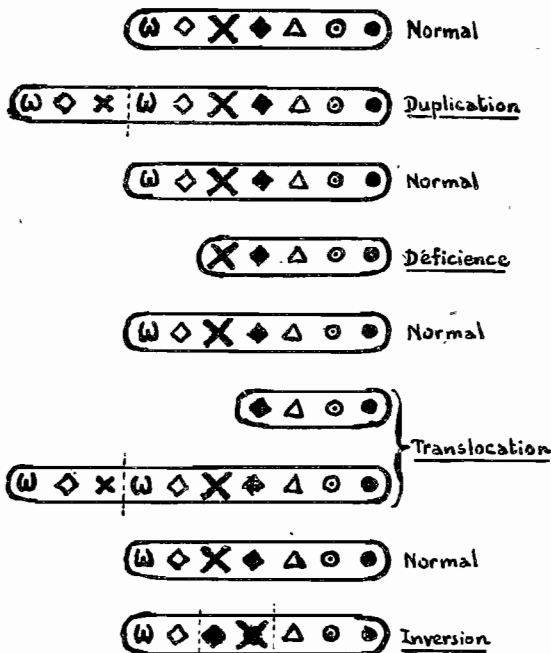
Mais le plus souvent, on constate qu'il existe un ou plusieurs chromosomes surnuméraires. Il s'agit alors d'une polysemie.

La formule chromosomique peut être $2n + 1$. Il s'agit alors d'un cas de trisomie; ou $2n + 2$, c'est alors une tétrassomie. La polysemie



Modification du nombre de chromosomes d'un génome

Lorsque dans un génome, un chromosome a une longueur supérieure à la normale, et possède en trop un fragment de son homologue, il s'agit d'une duplication. S'il est



QUELQUES TYPES D'ABERRATIONS CHROMOSOMIQUES

peut aussi affecter des polyploïdes. On peut rencontrer par exemple le type $4n + 2$ etc ...

c) Modification dans le nombre ou l'arrangement des gènes dans un génome.

Ces modifications sont connues généralement sous le nom d'aberrations chromosomiques. Nous en avons déjà parlé à propos des phénomènes mendéliens, notamment lorsque nous avons étudié les processus de linkage et l'établissement des cartes de chromosomes (voir fascicule I). Nous les avons également considérées en étudiant les phénomènes provoqués par les Rayons X, car ceux-ci déterminent non-seulement des modifications des gènes, mais aussi des changements dans la structure des chromosomes. Ceci nous dispensera donc d'examiner en détails les aberrations chromosomiques et nous nous bernerons à rappeler ce qu'elles représentent.

Certaines peuvent porter sur le nombre de gènes d'un génome.

Si un chromosome est plus court, on a affaire à une déficience. Souvent la déficience d'un chromosome est compensée par la présence sur un autre chromosome de la partie perdue, si bien que le nombre de gènes du génome est resté constant. Il s'agit alors d'une translocation. Enfin, il peut arriver qu'un segment de chromosome soit simplement retourné. Cette dernière aberration s'appelle une inversion.

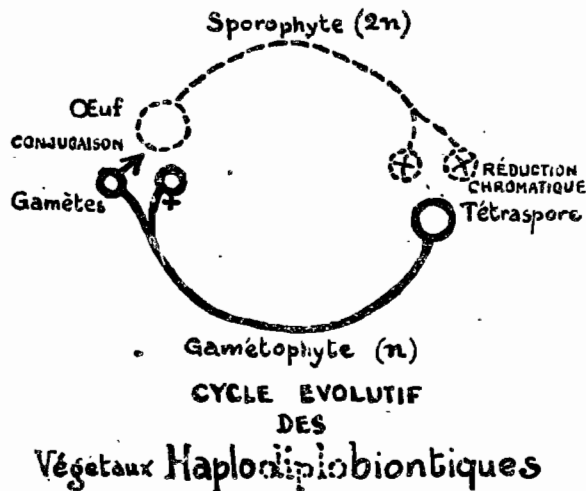
Au cours de cette étude des mutations chromosomiques, nous ne considérerons pas tous les types qui viennent d'être définis, mais seulement ceux qui présentent le plus d'intérêt dans le règne végétal. Ce sont: l'haploïdie, la polyploïdie et la polysémie.

II) ETUDE DES MODIFICATIONS DU NOMBRE DE GENOMES CONSTITUANT LA GARNITURE CHROMOSOMIQUE -

A) HAPLOIDIE-

Généralités - La plupart des organismes animaux et végétaux passent par une phase haploïde au cours de leur cycle

évolutif. Chez les Algues diplobiontiques, telles que le Fucus ou le Codium et chez tous les Animaux, cette phase haploïde est réduite aux seuls gamètes. Chez les végétaux haplobiontiques, la réduction chromatique se fait dès la germination de l'œuf, si bien que l'appareil végétatif est entièrement haploïde. Dans le règne végétal, ces types haplobiontiques et diplobiontiques sont exceptionnels; ils ne se rencontrent que dans l'embranchement des Thalléphytes. La plupart des plantes, et, en



particulier tous les Archogoniates (Bryophytes, Ptéridophytes, Phanérogames) ont un cycle évolutif du type haplo-diplobiontique qui comporte une alternance régulière de phases diploïdes et haploïdes. La phase diploïde (sperophyte) va depuis l'œuf jusqu'à la formation des tétraspores. La phase haploïde (gamétophyte) commence aux tétraspores et prend fin à la conjugaison. Ces notions préliminaires étant établies, nous pouvons maintenant définir l'haploïdie. On désigne ainsi une anomalie du sperophyte caractérisée par le fait qu'au lieu de posséder une garniture chromosomique diploïde il ne renferme dans ses cellules qu'une garniture haploïde constituée par un seul génome.

Origine

Ce bref rappel des caractères des végétaux haplo-diplobiontiques nous permet de saisir dès à présent l'origine des mutants haploïdes.

Dans la plupart des cas, ils dérivent du développement parthénogénétique d'œosphères non fécondés. Telle est, semble-t-il l'origine des mutants haploïdes de Datura Stramonium, de Solanum nigrum, d'Oenothera Hockeri etc ...

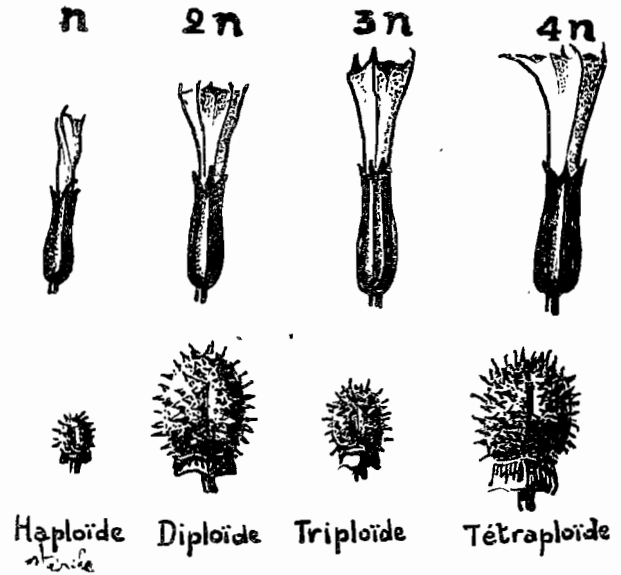
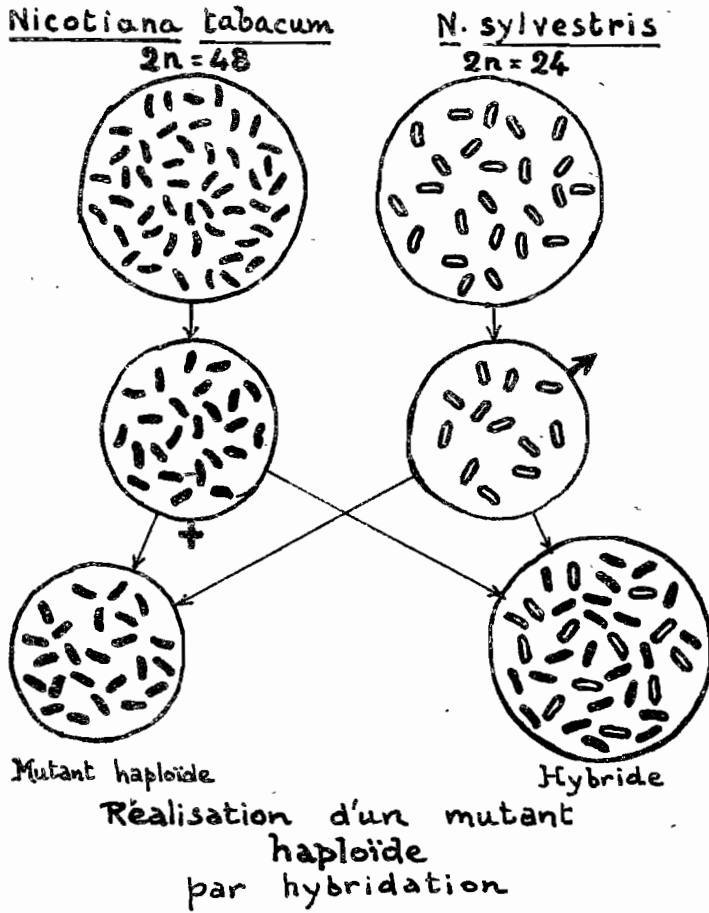
Dans certains cas, cette parthénogénèse peut être obtenue en soumettant la plante au froid, ce qui empêche la fécondation par paralysie des grains de pollen et provoque en outre une activation de l'œosphère d'où résulte le développement parthénogénétique.

D'autres fois, l'haploïdie résulte d'un processus d'hybridation. C'est ce que l'on constate en étudiant l'hybridation de Nicotiana tabacum ♀ (2n = 48) x Nicotiana glauca ♂ (2n = 24).

Dans certains cas, on obtient un hybride à 36 chromosomes et d'autres fois, un mutant haploïde comportant 24 chromosomes appartenant à N. Tabacum, ceux de N. Sylvestris ayant été éliminés. On a obtenu de la même manière un mutant haploïde de Crepis capillaris (n = 3), en essayant de croiser un pied normal de cette espèce avec Crepis tectorum.

Caractères morphologiques

Les plantes haploïdes sont en général plus petites que les types diploïdes correspondants. Ceci a été constaté nettement par BLAKESLEE sur le Datura. Les fleurs et surtout les fruits sont très petits à cause de la stérilité de la plante

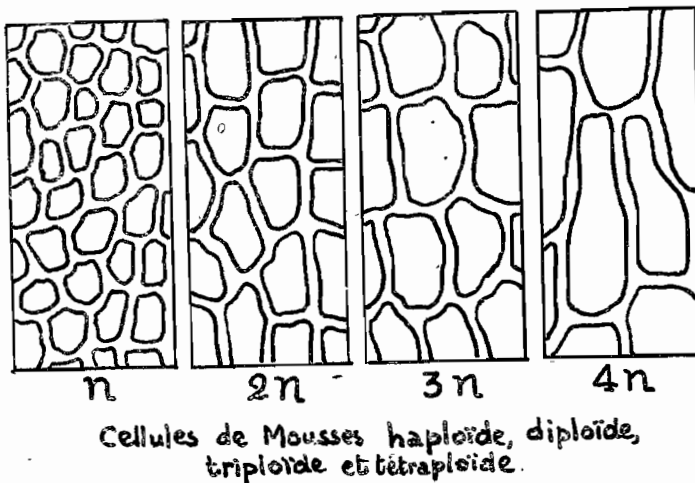


Fleurs et fruits de mutants chromosomiques de *Datura*

Cette réduction de taille se retrouve à l'examen histologique. On constate en effet que les cellules des formes haploïdes sont plus petites que les cellules diploïdes normales.

Descendance

Au cours des leçons consacrées aux phénomènes d'hybridation, et particulièrement en étudiant les hybrides interspécifiques, nous avons constaté que la fécondité d'une plante dépend essentiellement de la régularité de sa méiose. Lorsque l'on considère un végétal diploïde dont le stock chromosomique comporte deux génomes homologues on constate que la méiose se fait régulièrement. A chaque chromosome correspond un homologue; à la prophase hétérotypique, il se forme donc autant de couples de chromosomes ou gemini qu'il y a de paires de chromosomes. Les chromosomes accouplés se clivent, puis se séparent à l'anaphase et chaque noyau fils renferme un génome de n chromosomes. Après la mitose



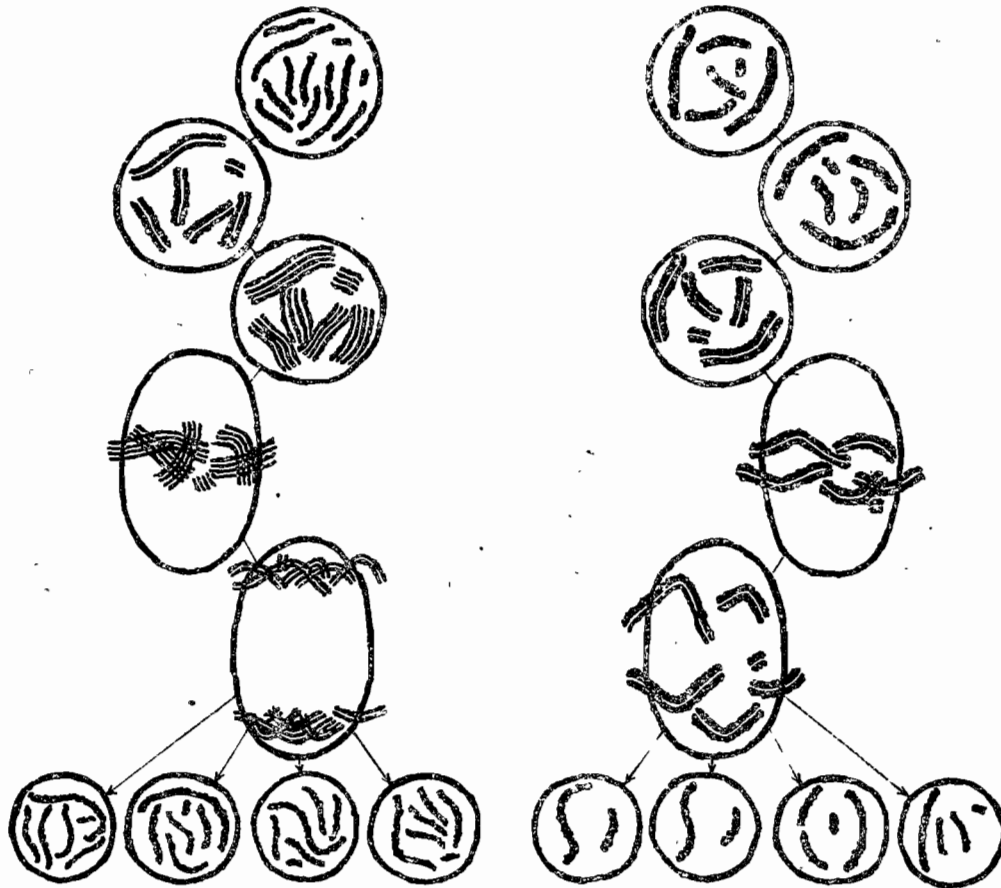


Schéma de la méiose d'une forme diploïde

Schéma de la méiose d'un mutant haploïde

homéotypique qui ne modifie pas cette répartition, on obtient des tétraspores, puis des gamètes renfermant un stock haploïde. Ces gamètes sont viables et, par conjugaison, ils donnent des produits féconds.

Par contre, la méiose d'un mutant haploïde ne présente pas un déroulement aussi régulier. Etant donné qu'il n'y a aucune homologie entre les chromosomes qui sont en présence, ceux-ci ne manifestent aucune tendance à s'accoupler et demeurent donc isolés pendant la prophase hétérotypique. A l'anaphase, ces chromosomes isolés se répartissent irrégulièrement entre les deux pôles du fuseau et après la mitose homéotypique, qui ne modifie pas cet arrangement, on obtient des tétraspores anormales qui sont incapables de survivre. Ce n'est que dans ces cas exceptionnels, lorsque tous les chromosomes groupés à la plaque



Diploïde



Haploïde



Tétraploïde

Séries polyplloïdes de Datura

équatoriale hétérotypique émigrent en bloc à l'un des pôles du fuseau que l'on obtient des spores viables.

Dans ce cas, les gamètes ont alors n chromosomes et leur conjugaison donne un individu diploïde normal.

B) POLYPLOIDIE

1°) Généralités: Autopolyploïdes et Allopolyploïdes

Les faits relatifs aux mutations polyploïdes ne se sont pas présentés à l'attention des chercheurs de la même manière que ceux qui concernent les mutations factorielles.

En effet, ces dernières se réalisent fréquemment dans des conditions naturelles, tandis que les mutations polyploïdes se produisent très rarement; c'est ainsi que l'exemple classique du mutant gigas de l'Oenothera lamarkiana qui est un tétraploïde, n'a été observé qu'une fois par de VRIES, parmi les milliers d'individus qu'il a cultivés. L'observation, dans ce domaine, n'a donc pas fourni de résultats nombreux. Elle a simplement permis de constater qu'à certaines formes diploïdes correspondent des races polyploïdes qui paraissent en être dérivées par mutation.

C'est donc surtout l'expérimentation qui a permis d'étudier les phénomènes de polyploidie; on a en effet obtenu artificiellement de nombreuses formes polyploïdes en utilisant des méthodes variées dont certaines correspondent probablement aux modes naturels de création des races polyploïdes.

Avant d'entrer dans le détail de cette question, nous allons rappeler ce que signifie la polyploidie: lorsque la garniture chromosomique d'un individu comporte plus de deux génomes, on dit qu'il est polyploïde. Un polyploïde peut être un homozygote, c'est-à-dire résulter de l'association de plusieurs génomes identiques. C'est alors un autopolyploïde.

Il peut être également hétérozygote, c'est-à-dire comporter des génomes différents. A ce type de polyploïde que l'on peut assimiler à une sorte d'hybride, on donne le nom d'allopolyploïde. Nous allons examiner ces deux catégories de Polyploïdes.

2°) Autopolyploïdes

Origine des Autopolyploïdes : on peut obtenir des mutants autopolyploïdes par trois méthodes :

- 1) en troublant le cycle évolutif normal du végétal
- 2) en provoquant certaines anomalies de la mitose ou de la méiose au moyen de traumatismes ou d'agents physico-chimiques
- 3) en réalisant des croisements entre plantes déjà polyploïdes.

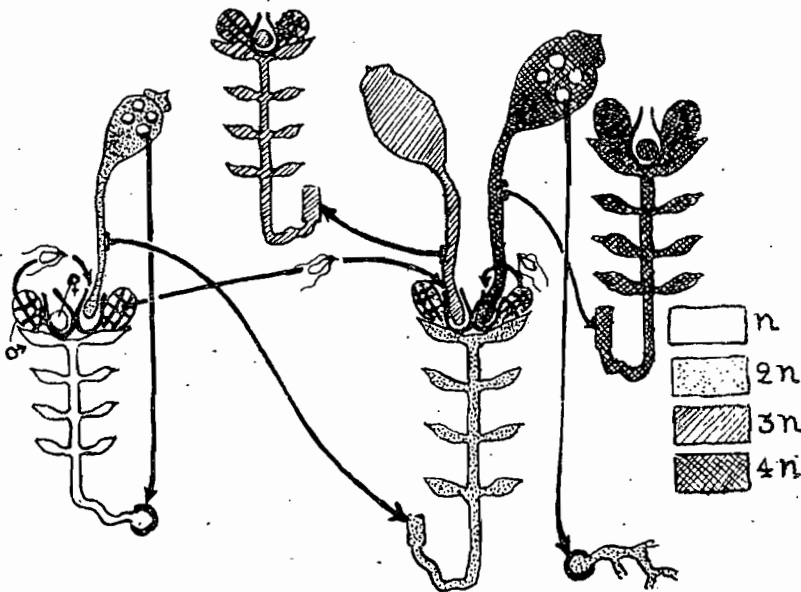
Nous allons examiner ces trois groupes de méthodes.

Réalisation d'autopolyploïdes au moyen d'altérations du cycle évolutif : Expériences des Frères Marchal.

Il y a plus de trente ans, les frères Marchal, ont obtenu d'une manière très simple des formes triploïdes et tétraploïdes de mousses diverses, Barbula muralis

Eryum capillara, etc ... en troublant leur cycle évolutif normal.

On sait que, dans les conditions naturelles, la plante feuillée est un gamétophyte dont les noyaux renferment un seul génome (n chromosomes) et qui produit des gamètes entre lesquels s'opère la fécondation. L'oeuf issu de celle-ci possède $2n$ chromosomes; il se développe pour donner un sporogone, formé d'un pédicelle supportant une urne renfermant des cellules-mères de spores qui, après avoir subi la méiose donnent naissance à des tétraspores haploïdes, dont la germination reproduit un protéma puis la plante feuillée à n chromosomes.



Expériences des Frères Marchal

triploïde.

En isolant enfin un fragment de ce sporogone triploïde, ils ont obtenu par multiplication végétative, une plante feuillée à $3n$ chromosomes.

Cette belle expérience ne peut malheureusement pas être généralisée, car, chez les Phanérogames, il est impossible de troubler, d'une manière aussi simple, le cycle évolutif normal.

Réalisation d'Autopolyploïdes à la suite d'anomalies de la multiplication cellulaire.

Il est également possible d'obtenir des plantes polyploïdes à la suite de divisions cellulaires anormales ayant pour résultat de déterminer l'augmentation du nombre de génomes présents dans chaque noyau.

Les principaux agents capables de produire de tels phénomènes sont : les

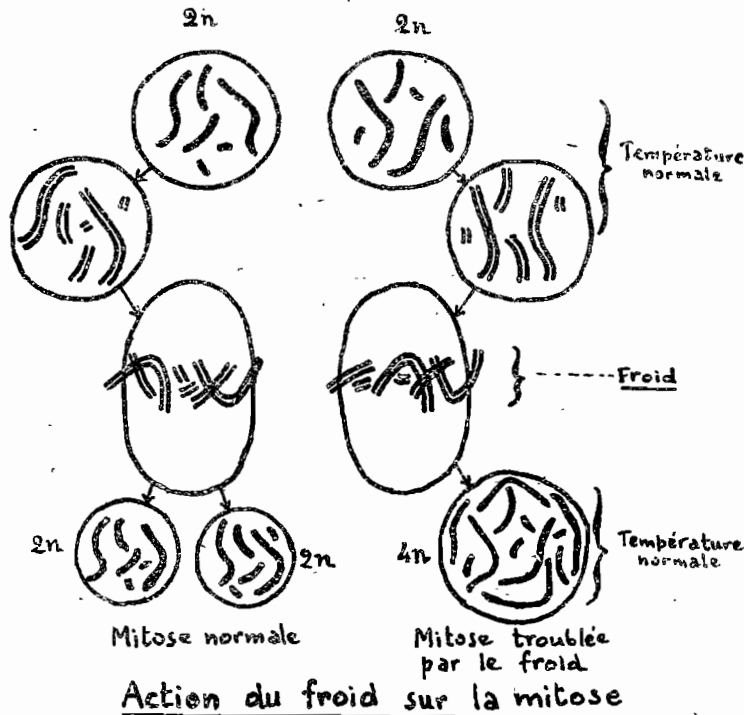
En isolant un fragment du pédicelle du sporogone, les frères Marchal ont constaté qu'il se mettait à proliférer pour donner, par simple multiplication végétative, une mousse feuillée dont les cellules renfermaient $2n$ chromosomes. Cette mousse produisait des oosphères et des anthérozoïdes également pourvus de noyaux à $2n$ chromosomes.

Par autofécondation, cette mousse diploïde donnait naissance à un sporogone tétraploïde, dont un fragment pouvait, en se développant, produire une plante feuillée, également tétraploïde.

Les frères Marchal ont aussi réalisé une fécondation croisée entre le gamétophyte diploïde et un gamétophyte haploïde normal. De cette manière, ils ont obtenu un sporogone

traumatismes, certains facteurs physiques, notamment le froid et enfin quelques substances chimiques, au premier plan desquelles, il convient de placer la Colchicine.

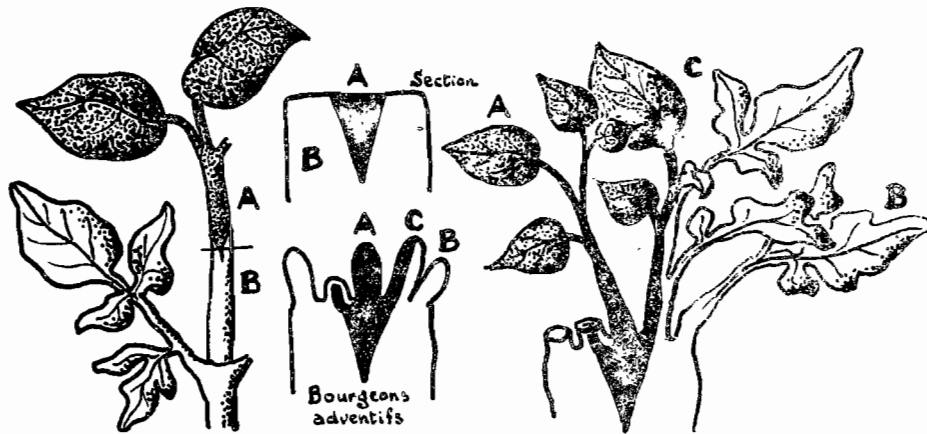
Froid : On sait que le froid est un agent expérimental capable de suspendre le cours de la mitose. S'il survient au cours de la Caryocinèse, lorsque les chromosomes se sont déjà fissurés, par exemple lors de la métaphase ou de l'anaphase, la division ne s'achève pas, mais il se reconstitue un unique noyau appelé noyau de restitution, renfermant deux fois plus de chromosomes que le noyau primitif.



Ce noyau est capable de se diviser ultérieurement. Si ce processus se produit par exemple dans un bourgeon, on obtiendra un rameau tétraploïde. S'il se réalise au cours de la maturation des cellules reproductrices, c'est alors la méiose qui est troublée et l'on obtiendra des tétrasperes diploïdes qui engendreront des gamètes renfermant également 2n chromosomes. La fusion de deux gamètes de ce type conduira à un individu tétraploïde, tandis que la conjugaison d'un gamète diploïde avec un gamète normal à n chromosomes produira un végétal triploïde.

On pense que ce sont de semblables anomalies mitotiques ou méiotiques qui ont donné naissance à certaines formes tétraploïdes d'Oenothera, de Datura, etc ..

Traumatismes : Si l'on sectionne la tige de certaines plantes, notamment de la tomate, le traumatisme provoque une excitation de la multiplication des cellules et il se forme des rameaux adventifs dont certains sont triploïdes ou tétraploïdes. Des phénomènes analogues furent observés assez régulièrement par WINCKLER, au cours de ses études classiques sur les chimères. Voici l'essentiel de ses travaux: coupons transversalement une tige de tomate (Solanum lycopersicum) et greffons sur la section un rameau de Morelle noire (Solanum nigrum). La greffe réussit facilement et, au niveau de la soudure, il se forme un bourrelet cicatriciel dans lequel les cellules des deux espèces sont plus ou moins mélangées. Sectionnons alors la tige dans la région de cette soudure. La surface de section va produire des rameaux adventifs: certains seront des rameaux de tomate, d'autres seront des tiges de Morelle noire et d'autres enfin représenteront des chimères ayant une constitution double, dont une partie sera formée par des cellules de tomate, tandis que les autres régions seront occupées par des cellules de Morelle noire. Ces formations singulières ont été jadis appelées des hybrides de greffe. Mais, en réalité, il existe des différences constitutionnelles entre la chimère et l'hybride obtenu par voie sexuelle. En effet, la chimère possède côte à côte deux types de cellules, tandis que l'hybride est formé de cellules de nature double, dont chacune renferme des éléments morphologiques provenant de chaque parent. Ces chimères ont cependant un certain intérêt génétique car WINCKLER a constaté parmi elles l'existence de formes tétraploïdes.



- A. *Solanum nigrum*
- B. *Solanum lycopersicum*
- C. Chimère

EXPÉRIENCES DE WINKLER
Apparition de Chimères en sectionnant
une greffe de Morelle noire (*Solanum nigrum*)
sur Tomate (*S. lycopersicum*).

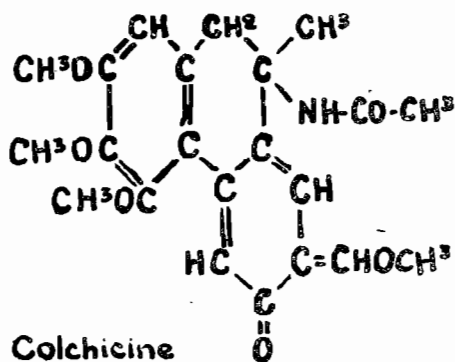
Il semble que la formation de cellules tétraploïdes résulte, dans ce cas, de fusions nucléaires qui se produiraient dans les cellules situées au niveau des régions traumatisées. WINKLER imagine en effet que les pressions auxquelles sont soumis les tissus lors des opérations de greffage provoqueraient la rupture de membranes cellulaires, la réunion des protoplasmes de deux cellules voisines et la fusion des deux noyaux diploïdes en un noyau unique pourvu de $4n$ chromosomes.

Colchicine: Action sur la division nucléaire

La colchicine est un alcaloïde que l'on ex-

trait du bulbe et du tégument séminal du Colchique d'Automne (*Colchicum autumnale* Liliacée). Sa formule brute est $C^{22}H^{25}O_6N$. L'examen de sa formule développée montre qu'il possède 3 cycles en C^6 et une fonction amine secondaire.

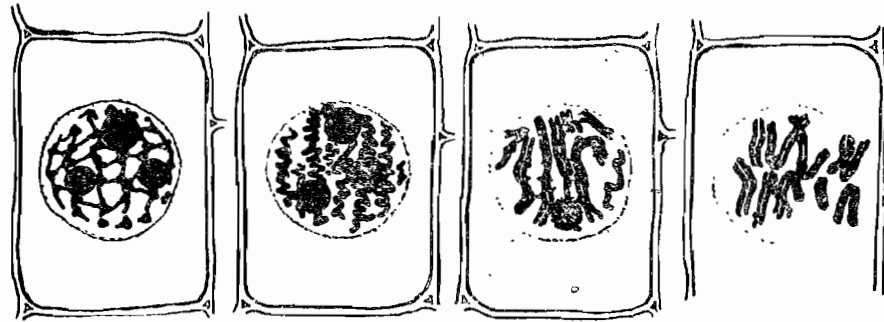
Son action pharmacodynamique est connue depuis longtemps; on s'en sert comme médicament dans les affections cardiaques. Cette substance exerce une action singulière sur la cellule végétale, qui fut entrevue pour la première fois par DUSTIN, HAVAS et LITS en 1937, puis étudiée en détails dans divers pays et notamment en France par GAUDAN, MANGENOT et LEFEVRE.



Voici en quoi consiste cette action: si l'on fait agir sur des tissus méristématiques des solutions de colchicine renfermant de 0,025 % à 0,05 % de cette substance, on constate que le cours normal de la mitose est modifié par suite de l'inhibition du fuseau. Il en résulte des anomalies importantes de la Caryocinèse que nous allons examiner rapidement en supposant qu'il s'agisse d'un

noyau de type réticulé.

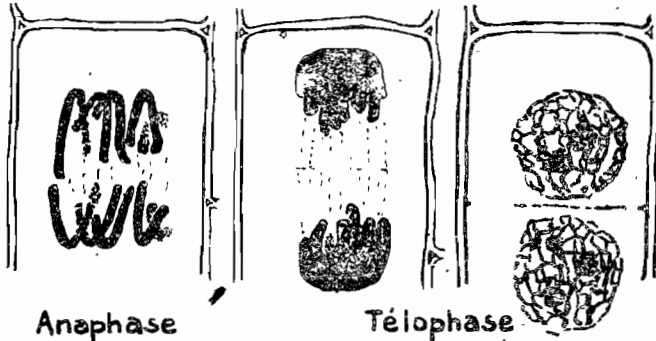
Le début de la caryocinèse, c'est-à-dire la prophase, présente des caractères habituels. Le réseau se condense et se disloque pour donner des filaments spiralés qui représentent les chromosomes. Puis, ceux-ci se contractent et se fissent longitudinalement. Le noyau renferme à ce moment $4n$ chromatides, c'est-à-dire $2n$ chromosomes fissurés.



Noyau quiescent

Prophase

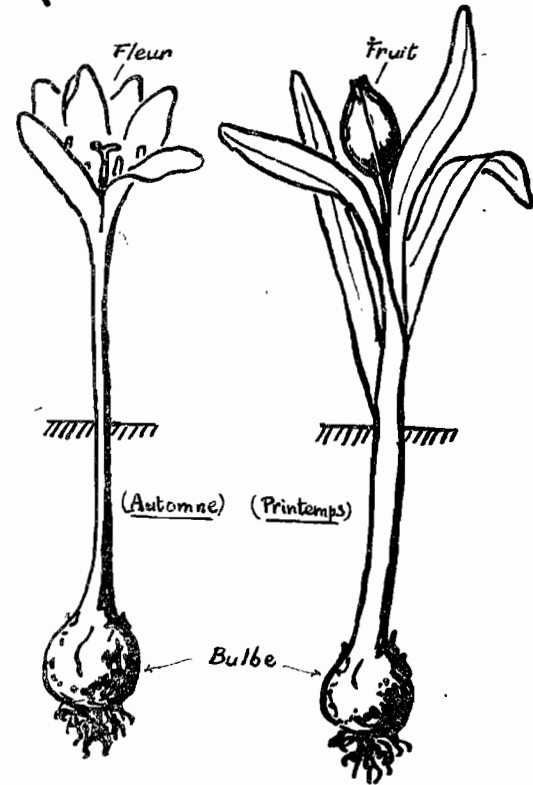
Métaphase



Anaphase

Télophase

Mitose normale



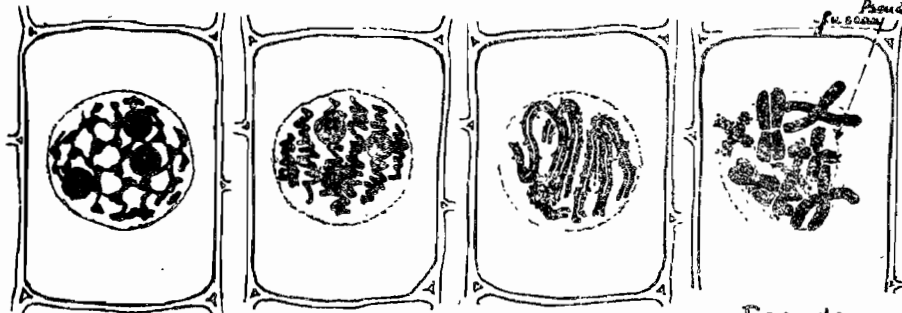
Fleur

Fruit

(Automne) (Printemps)

Bulbe

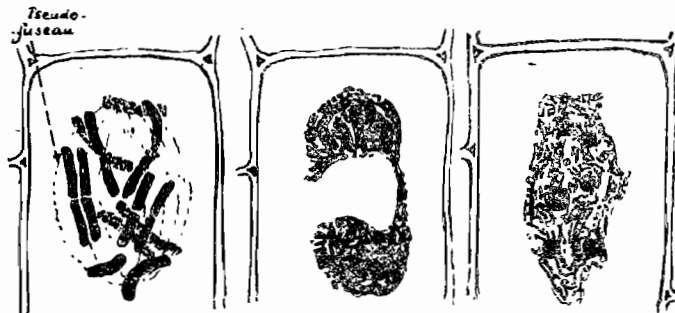
Colchique d'Automne



Noyau quiescent

Prophase

Pseudo-métaphase



Pseudo-anaphase

Pseudo-télophase

Mitose colchicinique (Stathmocinèse)

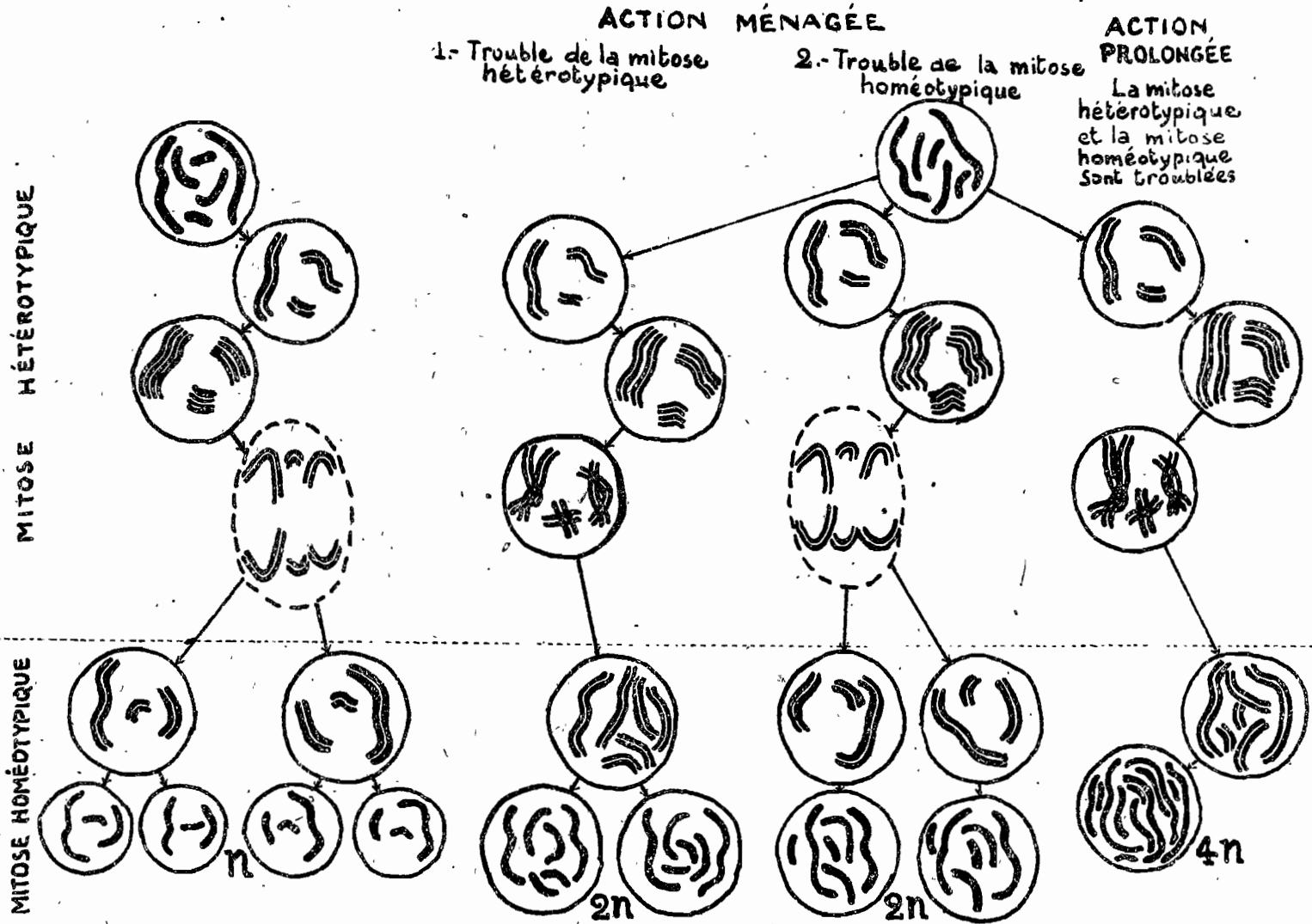
Puis, le noyau entre en méta-phase. Mais, alors que dans les conditions normales, ce stade est caractérisé par la formation d'un fuseau à l'équateur duquel se groupent les chromosomes clivés, on constate que, dans la mitose colchicinique, la membrane nucléaire disparaît simplement et qu'il ne s'individualise pas de fuseau, si bien que les chromosomes clivés sont mis en liberté dans la cavité cellulaire et se répartissent soit uniformément, soit suivant une nappe plus ou moins régulière occupant souvent la surface d'une masse sphérique qui représente la matière située à l'emplacement du noyau.

Cette métaphase aberrante est appelée pseudométaphase.

L'anaphase colchicinique, ou pseudoanaphase comporte, comme l'anaphase normale, la séparation des chromatides mais, comme le fuseau n'est pas individualisé

Méiose normale

Méiose colchicinique



MÉIOSE NORMALE ET MÉIOSE COLCHICINIQUE

ces chromatides se répartissent d'une manière à peu près quelconque; toutefois, on constate que les deux chromatides issues d'un même chromosome demeurent parallèles pendant quelques temps. Enfin, la télophase ou pseudotélophase se produit sans qu'il soit intervenu de processus de scission nucléaire ni de cloisonnement cellulaire. Il se reforme donc un unique noyau contenant $4n$ chromosomes. Ceux-ci s'alvéolisent et se transforment en bandes spiralées qui s'anastomosent les unes aux autres pour reconstituer un réseau.

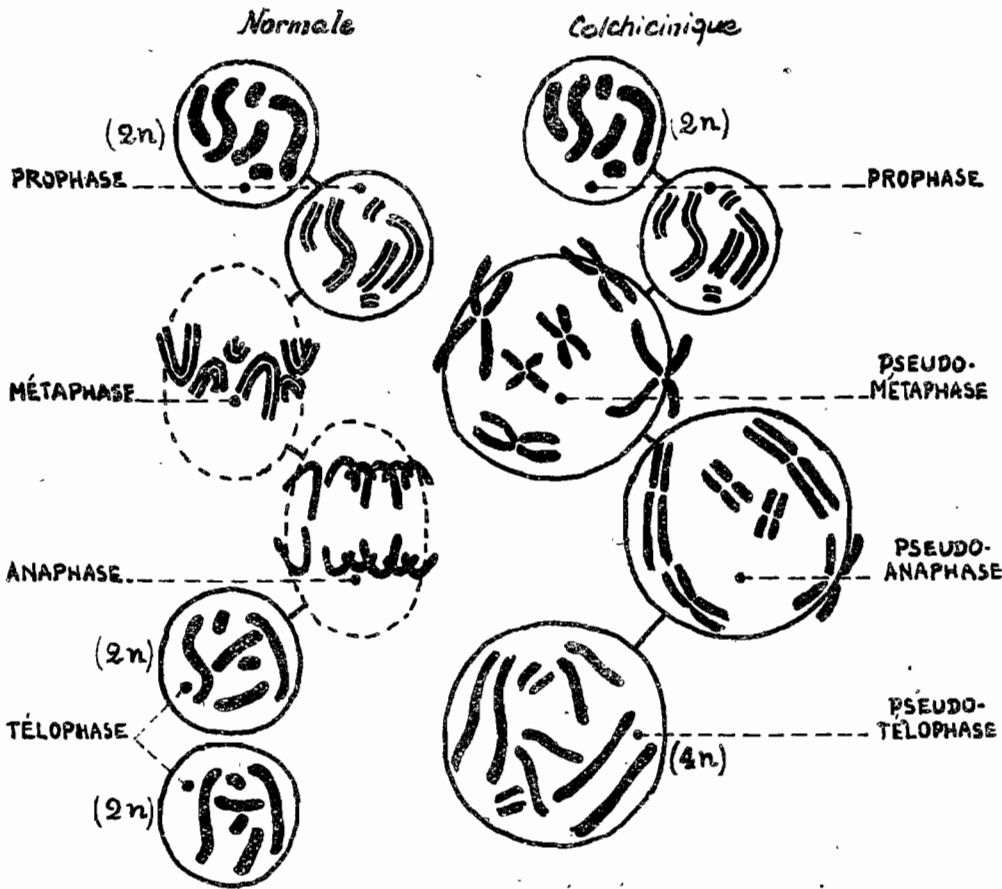


Schéma comparatif des deux mitoses:
normale et colchicinique

Cette mitose spéciale porte le nom de stahmocinèse. Une substance qui provoque ce type d'anomalies mitotiques est qualifiée de mitoclasique. La mitose colchicinique est itérative, c'est-à-dire qu'après avoir subi une première stahmocinèse, un noyau peut présenter successivement d'autres cycles stahmocinétiques. On obtient ainsi un noyau à $4n$, puis $8n$, $16n$, $32n$... chromosomes. On a même observé des noyaux géants qui possédaient $128n$ chromosomes. On remarquera que les types nucléaires ainsi obtenus ont toujours un nombre pair de génomes. Si l'on suspend l'action de la substance mitoclasique, les noyaux ayant subi une ou plusieurs stahmocinèses,

se divisent d'une manière moins aberrante et le fuseau redevient fonctionnel. Parfois, les noyaux redeviennent diploïdes, mais le plus souvent, il reste des noyaux polyploïdes au sein des tissus. Si le traitement n'a pas été trop poussé, on peut observer par exemple des noyaux définitivement tétraploïdes.

Des processus analogues peuvent affecter le cours de la méiose.

Si l'on traite avec ménagement de jeunes boutons floraux par une solution de colchicine, on obtient l'inhibition du fuseau, soit au cours de la mitose hétérotypique, soit plus tardivement, lors de la mitose homéotypique. Dans ce cas, on ne

supprime qu'une disjonction des chromosomes sur deux et l'on obtient ainsi des tétraspores diploïdes. Si l'action de l'alcaloïde est suffisamment précoce et prolongée, les deux étapes de la méiose sont influencées, si bien que les spores sont tétraploïdes. On a constaté que de nombreuses autres substances, par exemple l'acénaphène, l'apiol, les dérivés halogénés du naphthalène, etc ... sont doués de propriétés mitoclasiques analogues à celles de la Colchicine. *le caryotype*

Effets génétiques

Dès qu'il eut connaissance des premières études cytologiques de DUSTIN, l'éminent généticien américain BLAKESLEE utilisa la Colchicine pour réaliser des mutations polyploïdes. A sa suite, de nombreux chercheurs ont eu recours à cette substance. En France, elle a été utilisée par LEFÈVRE et surtout SIMONET et ses collaborateurs, dans le but de créer des formes tétraploïdes.

Technique

On distingue deux groupes de méthodes, selon que l'application de la substance mitoclasique est réalisée sur des graines ou sur des plantes en voie de croissance.

Graines

La technique la plus communément employée consiste à plonger des graines privées ou non de leur tégument dans des solutions aqueuses de Colchicine.

La concentration utilisée varie de 0,2 à 0,8 % et le temps d'imprégnation de 1 à 6 jours selon les espèces. Après avoir subi ce traitement, les semences sont mises à germer sans précautions spéciales.

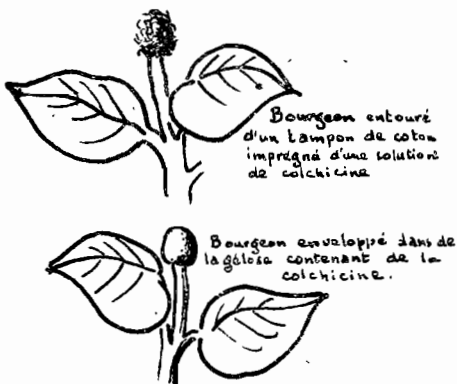
Plantes en voie de croissance

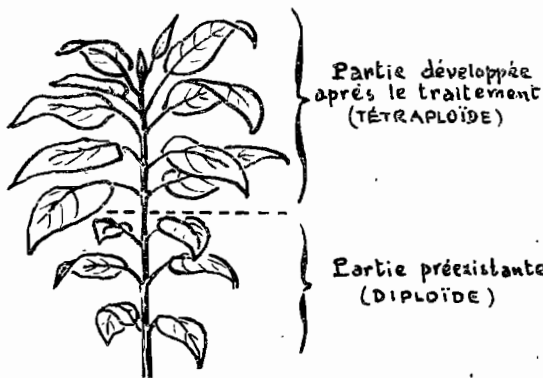
Des jeunes plantules ou des plantes adultes sont traitées au niveau de leur gemmule ou de l'un de leurs bourgeons. En raison de la délicatesse des tissus méristématiques, on opère avec plus de ménagement que dans le cas des graines au repos. On peut, par exemple, pulvériser la Colchicine à l'état de solution aqueuse ou sous forme d'émulsion grasse à base de lanoline. On peut aussi déposer la solution colchicinique sur la tige, à raison de deux à trois gouttes chaque jour pendant à peu près une semaine; on peut aussi entourer le bourgeon d'un tampon de coton hydrophile humecté de la solution mitoclasique ou le recouvrir d'une pâte de gélose aditionnée de cette substance, ou, enfin, le badigeonner avec une pommade de lanoline renfermant de 0,2 à 1 % de Colchicine.

Lorsqu'il s'agit de traiter des bourgeons floraux, on opère en général plus brutalement, en les immergeant dans une solution aqueuse renfermant 1 % de Colchicine. Dans ce cas, le traitement doit être suivi d'un lavage.

Résultats

Les résultats obtenus à la suite du traitement Colchicinique sont très irréguliers. Certaines plantes sont tuées par l'alcaloïde; d'autres cessent de se développer. D'autres fois, la croissance de la plante se poursuit mais les cellules, modifiées par le traitement colchicinique, sont supplantées par les cellules diploïdes, si bien qu'aucune anomalie génétique ne survient. Enfin, dans quelques cas, il se peut que les cellules ayant subi des





Modifications morphologiques produites par la colchicine.

plus stathmocinèses prolifèrent/activement que les éléments diploïdes, si bien que l'on obtient des rameaux polyploïdes, dont les cellules ont, le plus souvent, $4n$ ou $8n$ chromosomes; ces rameaux peuvent être multipliés par bouturage et parfois même au moyen de graines.

Enfin, il est fréquent que les cellules diploïdes et polyploïdes prolifèrent côte à côte. On obtient alors des chimères constituées par l'association d'éléments de types différents. Cette association peut d'ailleurs être instable et au bout de quelque temps, la chimère donne naissance à des rameaux diploïdes et à d'autres qui sont tétraploïdes ou octoploïdes. Si cette ségrégation ne se produit pas par voie asexuée, elle s'opère alors au moment de

la floraison du rameau et celui-ci produit des semences de types divers parmi lesquels on trouve habituellement des graines tétraploïdes.

Enfin, dans quelques cas, on obtient, à la suite de l'action de la Colchicine, des mutants anormaux auxquels il manque des chromosomes et possédant, par exemple, les formules caryologiques suivantes: $2n - 1$; $4n - 1$; $4n - 2$, etc ...

Un très grand nombre de plantes peuvent ainsi fournir des formes polyploïdes. Citons à titre d'exemple, le Syohnis, la Mercuriale, le Lin, la Batterave, le Chou, le Radis, la Sauge, le Mufler, etc ..., etc ...

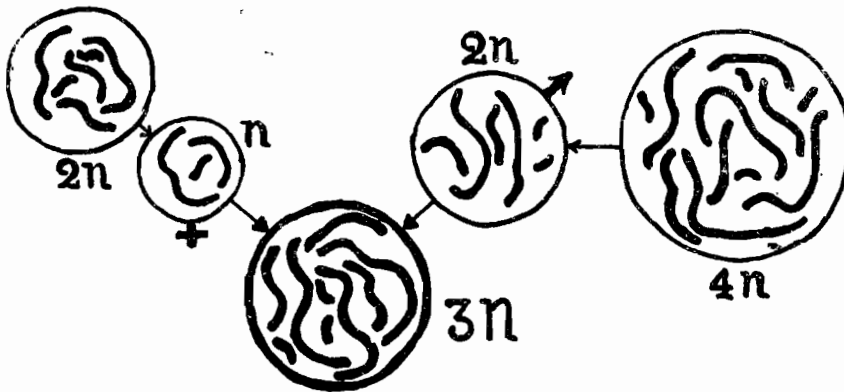
Le traitement colchicinique est donc une méthode qui, bien que récente, s'est déjà révélée comme très féconde. Mais comme nous le verrons plus tard, il n'a pas encore pu être appliqué à l'horticulture et à l'agriculture, à cause de son irrégularité.

Réalisation d'autopolyploïdes par croisement

Nous venons de constater que la création de races polyploïdes par des procédés physico-chimiques procède essentiellement par doublement simple ou répété du stock chromosomique de l'individu primitif. Les mutants obtenus par ces méthodes répondent donc le plus souvent aux formules chromosomiques $4n$, $8n$, $16n$, etc ... Les types intermédiaires, et, tout spécialement, les formes comportant un nombre impair de génomes, ne sont obtenus qu'exceptionnellement par ces méthodes. Pour les obtenir avec certitude, il faut pratiquer des croisements convenables. Si l'on féconde, par exemple, une plante normale par du pollen diploïde provenant d'un individu tétraploïde, on obtient sans peine une forme triploïde. C'est de cette manière que BELLING a obtenu des formes triploïdes de Datura stramonium. On peut de la même manière obtenir divers degrés de polyploïdie chez le pavot d'Islande : Papaver nudicaule; il existe normalement deux races de ce pavot, l'une diploïde ($2n$) possédant 14 chromosomes, l'autre décaploïde, qui en comporte 70 ($10n$).

Le croisement de ces deux races fournit une variété hexaploïde à 42 chromosomes ($7 + 35$) qui, recroisée avec le diploïde produit des tétraploïdes à 28 chromosomes ($21 + 7$).

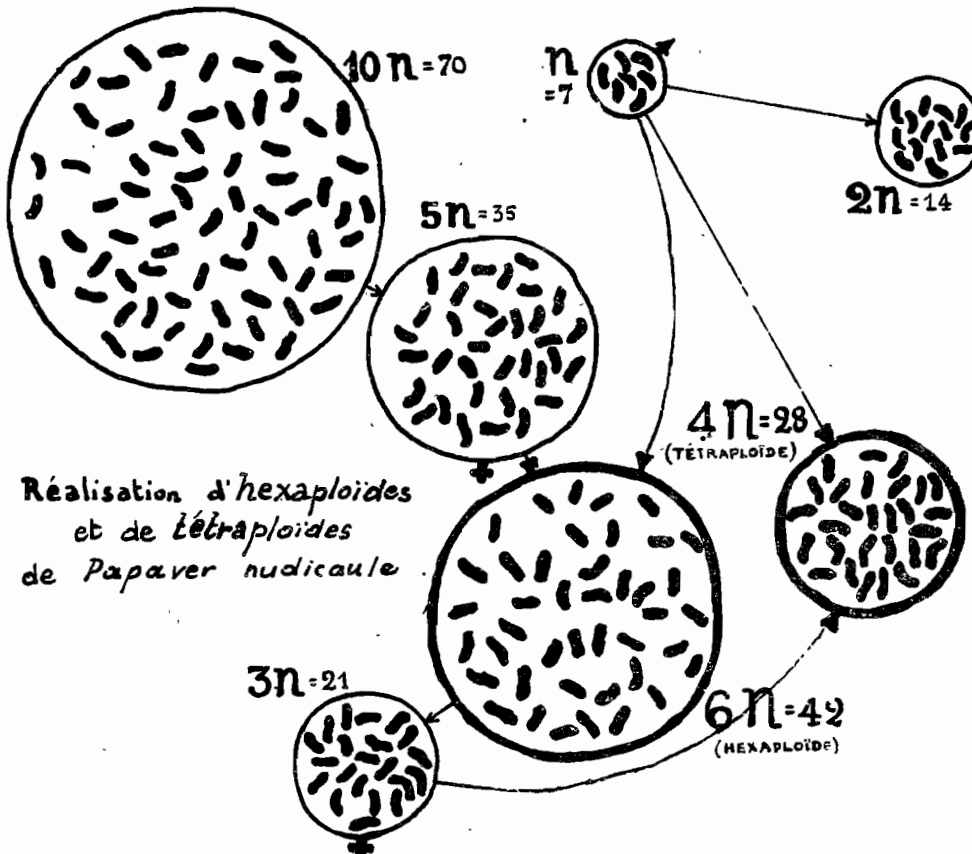
Ainsi, il existe une foule de méthodes qui permettent d'obtenir des formes polyploïdes. Ces formes résultent initialement de mutations et peuvent être



Réalisation d'une forme triploïde par croisement d'un individu diploïde et d'un individu tétraploïde.

naturels que dans celui de polyploïdes obtenus expérimentalement. C'est ainsi que les fleurs de *Campanula persicifolia*, tétraploïde, sont beaucoup plus grandes que celles de la variété diploïde.

L'observation de mutants polyploïdes de *Datura* permet de constater que chez cette plante, il existe une relation très stricte entre la taille des fleurs et le degré de polyploidie (voir figure page 21 et 22). Cette relation s'observe



Réalisation d'hexaploïdes et de tétraploïdes de *Papaver nudicaule*.

transformées en d'autres par des croisements convenables.

b) Caractères des Autopolyploïdes.

Nous examinerons successivement les caractères morphologiques et cytologiques des autopolyploïdes, puis leur fertilité.

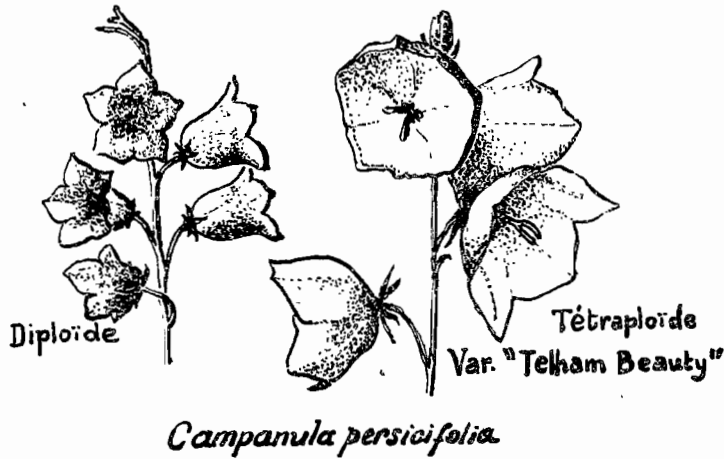
Caractères morphologiques

Le caractère essentiel des autopolyploïdes est le gigantisme, qui, s'il n'est pas vraiment général, est cependant très fréquent, aussi bien dans le cas de polyploïdes

que dans celui de polyploïdes obtenus expérimentalement. C'est ainsi que les fleurs de *Campanula persicifolia*, tétraploïde, sont beaucoup plus grandes que celles de la variété diploïde.

L'observation de mutants polyploïdes de *Datura* permet de constater que chez cette plante, il existe une relation très stricte entre la taille des fleurs et le degré de polyploidie (voir figure page 21 et 22). Cette relation s'observe aussi dans le cas des fruits, mais seulement pour la forme tétraploïde. Les mutants haploïdes et triploïdes qui sont presque complètement stériles ont au contraire des fruits petits en raison de l'absence de graines

Des phénomènes analogues peuvent être constatés sur les polyploïdes obtenus par la Colchicine. C'est ainsi que la forme tétraploïde de *chrysanthemum frutescens* obtenue par colchicinisation de la race diploïde ordinaire présente un gigantisme très net et possède des capitules de grande dimension. De même



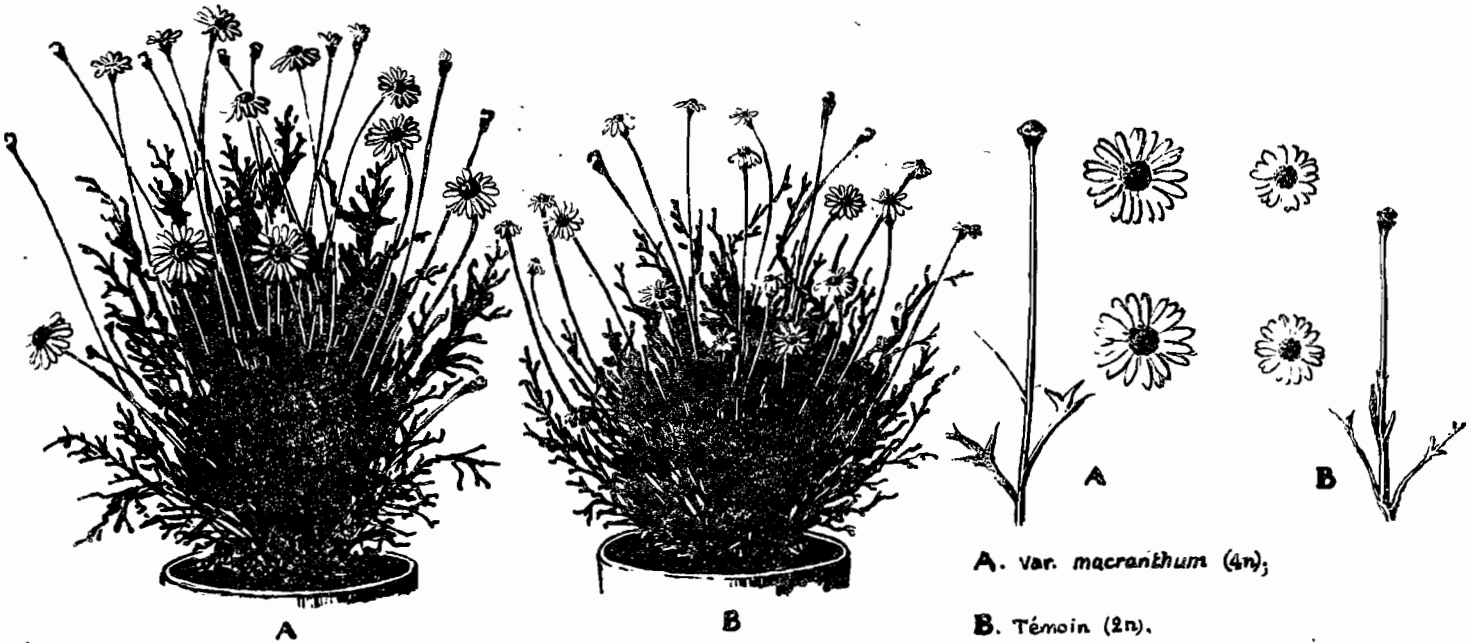
Forme diploïde



Forme tétraploïde

Graines de Lin

les graines du mutant tétraploïde de Lin, obtenues par SIMONET, sont plus volumineuses que celles de la variété diploïde. Ce gigantisme des formes polyploïdes est depuis longtemps utilisé en agriculture et en horti-



A. var. *macranthum* (4n);

B. Témoin (2n).

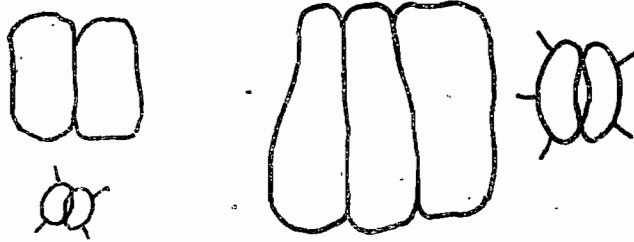
Gigantisme chez *Chrysanthemum frutescens* L. (= *Anthemis*)

culture. C'est ainsi que la plupart des plantes ornementales, Canna, jacinthe, etc ..., sont des formes polyploïdes.

Ce gigantisme que l'on constate par l'observation directe se retrouve lorsqu'on examine la structure histologique; si l'on compare, en effet, les cellules d'une feuille de *Solanum nigrum* diploïde à celles de son mutant tétraploïde, on constate que les cellules du parenchyme palissadique et les stomates de la race tétraploïde sont plus grands que les éléments correspondants de l'individu diploïde.

Il en est de même des grains de pollen

Si l'on compare entre elles des cellules de mousses haploïdes, diploïdes, tripleïdes et tétraploïdes (voir Figure page 21) n constate de même que leur taille augmente en fonction du nombre de génomes accumulés dans une seule cellule.



Cellules du tissu palissadique et stomate d'un *Solanum nigrum* diploïde

Cellules du tissu palissadique et stomate d'un *Solanum nigrum* tétraploïde

Caractères cytologiques et fertilité.

En étudiant les phénomènes d'hybridation, nous avons constaté qu'au début de la méiose, les chromosomes homologues présents dans le noyau, s'attirent et forment des couples appelés gemini, dont la dissociation régulière, lors de l'anaphase hétérotypique, assure le déroulement normal des phases suivantes.

Nous avons également montré que cette régularité de la méiose est une condition essentielle de fertilité. Nous allons retrouver ces particularités en étudiant les phénomènes caryologiques qui se produisent au cours de la maturation des cellules reproductrices des autopolyploïdes.

L'étude de ces phénomènes a conduit les généticiens à distinguer deux types de polyploïdes :

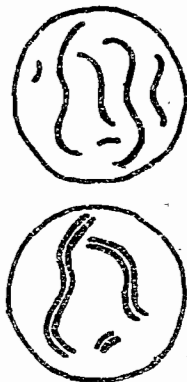
- les artioïdes, chez lesquels il existe un nombre pair de génomes; leur méiose est en général régulière et ils sont donc fertiles.
- les périssoploïdes chez lesquels il existe un nombre impair de génomes; leur méiose est irrégulière et ils sont à peu près stériles.

Nous allons examiner ces deux types.

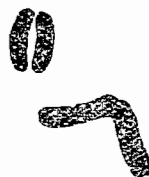
I) Artioïdes - Au début de la méiose, les chromosomes homologues se rapprochent pour former des groupes comportant autant d'éléments qu'il y a de génomes identiques en présence. S'il s'agit par exemple d'une forme tétraploïde, on constate que les groupes de chromosomes, au lieu d'être constitués chacun par 2 chromosomes comme c'est le cas pour les races diploïdes, sont formés par 4 éléments accolés de diverses manières.

A ces groupes de 4 chromosomes, qui sont homologues des gemini des formes diploïdes, en donne le nom de tétravalents. Cet agencement particulier souligne l'affinité que manifestent les uns pour les autres les chromosomes homologues provenant de stocks haploïdes identiques.

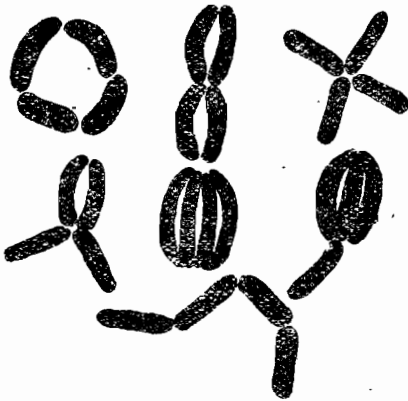
L'observation de tétravalents, lors de la méiose de formes tétraploïdes renforce donc la notion d'homologie des



Formation de couples de chromosomes à la prophase hétérotypique d'une plante diploïde.



Accouplement des chromosomes dans une plante diploïde

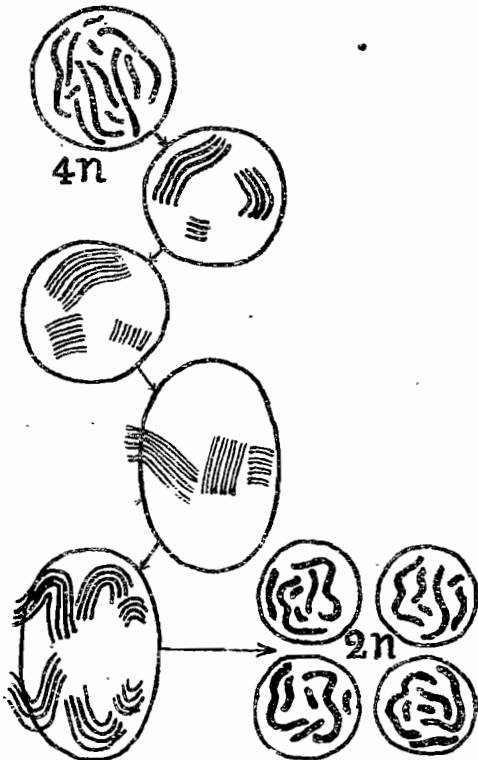


Divers modes d'accouplement des chromosomes à la diacinese d'un autotétraploïde; formation de tétravalents.

chromosomes, que nous avons définie à propos de races diploïdes.

Après s'être ainsi groupés, puis divisés, les chromosomes se répartissent en général régulièrement entre les deux pôles du fuseau; puis, les chromatides, provenant de leur fission se dissocient avec la même régularité au cours de la mitose homéotypique, pour donner des tétraspermes diploïdes. L'union de ces gamètes diploïdes provenant de ces tétraspermes reproduit un individu tétraploïde. Les mutants tétraploïdes et individu tétraploïde. Les mutants tétraploïdes et, d'une façon générale, les formes artiploïdes sont donc habituellement fertiles et transmettent leurs caractères à leur descendance. Ceci résulte de ce que leur garniture chromosomique est équilibrée.

Toutefois, la régularité de la méiose n'est pas un caractère absolument général des artiploïdes, car, dans certains cas, la disjonction des chromosomes réunis en tétravalents se fait d'une manière quelconque. On obtient alors des spores dont la garniture chromosomique est aberrante, ce qui a pour effet de réduire la fertilité.



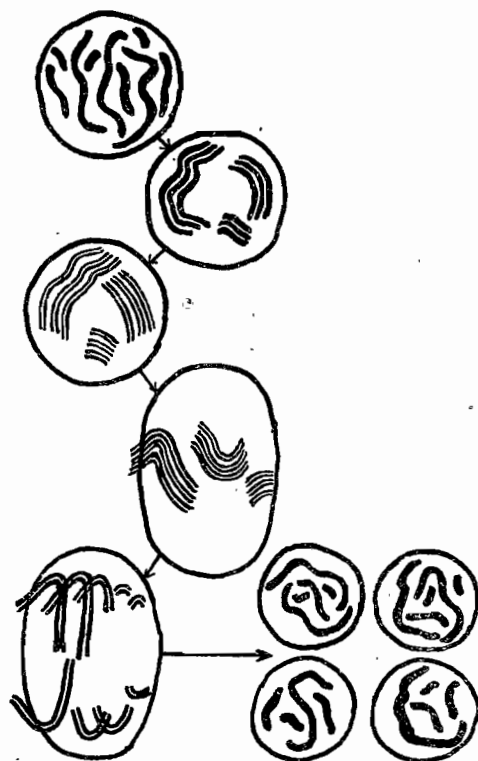
Méiose régulière d'un autotétraploïde

2) Périsseploïdes - Le début de la méiose est marqué, comme dans le cas précédent, par le rapprochement des chromosomes homologues. S'il s'agit par exemple d'une race triploïde, chacun des groupes ainsi formés, est constitué par 3 éléments associés de diverses manières, par exemple en Y, en raquette, en chaîne, etc ... A cet assemblage de trois chromosomes homologues, on donne le nom de trivalent. Après s'être ainsi groupés, puis clivés, les chromosomes se répartissent entre les pôles du fuseau. Ils tendent parfois à se séparer en deux groupes à peu près égaux, mais cette séparation



Divers modes d'accouplement des chromosomes à la diacinese d'un mutant triploïde; formation de trivalents.

ne peut, en aucun cas, assurer à chaque noyau fil, une répartition égale des chromosomes, car, lorsque chaque trivalent se dissocie, deux de ses éléments, subissent une ségrégation, l'un allant vers un pôle et l'autre au pôle opposé, tandis que le troisième se dirige au hasard. Chaque pôle reçoit donc un nombre très variable de chromosomes. La mitose homéotypique ne modifie rien de cette répartition, si bien que les Tétraspores sont en majorité anormales et stériles. Les races triploïdes et d'une manière générale, les mutants périssoploïdes, ont donc une garniture chromosomique inéquilibrée, ce qui entraîne des anomalies de la méiose, et par conséquent, une faible fertilité.



Méiose irrégulière
d'un mutant triploïde

Ces périssoploïdes ne se maintiennent d'ailleurs pas constants, mais présentent une descendance variée, dans laquelle on rencontre notamment des formes polysomiques dont nous allons bientôt parler.

3°) Allelopolyloïdes

a) Généralités

Au début de l'étude de la polyploidie, nous avons défini la mutation polyploïde comme résultant d'une augmentation du nombre de génomes constituant la garniture chromosomique d'un individu, par l'acquisition de 1, 2, 3, etc ... génomes supplémentaires.

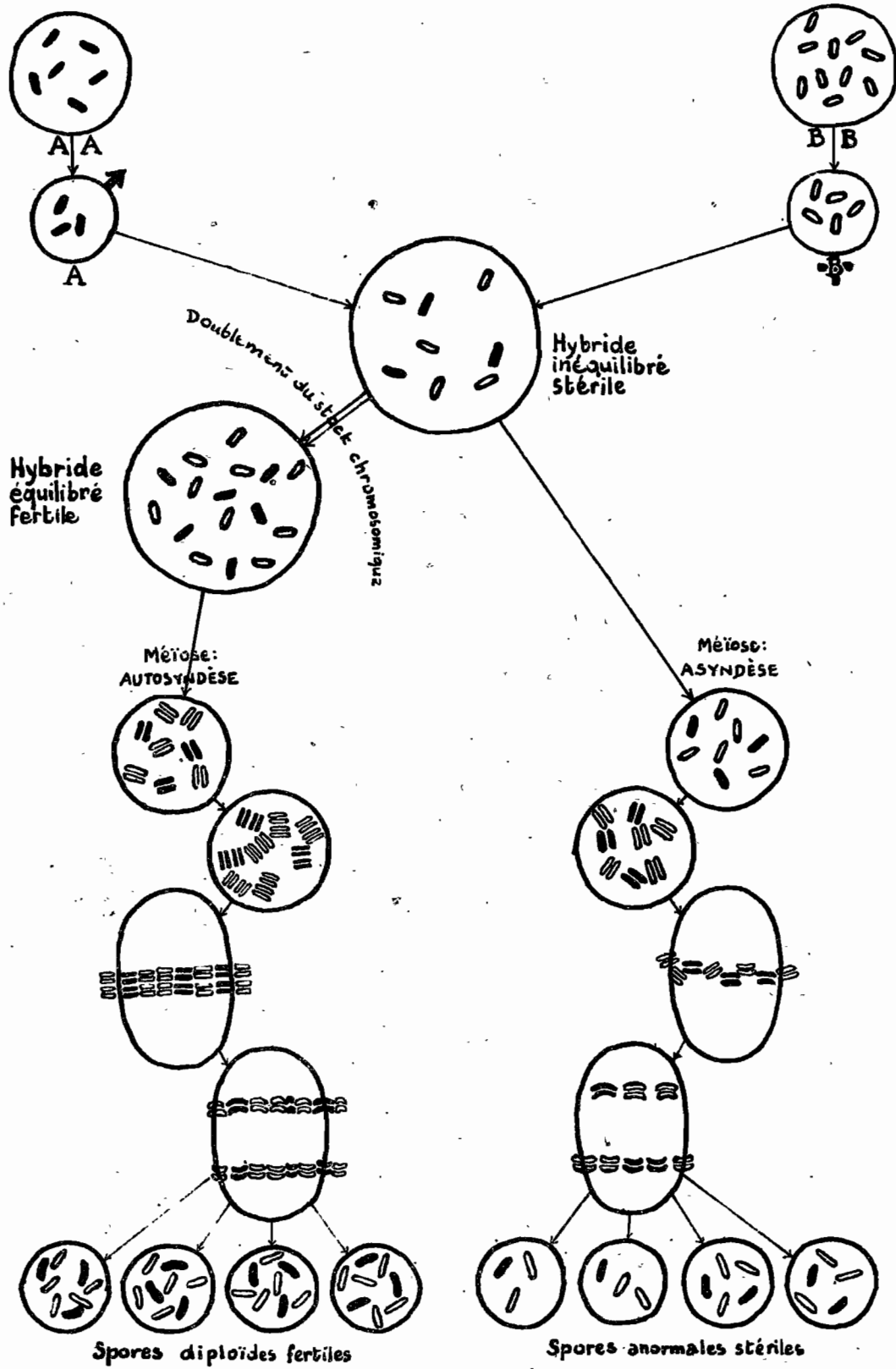
Nous avons dit que, lorsque les génomes ainsi surajoutés sont identiques à ceux présents dans le stock chromosomique de l'individu primitif, il s'agit d'autopolyploidie. Si les génomes surajoutés sont différents de ceux constituant la garniture initiale, on obtient un polyploïde de nature hybride, que l'on appelle un allelopolyloïde.

b) Origine et fertilité

Supposons deux plantes diploïdes dont les garnitures chromosomiques AA et BB ne possèdent pas de chromosomes homologues en commun. Supposons que malgré cela ces plantes puissent s'hybrider. L'hybride obtenu aura un stock A de chromosomes associé à un stock B.

Comme nous l'avons constaté en étudiant le comportement des hybrides interspécifiques (voir fascicule I, pages I24 et I25), cet hybride sera stérile et sa méiose caractérisée par une asyndèse complète, puisqu'il n'y a aucune homologie entre les chromosomes mis en présence; cette méiose se poursuivra d'une manière désordonnée, si bien qu'on obtiendra des tétraspores stériles pourvues d'un nombre quelconque de chromosomes.

Mais, supposons qu'à la suite d'une méiose ou d'une mitose anormales du type celles que nous avons étudiées dans le cas du Chou-radis et de la primevère de KEW (voir fascicule I, pages I26 et I28) il se produise un doublement du stock chromosomique.

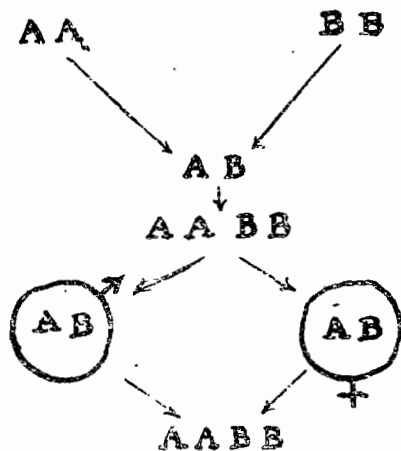


Formation d'un *allotétraploïde* par doublement du stock chromosomique d'un *hybride stérile*

alors l'hybride sera fertilisé. Ce doublement des chromosomes représente évidemment une mutation polyploïde. Après ce doublement, les cellules végétatives de la plante renferment deux exemplaires de chaque chromosome. Dès lors, la méiose de l'hybride peut être régulière, puisqu'à tout chromosome correspond un homologue. A la prophase hétérotypique, il ne se forme donc que des gemini dont la dissociation s'opère normalement à l'anaphase. La mitose homéotypique est également normale et l'on obtient des tétrasperes diploïdes toutes identiques, dont chacune renferme la garniture diploïde complète de l'hybride primitif. La conjugaison des gamètes issus de ces spores diploïdes reproduit évidemment l'hybride tétraploïde.

L'hybride est donc devenu tout à fait fécond et présente une descendance uniforme.

Ainsi, une mutation allopolyploïde comporte deux processus: un processus d'hybridation et un processus de mutation polyploïde.



Formation d'un allotétraploïde par doublement du stock chromosomique d'un hybride stérile

Généralement, le processus d'hybridation précède le doublement du stock chromosomique. C'est ce que nous avons constaté en étudiant l'hybride de Brassica et de Raphanus (voir fascicule I, page I26), celui d'Aegilops vata et de tritium dicoccoides (voir fascicule I, page I28) celui de tritium vulgare et de secale cereale (voir fascicule I page I38) et enfin celui de Primula verticillata et de Primula floribunda (v.fasc.I,p.I28)

Dans ces divers exemples, la duplication du stock chromosomique résultait d'anomalies accidentelles du cours de la mitose ou de la méiose. On a pu l'obtenir également en traitant l'hybride stérile par de la Colchicine. De cette manière, on a fertilisé des hybrides de Menthe ou de Jusquiame, qui, primitivement, étaient complètement stériles.

Signalons, pour finir, que dans certains cas, le processus d'hybridation peut suivre le doublement du stock chromosomique au lieu de le précéder. C'est ce que SIMONET a obtenu en réalisant l'hybridation de l'Iris Hoegiana et de l'Iris Macrantha qui sont tous deux tétraploïdes (voir fascicule I, page I36). L'hybride qui résulte de ce croisement est un tétraploïde que l'on appelle l'Iris Autosyndetica; en principe, cet hybride devrait être fertile. Sa méiose est, en effet, parfaitement régulière et les tétrasperes qu'il produit sont viables. Mais, en réalité, il est stérile, car il y a une incompatibilité entre ses propres gamètes, ce qui est un phénomène très fréquent chez les Iris. On peut cependant obtenir des graines à partir de cet Iris en le croisant avec un autre hybride également autosyndétique, ce qui démontre sa fertilité de principe.

Il est inutile que nous examinions en détails l'origine et les particularités cytologiques des différents hybrides polyploïdes que nous venons d'énumérer, car nous en avons suffisamment parlé à propos des hybrides inter-spécifiques (voir fascicule I). Il nous suffit d'avoir indiqué ici que la création de ces races nouvelles résulte de l'association d'un processus d'hybridation et d'une mutation polyploïde.

c) Caractères morphologiques

Les caractères morphologiques des allopolyploïdes résultent à la fois de leur

qualité d'hybride et de leur nature polyploïde.

La qualité d'hybride leur confère parfois une luxuriance particulière, et leur communique aussi des caractères nouveaux que l'on ne rencontre pas dans les espèces parentales. (voir l'exemple du Chou-radis, fascicule I, page 125). Leur nature polyploïde en fait souvent des plantes pourvues d'organes géants.

De nombreuses variétés horticoles de Roses, de Chrysanthèmes et certains Blés constituent sans doute des allelopolyploïdes qui se sont réalisés spontanément, dans des conditions que nous ne connaissons pas. Nous y reviendrons, en étudiant le problème de l'évolution et nous verrons quel parti il est possible de tirer de la notion d'allelopolyploïdie pour expliquer la genèse de certaines espèces végétales.

C) POLYSOMIE

Généralités

Lorsque nous avons examiné les principaux types de mutations chromosomiques, nous avons défini la polysomie comme résultant de la présence d'un ou de plusieurs chromosomes surnuméraires.

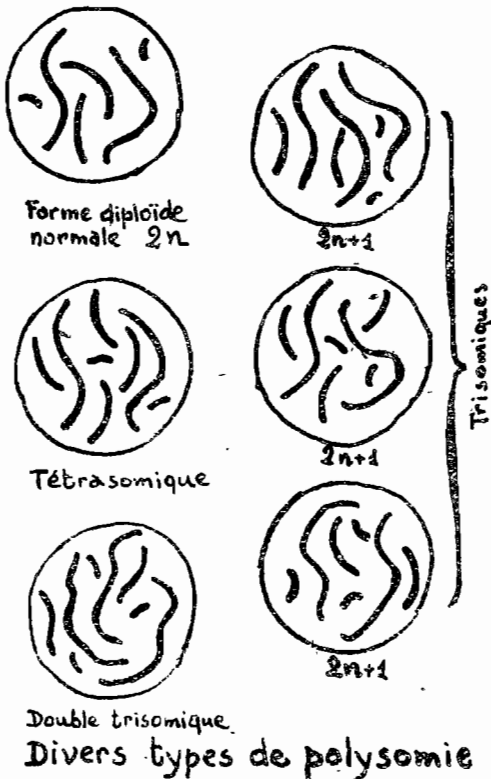
Considérons, par exemple, une espèce théorique, dont la forme diploïde comporte 5 couples de chromosomes que nous supposerons morphologiquement distincts pour la commodité de notre exposé. Imaginons que deux soient longs, deux moyens et deux courts. Supposons que le chromosome long soit présent en triple exemplaire, nous avons affaire à un mutant trisomique. Puisque la garniture chromosomique du végétal comporte 3 chromosomes différents, il doit pouvoir exister trois types distincts de mutants trisomiques.

On peut imaginer également que la garniture chromosomique comporte deux éléments supplémentaires. Ces deux chromosomes surnuméraires peuvent être identiques et, par exemple, appartenir tous deux au type long. On est alors en présence d'un mutant tétrasomique dont la constitution peut être représentée par $2n + 2$. Les deux éléments supplémentaires peuvent au contraire appar-

tenir à des types distincts. L'un peut être, par exemple, le chromosome moyen, et le second, le chromosome court. Dans ce cas, le mutant est un double trisomique dont la constitution peut être représentée par $2n + 1 + 1$. Il est permis d'envisager encore d'autres modèles de polysomie correspondant aux types $2n + 3$, $2n + 1 + 2$, etc ...

Signalons enfin que les mutants polyploïdes peuvent eux aussi être affectés de polysomie. On connaît par exemple les types $4n + 1$, $4n + 2$, etc ...

Après ce bref préambule théorique, nous allons examiner un exemple concret de polysomie, emprunté aux magnifiques travaux réalisés sur le Datura stramonium par les généticiens américains BLAKESLEE et BEILING.



Les mutants trisomiques de Datura Stramonium

A) Caractères généraux

Le Datura Stramonium ou Stramoine est une Solonacée que l'on rencontre parfois dans les terrains vagues et les décombres et qui est cultivé à cause de ses propriétés médicinales. Il possède une tige herbacée atteignant environ 1m. de haut, pourvue de larges feuilles à bord festonné et de grandes fleurs à corolle blanche; son fruit globuleux, hérissé d'épines comme un marron d'Inde, est caractéristique.

En 1915, BLAKESLEE observa dans des cultures de Datura Stramonium un individu aberrant caractérisé par des fruits globuleux pourvus d'aiguillons trapus.

Rameau avec fleur et fruit
de
Datura Stramonium L.



A cette forme nouvelle, il donna le nom de "globe". Il se demanda naturellement si cet individu résultait d'une mutation factorielle. Deux cas devaient être considérés. Il pouvait s'agir d'une mutation dominante ou, au contraire, d'une mutation récessive. Dans le premier cas, la forme "globe" observée devait être un hétérozygote Aa et sa descendance par autofécondation devait fournir 25% de AA, 75% de Aa et 25% de aa, c'est-à-dire 75% du type "globe" et 25% du type normal. Dans la seconde hypothèse, la forme "globe" devait être un homozygote aa qui, par autofécondation devait se maintenir constant. Or, aucune de ces éventualités ne se réalisa car, par autofécondation, le mutant "Globe" fournit à BLAKESLEE 25% de "globe" résultat qui était en désaccord avec les lois de MENDEL. Le croisement du mutant avec la plante normale donna également des résultats anormaux.

BLAKESLEE avait donc obtenu un mutant d'un type nouveau dont la nature était indéterminable par les seuls moyens de la génétique. Par la suite, ce savant et ses collaborateurs observèrent plus de 30 mutants, tous différents qui apparurent soit spontanément soit dans la descendance de races triploïdes, soit enfin sous l'action des radiations du Radium. Ces mutants différaient entre eux par divers détails et surtout par leurs fruits, qui étaient très caractéristiques. L'autofécondation de ces mutants ou leur croisement avec la forme normale donna, comme dans le cas de la forme "globe", des résultats très différents de ceux prévus par les lois de MENDEL.



NORMAL



GLOBE

Capsules de *Datura*

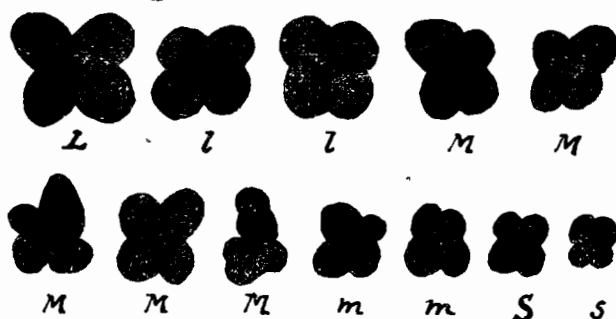
Pour préciser la nature de ces mutants singuliers, BLAKESLEE songea naturellement à s'adresser à la cytologie. Il associa à ses recherches un caryologiste averti, BELLING; cette collaboration fut très féconde et aboutit à des résultats remarquables.

Les chromosomes de *D. Stramonium*:

- représentation schématique :



- aspect réel des chromosomes associés en gémis pendant la diacynèse :



Les chromosomes L, S et s sont immédiatement reconnaissables, puisqu'il n'existe qu'une paire de chacun d'eux. Ceux des groupes l, M et m ne le sont pas immédiatement, puisque chaque type est représenté par plusieurs paires.

Si l'on examine le stock chromosomique des différents mutants obtenus par BLAKESLEE et ses collaborateurs, on constate que chacun d'eux possède un chromosome surnuméraire. Ces mutants sont donc tous des mutants trisomiques. Etant donné que le nombre de mutants trisomiques ne peut, en principe, excéder le nombre de paires de chromosomes constituant la garniture chromosomique de l'individu normal, il paraît, à première vue, surprenant que le *Datura*, qui possède 12 paires de chromosomes puisse fournir une trentaine de mutants trisomiques.

Cette anomalie a pu être expliquée par l'examen caryologique de ces divers mutants.

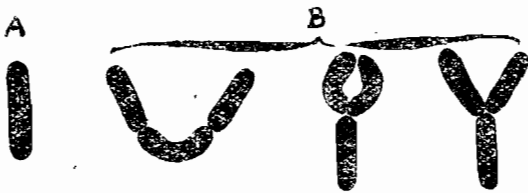
Si l'on observe l'accouplement des chromosomes au cours de la diacynèse, on constate, suivant les mutants, que le chromosome surnuméraire peut être disposé de diverses manières. Dans douze des mutants obtenus par BLAKESLEE et ses collaborateurs, le chromosome surnuméraire est droit lorsqu'il est isolé, tandis que lorsqu'il est associé à ceux d'une paire d'homologues, on obtient une figure en forme de V, d'Y ou de têtard. Ces aspects sont les mêmes que ceux qui caractérisent les formes tripleïdes. Ils témoignent d'une homologie parfaite entre le chromosome surnuméraire et ceux de la paire à laquelle il est associé.

Dans d'autres mutants, qui sont au nombre de 14, le chromosome surnuméraire forme une boucle fermée lorsqu'il est isolé et, s'il est associé à une paire, l'assemblage revêt l'aspect d'un V ou plus souvent d'un cercle.

Enfin, chez d'autres mutants, le chromosome peut s'associer indifféremment à ceux de deux paires distinctes, par exemple à ceux de la paire de chromosomes

Nous n'exposerons pas l'histoire de ces travaux, car cela nous obligerait à des développements excessifs. Nous nous contenterons de résumer les résultats auxquels BLAKESLEE et BELLING sont parvenus, sans respecter leur ordre chronologique, mais en nous efforçant de mettre en valeur les idées qui ont dirigé ces travaux.

L'examen de la mitose du *Datura Stramonium* montre que le stock diploïde de cette espèce comporte douze paires de chromosomes. Ces chromosomes sont inégaux. On peut distinguer 6 catégories d'éléments: une paire de très longs (L), deux paires de longs (l), cinq paires de moyennement longs (M), deux paires de moyens (m), une paire de courts (S) - l'initiale du mot anglais short, et enfin, une paire de très courts (s). Les chromosomes L, S et s sont immédiatement reconnaissables, puisqu'il n'existe qu'une paire de chacun d'eux. Ceux des groupes



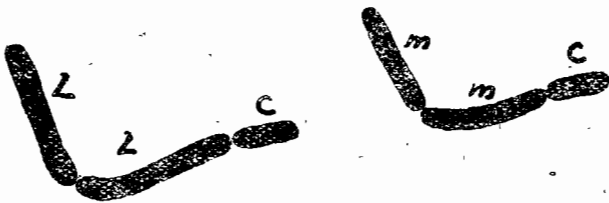
Aspect du chromosome surnuméraire dans un trisomique primaire.

- A- le chromosome surnuméraire est isolé;
- B- il est associé aux chromosomes d'une paire d'homologues.



Aspect du chromosome surnuméraire dans un trisomique secondaire.

- A- le chromosome surnuméraire est isolé;
- B- il est associé aux chromosomes d'une paire d'homologues.



Aspect du chromosome surnuméraire dans un trisomique tertiaire.

Le chromosome C s'associe indifféremment à deux paires d'homologues qui peuvent être, par exemple, L ou m.

nature s'attirent, tandis que celles de nature différente se repoussent.

Ces hypothèses vont nous permettre de comprendre pourquoi un chromosome isolé est toujours droit ou faiblement arqué: en effet, puisque ses extrémités sont de nature différente, elles tendent à se repousser, si bien qu'il ne peut jamais former une boucle fermée. La disposition en V, en T et en Y que

très longs (L) ou à ceux d'une paire de chromosomes moyens (m). Ces types caryologiques permettent de définir 3 catégories de mutants trisomiques: primaires, secondaires et tertiaires. Nous allons examiner l'interprétation que BLAKESLEE et BELLING ont donné de ces différents types de mutants.

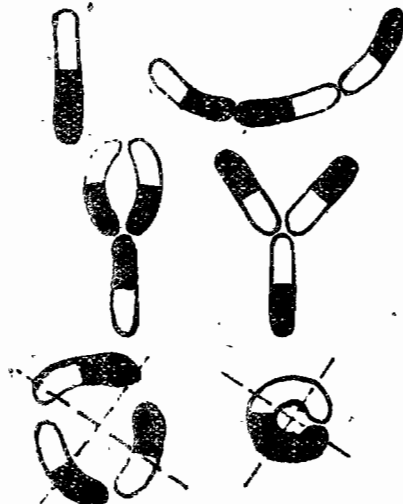
B) Etudes des divers types de mutants Trisomiques

I) Mutants primaires

a) Caractères cytologiques et morphologiques

Dans le cas des mutants primaires, le mode de groupement des chromosomes au cours de la méiose pour former un trivalent est identique à celui qu'on observe habituellement dans le cas des autotriploïdes.

Cet assemblage indique, comme nous l'avons signalé, qu'il existe une homologie complète entre les trois chromosomes groupés. Pour expliquer les différents types d'arrangements réalisés, imaginons que les chromosomes sont hétérogènes, que chacune de leurs extrémités possède par conséquent une constitution distincte et qu'enfin, les extrémités de même



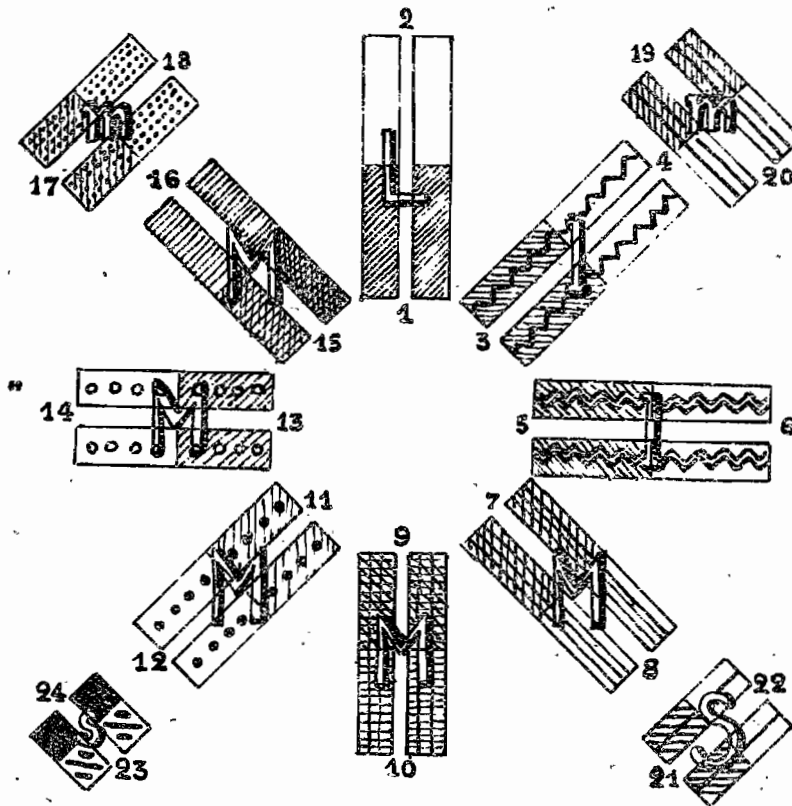


Schéma de la garniture chromosomique du *Datura*
selon Blakeslee

présente le trivalent d'un trisomique primaire s'explique de la même manière. On comprend également que les chromosomes du trivalent ne se groupent pas en cercle, car, s'il en était ainsi, deux extrémités de natures différentes devraient se toucher, ce qui n'est pas possible étant donné leur répulsion.

Ces considérations nous conduisent à représenter chaque chromosome en affectant un signe distinctif à chacune de ses extrémités et à schématiser la garniture chromosomique du *Datura* au moyen de la figure ci-centre, due à BLAKESLEE, dans laquelle les extrémités des chromosomes sont affectées de numéros. Puisque l'aspect des trivalents dans les trisomiques primaires indique une homologie complète des chromosomes groupés, on est obligé d'admettre que le chromosome surnuméraire présent dans la garniture chromosomique d'un mutant de ce type, est un chromosome normal. Étant donné

qu'il y a douze chromosomes différents, il doit exister 12 trisomiques primaires distincts. Ceci est vérifié par l'expérience puisque, comme nous l'avons indiqué il existe douze mutants primaires. Cette coïncidence entre les résultats génétiques et les prévisions caryologiques est tout à fait remarquable et apporte évidemment une confirmation de la théorie chromosomique.

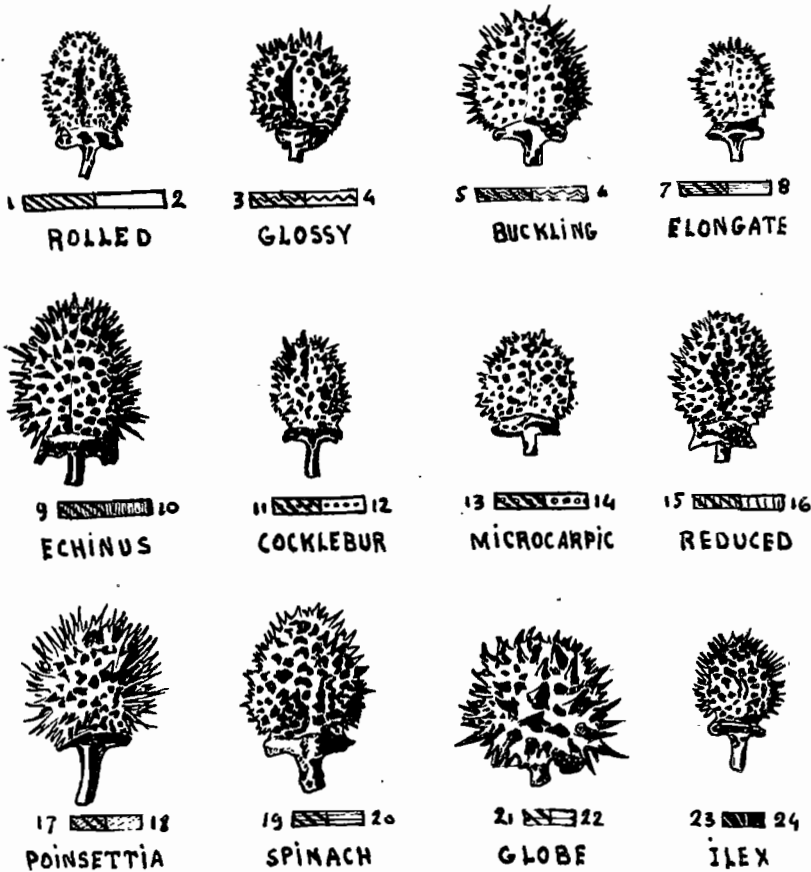
Le Tableau de la page 42 résume les résultats de BLAKESLEE et de BELLING. Il représente les fruits des 12 mutants trisomiques primaires de *Datura*, avec, au-dessus de chacun d'eux, le chromosome surnuméraire correspondant. Un second tableau (page 43) donne la traduction des noms anglais utilisés par BLAKESLEE.

Il convient de signaler que cette représentation des mutants primaires n'est pas parfaitement satisfaisante. S'il n'est en effet pas douteux que les mutants Rolled, Globe et Ilex correspondent respectivement à la présence, comme chromosomes surnuméraires des éléments 1 - 2, 21 - 22 ou 23 - 24, qui ne sont représentés que par une seule paire dans la garniture normale, on ne peut être aussi affirmatif dans le cas des autres mutants.

Considérons, par exemple, les formes Elongate, Echinus, Cocklebur, Micrecarpis et Reduced. L'examen cytologique de ces cinq mutants montre que chacun d'eux possède un chromosome surnuméraire appartenant au type moyennement long (M). Mais il n'est pas possible d'affecter à l'un ou l'autre de ces mutants telle ou telle des 5 paires de chromosomes moyennement longs (M). Rien ne permet d'affirmer que le



NORMAL



Capsules des mutants trisomiques primaires de *Datura*

mutant Cocklebur possède effectivement le chromosome II - 12 comme surnuméraire ou que le mutant Reduced est caractérisé par un chromosome supplémentaire I5 - I6.

Pour préciser cette question, il faudrait pouvoir distinguer entre elles ces 5 paires de chromosomes qui sont morphologiquement identiques. Il serait possible d'y parvenir si l'on connaissait la répartition des gènes entre les différents chromosomes. En effet, en constaterait que, dans un mutant primaire, par exemple dans le mutant Cocklebur les caractères correspondant aux gènes du chromosome II - 12, comportent des anomalies qui sont manifestement dues à la présence du chromosome surnuméraire. On pourrait donc affirmer que le chromosome surnuméraire est précisément le chromosome II - 12, qui renferme les gènes qui font l'objet de l'anomalie constatée. Des observations analogues réalisées sur tous les mutants primaires permettraient de savoir exactement quel est le chromosome surnuméraire. Mais une semblable analyse n'est pas, de chacun d'eux, possible, car les Généticiens n'ont décelé qu'un très petit nombre de gènes chez le *Datura*. Il en résulte que, pour le moment, toute distinction entre les mutants primaires d'un même groupe

cytologique, par exemple entre les cinq mutants possédant un chromosome surnuméraire moyennement long (M) demeure arbitraire. Cette imprécision des résultats de BLAKESLEE et BELLING ne diminue d'ailleurs en rien leur originalité, car, sous leur forme actuelle, ils représentent déjà un ensemble remarquable et fournissent la meilleure confirmation que l'on connaisse de la théorie chromosomique.

Signification des noms donnés par

BLAKESLEE et BELLING

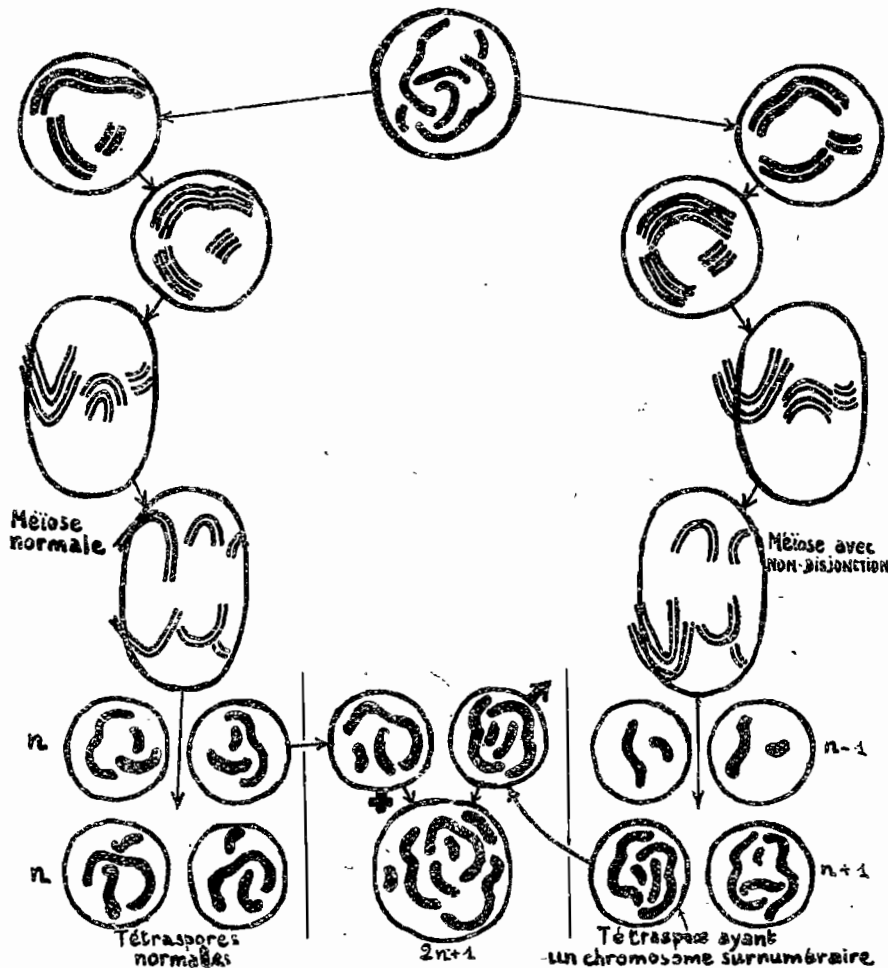
aux Mutants trisomiques primaires de Datura

ROLLED	=	Roulé (cylindrique)
GLOSSY	=	Brillant
BUCKLING	=	Bouclé
ELONGATE	=	Allongé
ECHINUS	=	Hérissé
COCKLEBUR	=	Lampourde (fruit du <u>Xanthium</u>)
MICROCARPIC	=	à petits fruits
REDUCED	=	Réduit
POINSETTIA	=	(Euphorbiacée à capsule hérissée)
SPINACH	=	Epinard
GLOBE	=	Globuleux
ILEX	=	Houx

b) Origine

Les mutants trisomiques primaires apparaissent, soit spontanément, soit, le plus souvent, dans la descendance des formes tripleïdes. BLAKESLEE et BELLING ont constaté que la production spontanée de ces mutants résulte d'une anomalie très rare de la méiose, à laquelle on donne le nom de non-disjonction.

Afin de préciser la nature de cette anomalie, reprenons le schéma théorique qui nous a permis de définir les différents types de polysomie et supposons une plante dont la garniture diploïde possède 6 chromosomes, 2 longs, 2 moyens et 2 courts. Au moment de la mitose hétérotypique, les chromosomes homologues s'accouplent et se clivent, puis ils se séparent en deux groupes égaux, si bien que chaque pôle du fuseau reçoit trois chromosomes: 1 long, 1 moyen et 1 court. La dissociation régulière des chromatides à la mitose homéotypique produit des tétrasperes renfermant chacune un chromosome long, un moyen et un court. Supposons que, par suite d'un déroulement anormal de l'anaphase hétérotypique, deux chromosomes accouplés, au lieu de se séparer, se rendent en bloc à l'un des pôles du fuseau. Après la mitose homéotypique qui, elle, demeure normale, on obtiendra deux tétrasperes ayant un chromosome surnuméraire ($n + 1$) et deux auxquelles il manquera un chromosome ($n - 1$). Les cellules à $n - 1$ chromosomes avortent généralement, tandis que celles à $n + 1$ chromosomes sont viables. L'union d'un gamète normal avec un gamète à $n + 1$ chromosome fournira un trisomique primaire. La non-disjonction pouvant porter sur n'importe quelle paire de chromosomes, il peut évidemment se faire autant de trisomiques primaires qu'il existe de paires de chromosomes homologues dans la



Formation d'un mutant trisomique primaire dans la descendance d'un individu diploïde.

garniture chromosomique du végétal considéré. En réalité, cette formation de mutants trisomiques primaires, par suite d'un processus de non-disjonction est exceptionnelle. Le plus souvent, ces mutants apparaissent ainsi que nous l'avons dit, dans la descendance des autotriploïdes; dans ces cas, leur formation s'explique très simplement de la manière suivante: les triploïdes ont, nous le savons, une méiose irrégulière.

Il arrive assez souvent qu'à l'anaphase hétérotypique, l'un des pôles du fuseau reçoive un chromosome de chaque sorte et, en plus, un chromosome surnuméraire. Il se forme de cette manière un ensemble chromosomique analogue à celui réalisé par la non-disjonction, c'est-à-dire que l'on obtient des tétraspores ayant chacune un chromosome surnuméraire

et dont dérivent, par la suite, des gamètes de même type; la fusion d'un gamète de ce genre avec un gamète normal fournira un mutant trisomique primaire.

c) Descendance

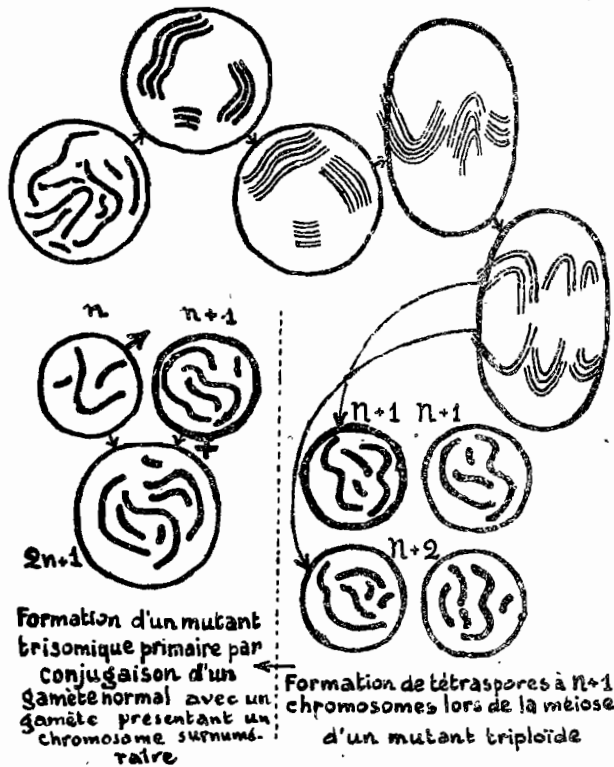
Lors de la méiose d'un mutant trisomique primaire, le chromosome surnuméraire accompagne l'un des deux homologues, si bien que l'on a deux spores à n chromosomes et deux spores à $n + 1$ chromosomes. La conjugaison des gamètes issus de ces spores se faisant au hasard, on doit obtenir en principe 3 types de descendants

- 25 % d'individus normaux à $2n$ chromosomes
- 50 % de trisomiques à $2n + 1$ chromosomes
- 25 % de tétrasomiques à $2n + 2$ chromosomes.

Mais étant donné que les tétraspores renfermant le chromosome surnuméraire ont une vitalité réduite, les individus trisomiques et les tétrasomiques sont moins nombreux que la théorie ne le prévoit.

2) Mutants secondaires

a) Caractères cytologiques et morphologiques



Formation d'un mutant trisomique primaire par conjugaison d'un gamète normal avec un gamète présentant un chromosome surnuméraire

Formation de tétraspores à $n+1$ chromosomes lors de la méiose d'un mutant triploïde

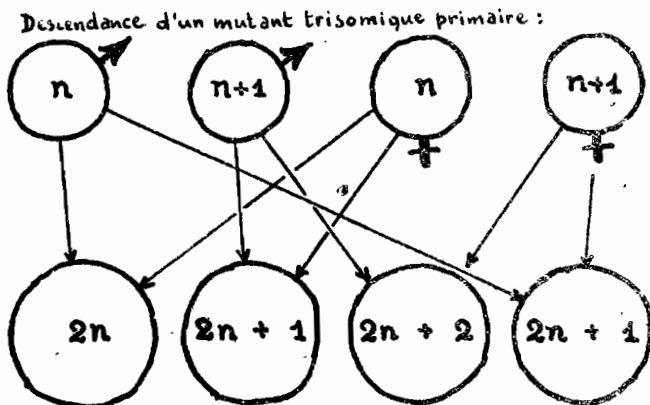
Formation d'un mutant trisomique primaire dans la descendance d'un triploïde

La formation d'un trivalent (voir page 40) dans un mutant trisomique secondaire, indique que, comme dans le cas des trisomiques primaires, il existe une homologie entre le chromosome surnuméraire et ceux de la paire d'homologues avec laquelle il est groupé. Mais, ainsi que nous l'avons montré, les dispositions réalisées dans les mutants secondaires ne sont pas les mêmes que celles obtenues dans les trisomiques primaires et démontrent, comme nous allons le constater, à présent, que le chromosome surnuméraire, au lieu d'être hétérogène comme c'est le cas normalement, possède deux extrémités de même nature. Cette conclusion résulte tout d'abord de l'observation de chromosomes surnuméraires isolés. Étant donné que, dans les mutants secondaires, les chromosomes surnuméraires forment des boucles, lorsqu'ils sont isolés, on doit admettre que leurs extrémités s'attirent et sont donc de même nature.

Lorsque le chromosome surnuméraire est uni à deux chromosomes homologues, l'assemblage obtenu a souvent l'aspect d'un cercle, ce qui ne peut également s'expliquer qu'en admettant que les deux extrémités du chromosome surnuméraire sont de même nature.

Signalons enfin que le fait que les trois chromosomes d'un trivalent peuvent se placer bout à bout pour former un V est également compatible avec cette hypothèse de la constitution homogène du chromosome surnuméraire.

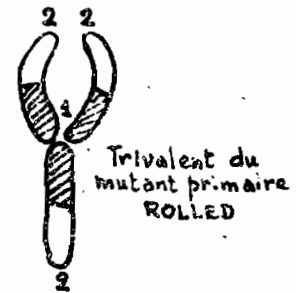
Si cette hypothèse, due à BELLING et BLAKESLEE est exacte, on doit constater qu'il correspondraux mutants secondaires à chaque trisomique primaire, car le chromosome surnuméraire peut avoir la constitution de l'une ou l'autre des deux extrémités d'un chromosome normal.



Or l'expérience a vérifié ces prévisions. Par exemple, au trisomique primaire rolled, caractérisé par la présence, comme surnuméraire, du chromosome très long (L)



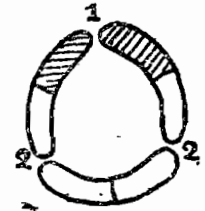
I - 2 correspondent deux trisomiques secondaires ayant également un chromosome très long comme surnuméraire. Ces mutants sont appelés Polycarpic et Sugarloaf. On admet que le chromosome surnuméraire de Polycarpic est formé sur tout son trajet par la substance cons-



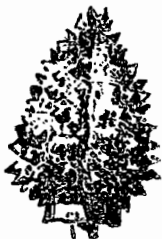
Trivalent du mutant primaire ROLLED



Trivalent du mutant secondaire POLYCARPIC



Trivalent du mutant secondaire SUGARLOAF



Trisomique secondaire SUGARLOAF



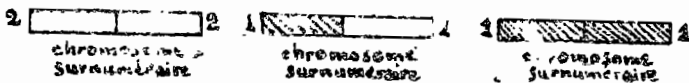
Trisomique primaire ROLLED



Trisomique secondaire POLYCARPIC



Aspect des chromosomes à la diacynèse
L^s = Trivalent.



Le mutant trisomique primaire ROLLED

et les deux trisomiques secondaires correspondants

tituant l'une des extrémités du chromosome I - 2, tandis que l'élément surnuméraire du mutant Sugarloaf serait entièrement constitué par la substance de l'autre extrémité. Si l'on compare entre eux les fruits des mutants Rolled, Polycarpic et Sugarloaf, on relève des analogies évidentes qui sont un témoignage des homologues prouvées par l'étude cytologique.

C'est d'ailleurs en tenant compte simplement de ces analogies morphologiques, et sans se soucier d'observations cytologiques, que BLAKESLEE a pu rapprocher chacun des 14 mutants secondaires connus de l'un ou l'autre des 12 mutants primaires.

Par la suite, les observations cytologiques de BELLING ont entièrement confirmé les prévisions de BLAKESLEE et l'on a pu alors établir d'une manière définitive la correspondance entre les mutants secondaires et primaires.

Le tableau ci-après montre cette correspondance:

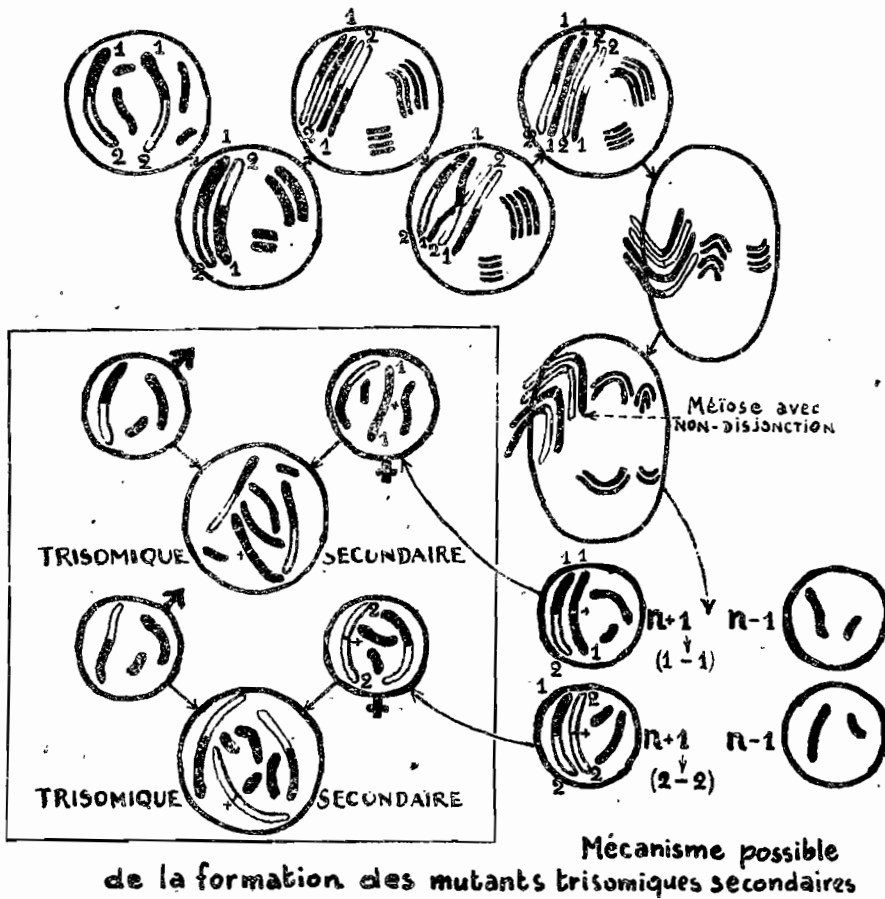
Classification des Mutants trisomiques
primaires et secondaires
de DATURA -

<u>Mutants primaires</u>	<u>Chromosomes surnuméraires</u>	<u>Mutants secondaires</u>	<u>chromosomes surnuméraires</u>
ROLLED	1 - 2	(POLYCARPIC (SUGARLOAF	1 - 1 2 - 2
GLOSSY	3 - 4	(SMOOTH (Incennu	3 - 3 ---
BUCKLING	5 - 6	(STRAWBERRY (AREOLATE	5 - 5 6 - 6
ELONGATE	7 - 8	(UNDULATE (Incennu	7 - 7 ---
ECHINUS	9 -10	(MUTILATED (THISTLE	9 - 9 10 -10
COCKLEBUR	11 -12	(WEDGE (Incennu	11 -11 ---
MICROCARPIC	13 -14	(MARBLED (MEALY	13 -13 14 -14
REDUCED	15 -16	(SCALLOPED (Incennu	15 -15 ---
POINSETTIA	17 -18	(DWARF (Incennu	17-17 ---
SPINACH	19 -20	(DIVERGENT (Incennu	19 -19 ---
GLOBE	21 -22	(Incennu (Incennu	---- ----
ILEX	23 -24	(Incennu + Incennu	---- ----

En théorie, on peut prévoir l'existence de 24 trisomiques secondaires; mais, en pratique, on n'en connaît que 14. Les autres n'ont pas encore été obtenus, ce qui n'a rien de surprenant, étant donné le caractère exceptionnel des mutations polysomiques.

b) Origine

Les mutants trisomiques secondaires apparaissent encore plus rarement que les mutants primaires. On n'en trouve jamais dans la descendance des triploïdes, mais de temps à autre, dans celle des trisomiques primaires et, surtout, spontanément, dans des cultures d'individus normaux.



On suppose qu'ils résultent d'une anomalie de la méiose, analogue à celle invoquée pour la réalisation des mutants primaires, mais plus compliquée, car elle comporterait en plus du processus de non-disjonction, un échange de segments entre chromosomes, c'est-à-dire une sorte de crossing over.

Voici quelques détails sur ce mécanisme hypothétique.

Considérons un individu diploïde normal en voie de floraison. Les cellules reproductrices subissent la méiose; les chromosomes homologues s'accouplent, puis se clivent longitudinalement. Supposons que, par suite d'une anomalie, deux chromosomes se soient disposés tête-bêche au cours de leur accouplement. S'il survient un crossing-over entre les chromatides issues de leur fission, on obtiendra deux chromatides normales 1 - 2, et deux chromatides anormales dont l'une est constituée par la soudure de deux moi-

tiés semblables 1 - 1 et l'autre par l'union des deux autres moitiés 2 - 2. Si maintenant le processus de non-disjonction intervient pour les chromosomes ayant manifesté cette anomalie, on obtiendra à la fin de la méiose, deux spores dépourvues de ce chromosome, tandis que chacune des deux autres possédera un chromosome surnuméraire anormal de constitution homogène, qui, pour l'une sera 1 - 1 et pour l'autre 2 - 2.

La conjugaison des gamètes issus de ces spores avec des gamètes normaux, produira des trisomiques secondaires appartenant aux deux types possibles.

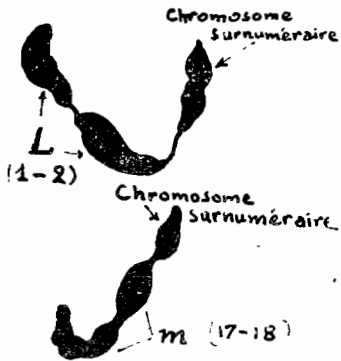
Il est à peine besoin de dire que cette explication de l'origine des mutants secondaires est entièrement hypothétique. D'ailleurs, elle suppose que lors de leur accouplement, les chromosomes peuvent se disposer tête-bêche, ce qui est tout à fait contraire à ce que nous savons de la mécanique des chromosomes.

c) Descendance

La descendance d'un mutant secondaire comprend à la fois des individus semblables à lui-même et des individus identiques au mutant primaire correspondant.

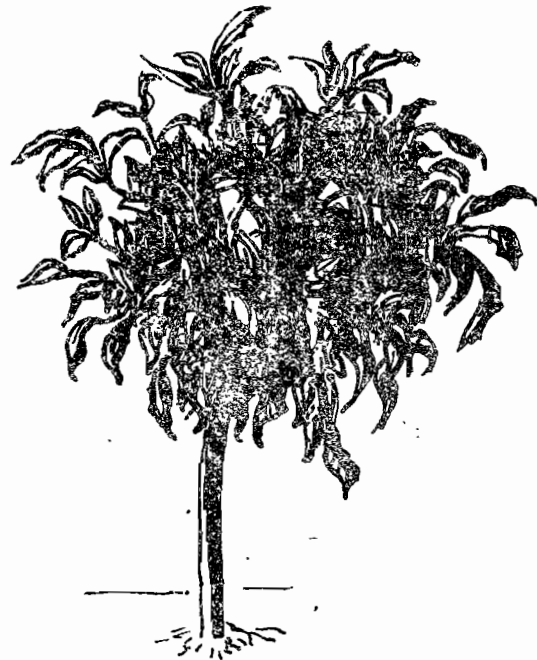
3) Mutants tertiaires

L'existence de mutants tertiaires complique beaucoup le problème des formes trisomiques de *Datura*. Ils apparaissent habituellement dans la descendance d'individus normaux soit spontanément, soit à la suite d'une irradiation par le radium. La descendance de ces mutants tertiaires est très complexe. Elle comprend des mutants tertiaires du type pa-



Trisomes caractéristiques du mutant tertiaire WIRY. Au cours de la méiose le chromosome surnuméraire est associé soit à la première paire (1-2), soit à la neuvième paire (17-18).

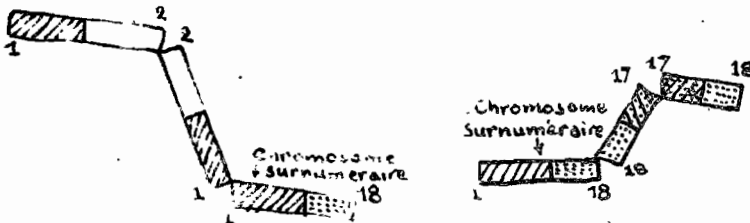
rental, des mutants tertiaires de types différents, et enfin des trisomiques primaires. L'un des trisomiques tertiaires les mieux connus est le mutant Wiry qui ressemble à la fois aux trisomiques primaires Rolled et Poinsettia et produit



Le mutant tertiaire WIRY

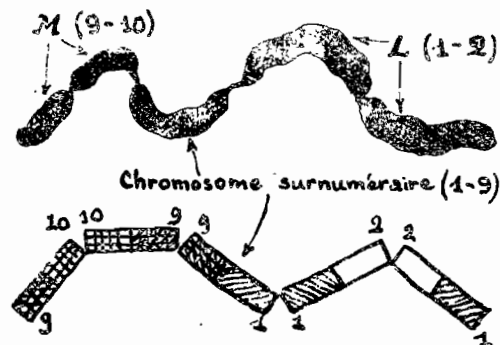
d'ailleurs ces deux mutants primaires dans sa descendance.

En définissant les différentes catégories de trisomiques formés à la diacynèse, nous avons indiqué que les mutants tertiaires sont caractérisés par le fait que le chromosome surnuméraire peut, lors de la diacynèse, être attaché indifféremment aux

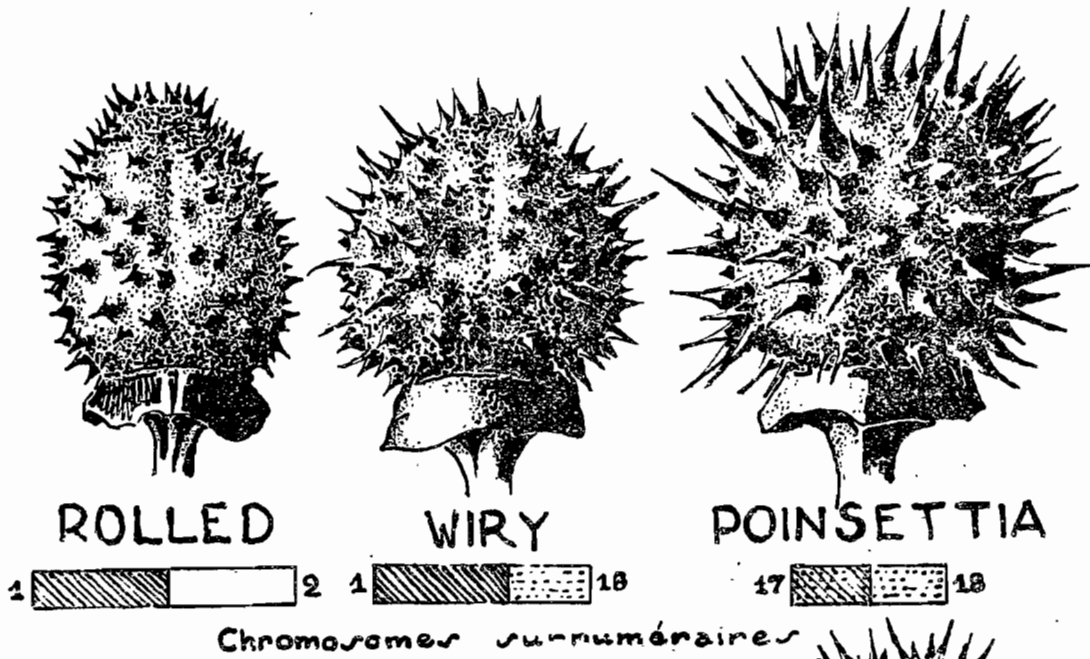


Interprétation des modes d'assemblage du chromosome surnuméraire du mutant tertiaire WIRY.

chromosomes de deux paires distinctes; dans le cas du mutant tertiaire Wiry, le chromosome surnuméraire est, dans certains cas, réuni aux chromosomes très longs (L) 1 - 2, et d'autres fois, à une paire de chromosomes moyens (m) qui doit être la paire 17 - 18, à laquelle correspond le mutant poinsettia puisque ce mutant se rencontre dans la descendance du mutant Wiry. L'assemblage des 3 chromosomes forme constamment une chaîne linéaire. Ceci amène à supposer que ce

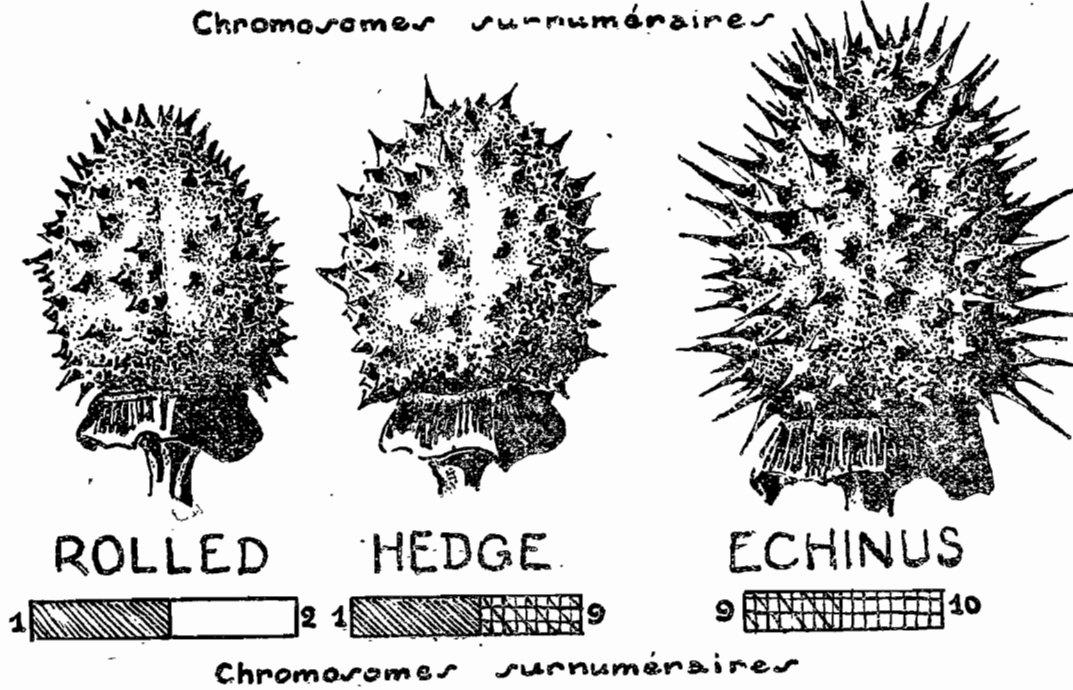


Chaîne de 5 chromosomes formés à la diacynèse dans le mutant tertiaire HEDGE



chromosome surnuméraire a une constitution hétérogène et résulte de la soudure d'un segment de chromosome de la première paire avec un segment de la neuvième paire. Il aurait par exemple, la constitution I - 18.

La figure ci-contre montre que cette constitution est compatible avec les assemblages que l'on constate à l'examen cytologique.



Parfois, le chromosome surnuméraire peut être assemblé avec deux paires pour former une chaîne de cinq éléments cela se rencontre notamment dans le mutant Hegge. Le chromosome surnuméraire aurait la constitution I - 9. Il serait associé d'un côté avec la paire de chromosomes très longs I - 2 et de l'autre avec la paire de chromosomes 9 - 10.

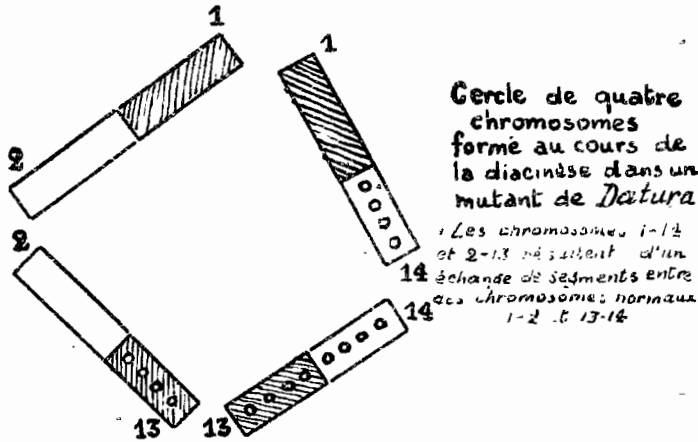
Mutants tertiaires de *Datura*

4) Autres mutants comportant des échanges de segments entre chromosomes.

Les mutants tertiaires que nous venons d'étudier comportent des échanges de segments entre deux chromosomes. Dans certains cas, ces échanges peuvent affecter un plus grand nombre de chromosomes, et, après leur réalisation, l'affinité des chromosomes conduit à l'édification d'arrangements particuliers au moment de la diacynèse. Par exemple, dans certains types, on peut observer un cercle de quatre chromosomes, dont deux répondant à la constitution : 2 - 13 et I - 14, doivent résulter

d'un interchange entre un chromosome de la première paire (I - 2) et un chromosome de la 7ème paire (I3 - I4).

Dans un autre type, on trouve un cercle de six chromosomes, dont deux (I - 2 et 23 - 24) sont normaux, tandis que les quatre autres résultent, les uns d'interchanges entre des chromosomes des types I - 2 et I3 - I4, les autres d'interchanges entre des chromosomes des types I3 - I4 et 23 - 24.

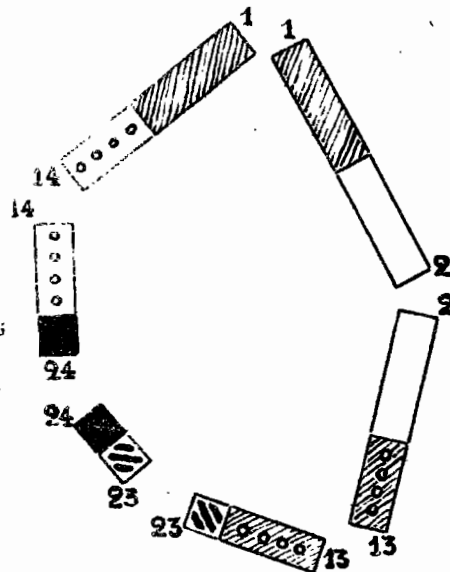


Ces différents exemples montrent l'extrême complexité des phénomènes génétiques présentés par le *Datura*.

Il reste naturellement une grande part d'hypothèse dans les explications fournies par BLAKESLEE et ses collaborateurs. Mais leurs interprétations ont le mérite d'être claires et de guider très sûrement les recherches poursuivies dans une voie difficile.

Cercle de six chromosomes formé au cours de la diacynèse dans un mutant de *Datura*

Les chromosomes 1-14 et 2-13 résultent d'un échange de segments entre chromosomes 1-2 et 13-14; les chromosomes 14-24 et 13-23 d'un échange entre chromosomes 13-14 et 23-24



Le principal intérêt de l'étude des mutants trisomiques est d'avoir démontré l'hétérogénéité physique des chromosomes et mis en évidence l'attraction des régions homologues. Rappelons à ce propos que l'observation des chromosomes géants des glandes salivaires, dont nous avons brièvement parlé dans la première partie de cet enseignement (voir fascicule I, pages IO7 à III) a confirmé cette attraction remarquable, mise en évidence pour la première fois par BLAKESLEE et BELLING.

Pour terminer, il convient de remarquer que les coïncidences que l'on constate entre les dispositions chromosomiques et les phénomènes génétiques apportent des arguments décisifs en fa-

veur de la théorie chromosomique.

Les mutants trisomiques chez diverses plantes

L'existence de mutants trisomiques n'est pas spéciale au *Datura*. On en a mis en évidence chez d'autres plantes. Par exemple, certains mutants d'Oenothera lamarckiana possèdent 15 chromosomes alors que cette espèce n'en a normalement que 14.



Oenothera albida
jeune.

Toute une série de mutants, que l'on désigne par des noms particuliers: albida, flava, scintillans, candicans, lata, etc ... possèdent chacun un chromosome surnuméraire et leur garniture chromosomique répond donc à la formule $2n + 1$. Ces mutants ont un comportement génétique aussi irrégulier que celui des Datura trisomiques.

Les mutants trisomiques d'Oenothera ont, comme ceux de Datura, une origine double; certains apparaissent en effet dans la descendance d'individus normaux, tandis que d'autres dérivent de formes triploïdes. En outre, le comportement génétique de ces mutants donne la réplique à ceux de Datura.

Toutefois, le comportement cytologique très spécial des Oenotheres n'a pas permis de classer ces mutants trisomiques avec la même précision que ceux de Datura.

La tomate fait également l'objet de mutations trisomiques. On a découvert II trisomiques simples chez cette plante, alors que la théorie en prévoit I2. Elle présente en outre des doubles trisomiques et des tétrasomiques.

Chez le tabac, on a de même découvert 20 trisomiques simples sur les 24 qui sont théoriquement possibles.



Oenothera lata

Des observations analogues sur Matthiola ont montré que cette espèce produit 4 à 5 % de formes trisomiques. Les modifications apportées par la présence d'un chromosome surnuméraire portent presque toutes sur les feuilles. Le comportement de ces mutants est analogue à celui des trisomiques de Datura. Cette plante possède aussi des doubles trisomiques et des tétrasomiques



Oenothera scintillans

Signalons en-
fin que des cas

de polyémie ont été signalés chez les animaux, prin-

ci-palement chez la Drosophile. Lorsque le chromosome surnuméraire est un chromosome sexuel, il en résulte des anomalies importantes de l'hérédité du sexe.

NOTIONS SUR LA GENETIQUE DES OENOOTHERES

L'étude génétique des Oenothères, commencée par de VRIES au début du XXème Siècle a fourni des résultats absolument anormaux qui, en raison de leur caractère extraordinaire, ont suscité une vive curiosité chez les chercheurs. Des travaux nombreux furent entrepris dans plusieurs pays afin d'expliquer les anomalies observées, mais ce n'est qu'après vingt ans d'efforts que l'on est parvenu à apporter une certaine clarté dans cette question, qui demeura longtemps impénétrable. Actuellement encore, de nombreux points de détails restent obscurs. Il n'est pas possible d'envisager ici l'ensemble de la Génétique des Oenothères qui est extrêmement complexe; nous considérerons seulement ses lignes essentielles.

A) Le comportement génétique des Oenothères

Les phénomènes d'hérédité présentent, chez les Oenothères, une très grande diversité. Nous allons étudier des exemples concrets de ces phénomènes en considérant tout d'abord l'Oenothera Hookeri, qui se conduit normalement, puis des espèces présentant des anomalies: Oenothera lamarkiana, Oenothera muricata, etc ...



Oenothera
Lamarkiana

I) Oenothères se comportant d'une manière normale.

Certaines espèces d'Oenothères, notamment Oenothera Hookeri, Oenothera franciscana, etc se comportent d'une manière tout à fait normale. Elles sont très fertiles, et, par autofécondation, elles fournissent une descendance régulière.

Si l'on croise ensemble deux espèces de ce type, l'hybride obtenu est le même quel que soit le sens du croisement. Ceci signifie que, dans chaque espèce, l'ovule a la même constitution génétique que le grain de pollen. On peut par conséquent dire que le gamète mâle d'Oenothera Hookeri est équivalent au gamète femelle.

Ces espèces dans lesquelles le gamète mâle est équivalent au gamète femelle sont des homozygotes normaux.

II) Oenothères se comportant d'une manière anormale

Il n'existe que peu d'espèces d'Oenothères dont le comportement génétique soit normal. La plupart d'entre elles présentent en effet des anomalies. Certaines de ces anomalies qui sont exceptionnelles, consistent dans la présence de chromosomes surnuméraires et se traduisent par des mutations polyploïdes ou polysomiques dont nous avons déjà parlé.

D'autres qui se manifestent au contraire d'une manière constante et présentent une grande régularité, ne se traduisent par aucune modification du nombre chromosomique. Nous allons les étudier chez l'Oenothera lamarkiana et l'Oenothera muricata.

I) Oenothera Lamarckiana



O. velutina

L'Oenothère de Lamarck vit à l'état sauvage sur les dunes de Hollande; si l'on étudie la reproduction de cette espèce, on remarque que sa descendance est uniforme, mais qu'elle possède une faible fertilité. Si l'on récolte ces graines, on constate, en effet, que 50% à peine sont capables de germer. Les autres sont vides ou renferment un embryon avorté. Tout se passe comme s'il intervenait des facteurs létaux frappant de



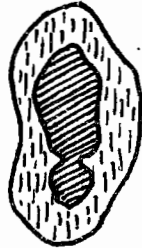
O. laeta

stérilité la moitié des semences.

La réalisation d'hybrides entre Oenothera Lamarckiana et Oenothera Hoekeri permet d'observer plusieurs anomalies. En effet, on obtient d'une manière constante un mélange en parties égales de deux formes: Oenothera laeta de grande taille à feuilles larges, d'un vert brillant, et Oenothera velutina, plus petit, à feuilles étroites et de teinte grisâtre, vert. De VRIES, à qui l'on doit cette observation, a désigné ces hybrides doubles sous le nom d'hybrides jumeaux. On obtient des résultats identiques, que l'on prenne l'Oenothera Lamarckiana, comme parent femelle, ou qu'on se serve de son pollen. Nous pouvons schématiser ces résultats de la manière suivante :



Graine vide, dont l'embryon est avorté



Graine viable

Graines d'O. Lamarckiana

O. Lamarckiana ♀ x O. Hoekeri ♂ = O. laeta + O. Velutina
O. Lamarckiana ♂ x O. Hoekeri ♀ = O. laeta + O. Velutina

Quelle interprétation pouvons-nous donner de ces résultats ? Si l'on tient compte de ce que les gamètes produits par Oenothera Hookeri sont tous équivalents, il faut admettre que c'est dans l'Oenothera Lamarkiana que l'on doit rechercher les causes de cette double descendance. Le premier croisement indique que cette espèce produit deux types d'ovules, les uns renfermant les gènes correspondants aux caractères du type Loeta, les autres renferment les gènes correspondants aux caractères du type Velutina. Il en est de même pour les grains de pollen qui doivent également être de deux types.

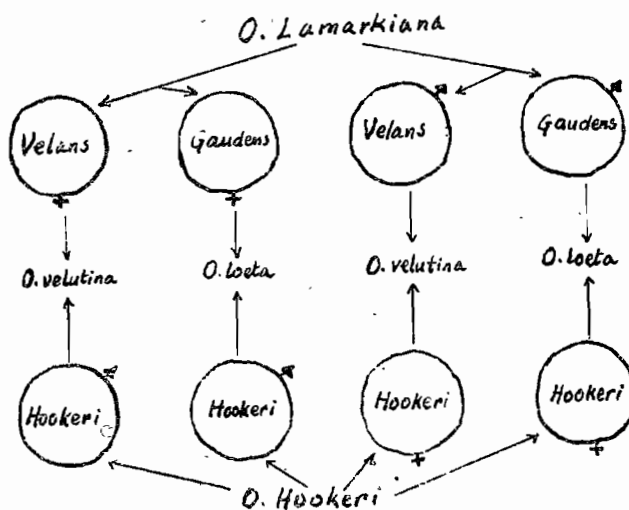
Ainsi l'Oenothera Lamarkiana se conduit en quelque sorte comme un monohybride qui produirait un mélange en parties égales de deux catégories de gamètes. Toutefois, il ne s'agit pas vraiment d'un cas de monohybridisme, car les deux produits du croisement d'Oenothera Lamarkiana avec Oenothera Hookeri, c'est-à-dire Oenothera Loeta et Oenothera Velutina ne diffèrent pas simplement par un couple de caractères mais par une foule de caractères constituant deux séries correspondant l'une au type Velutina, l'autre au type Loeta.

Les facteurs correspondant aux caractères de chaque série semblent étroitement associés, si bien qu'à la méiose ils se disjoignent en bloc de ceux de l'autre série.

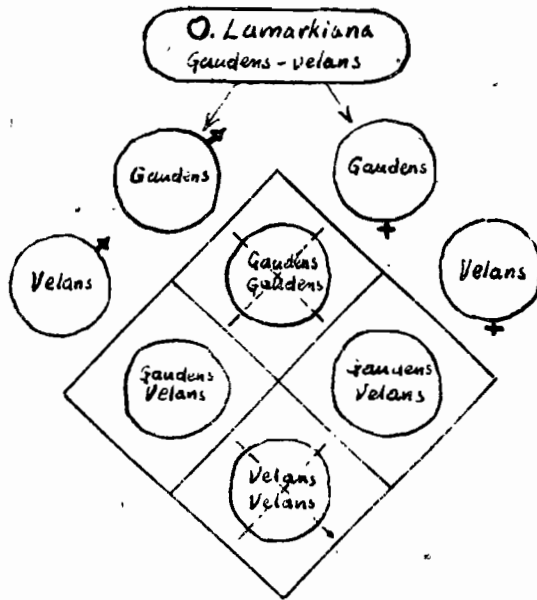
A ces groupes de facteurs qui forment des ensembles indissociables, RENNER, à qui l'on doit des travaux considérables sur les Oenothères, a donné le nom de complexes de gènes.

D'après ce savant, l'Oenothera Lamarkiana serait donc un hétérozygote résultant de l'union de deux complexes de gènes auxquels il donne les noms de gaudens et de velans. Le complexe gaudens renfermerait les gènes conditionnant les caractères suivants: bourgeons verts, tiges non ponctuées, feuilles larges, taches rouges sur la rosette des feuilles; le complexe velans contiendrait les allèles correspondants, c'est-à-dire les gènes conditionnant les caractères suivants: bourgeons rayés de rouge, tiges ponctuées, feuilles étroites, rosette des feuilles sans taches rouges.

L'Oenothera Hookeri qui est un homozygote aurait deux complexes identiques du type Hookeri. Le tableau ci-contre résume la manière dont on peut se représenter le croisement de ces deux espèces.



Il nous faut maintenant expliquer comment l'hypothèse de RENNER permet de prévoir la descendance que l'on obtient par autofécondation de l'Oenothera Lamarkiana. Nous avons dit qu'à la méiose, cette espèce produit en parties égales des cellules haploïdes des types gaudens et velans. Ces cellules donnent naissance à des gamètes de mêmes types. La fusion de ces gamètes doit fournir conformément au schéma classique de l'hybridation mendélienne, 50 % de velans-gaudens, c'est-à-dire de Lamarkiana, 25 % de velans-velans et 25 % de gaudens-gaudens. Or, l'expérience montre que ces types homozygotes n'existent pas. On peut imaginer qu'ils correspondent précisément aux 50% de grains



Reproduction de l'*O. lamarkiana* par autofécondation.

avortées que l'on trouve dans le fruit. C'est pourquoi l'*Oenothera lamarkiana* présente une descendance uniforme et se conduit comme une espèce pure. Pour expliquer la mort des homozygotes, on a formulé une hypothèse ingénieuse, connue sous le nom d'hypothèse des gènes létaux compensés. On imagine que le complexe de gènes velans renferme deux gènes létaux, un récessif I_2 et un dominant I_1 dont les allèles correspondants I_2 et I_1 sont contenus dans le complexe gaudens.

Dans l'*Oenothera lamarkiana*, l'action des gènes létaux I_1 et I_2 est empêchée par la présence de leurs allèles dominants I_1 et I_2 . Au contraire dans un homozygote tel que velans-velans ou gaudens-gaudens, deux gènes létaux I_1 ou I_2 sont en présence. Ces homozygotes ne sont donc pas viables. Ainsi s'expliquent les particularités génétiques de l'*Oenothera lamarkiana*.

En résumé, les ovules produits par cette espèce correspondent à un mélange en parties égales des deux types velans et gaudens. Il en est de même des grains de pollen.

On peut donc considérer que les gamètes des deux sexes ont la même valeur génétique, ce qui s'exprime en disant que l'*Oenothera lamarkiana* est une espèce isogame. Ce terme consacré par l'usage a d'ailleurs le défaut de prêter à confusion, car généralement le terme d'isogamie a une signification toute différente et sert à qualifier la conjugaison de deux gamètes morphologiques identiques.

I_1 I_2
x velans x

I_1 I_2
x velans x

I_1 I_2
x gaudens x

I_2 I_1
x gaudens x

I_1 I_2
x velans x

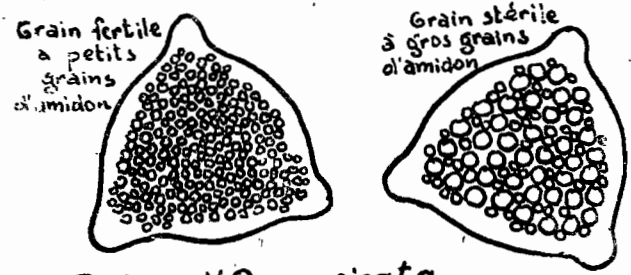
I_1 I_2
x gaudens x

Hétérozygote:
Gènes létaux compensés

Homozygotes:
Gènes létaux non compensés.

Ainsi l'étude du croisement entre *Oenothera hookeri* et *Oenothera lamarkiana* a permis d'établir la constitution génotypique de cette dernière espèce ainsi que la nature de ses gamètes. On peut de la même manière

interpréter la constitution d'autres espèces. Nous allons exposer un second exemple, afin de bien montrer les directives dont RENNER s'est inspiré pour analyser le patrimoine héréditaire des *Oenotheres*.



Pollen d'*O. muricata*.



O. muricata ♀ x *lamarkiana* ♂
= *O. Loeta*



Pollen d'*O. suaveolens*

2) OENOTHERA MURICATA

Réalisons des croisements entre Oe Lamarkiana et Oe. Muricata. La combinaison Oe Lamarkiana ♂ x Oe Muricata ♀ fournit un résultat analogue à celui de l'hybridation Oe. Lamarkiana ♀ x Oe Hookeri ♂ c'est à dire que l'on obtient un mélange de deux types, l'un Velutina, l'autre Loeta. Etant donné que nous savons qu'Oe. Lamarkiana possède les deux complexes, velans et gaudens, nous pouvons croire que l'Oe. Muricata est un homozygote analogue à Oe. Hookeri.

Mais les résultats obtenus par le croisement réciproque Oe Lamarkiana ♀ x Oe. Muricata ne confirment pas cette manière de voir. En effet, au lieu de fournir un



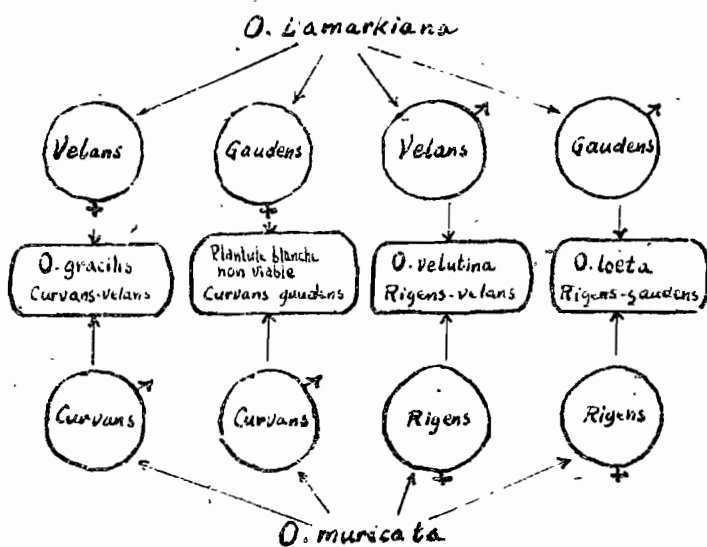
O. muricata ♀ x *lamarkiana* ♂
= *O. velutina*

mélanges des types Velutina et Loeta, ce croisement donne naissance à deux autres hybrides ; l'un, appelé Oenothera Gracilis présente des rapports avec le type Velutina et doit donc renfermer le complexe velans d'Oenothera Lamarkiana. L'autre est représenté par des plantules blanches mourant rapidement.

Comment expliquer ces résultats ?

On y parvient en imaginant que les grains de pollen et les ovules d'Oenothera Muricata ont une constitution différente, mais qu'il n'existe qu'un seul type d'ovule et un seul type de grains de pollen. Cette Oenothera comporterait deux complexes de gènes auxquels on donne le nom de rigens et de curvans, qui se sépareraient à la méiose d'une manière telle que chaque cellule reproductrice ne renfermerait qu'un seul complexe.

En outre, toutes ces cellules reproductrices ne seraient pas viables. C'est ainsi que seuls les grains de pollen du type curvans seraient viables, tandis que ceux du type rigens seraient inactifs. Dans l'ovule un phénomène inverse se produirait; les macrospores du type rigens seraient plus vigoureuses que celles du type curvans, si bien que ce serait constamment une macrospore du type rigens qui produirait le sac embryonnaire.



Ces considérations ne sont pas de simples hypothèses. En effet, l'observation des grains de pollen de l'Oenothera Muricata montre que 50% de ceux-ci sont incapables de germer. Ces grains inactifs se reconnaissent d'ailleurs car ils ont des grains d'amidon plus volumineux que ceux des grains viables. Dans d'autres espèces qui ne présentent également que 50% de grains de pollen fertiles, notamment chez Oenothera Suaveolens, on constate que les grains stériles sont plus petits que les grains viables.

De même, l'étude du développement du sac embryonnaire a permis de constater que celui-ci provenait toujours d'un même type de tétraspore.

Ces faits singuliers expliquent donc que tous les grains de pollen puissent être du type curvans et tous les ovules du type rigens. Ce type d'Oenothera chez lequel les grains de pollen ont une constitution différente de celle des ovules est qualifié d'hétérogame.

En nous basant sur les considérations qui viennent d'être exposées, nous pouvons en définitive nous représenter le croisement d'Oenothera Lamarkiana x Oenothera Muricata par le schéma suivant qui s'accorde avec les résultats expérimentaux.

On peut expliquer le fait que les plantules du type curvans-gaudens sont blanches et meurent rapidement, en admettant que chaque complexe possède un gène récessif conditionnant l'absence de chlorophylle et dont l'action ne s'exprime que si deux gènes analogues sont réunis, c'est-à-dire lorsque les deux complexes, curvans et gaudens sont associés.

3°) Classification génétique des Oenothères hétérozygotes

Des études très approfondies poursuivies sur de nombreuses espèces d'Oenothères au moyen de la méthode dont nous venons d'indiquer deux applications ont montré que la plupart doivent être considérées comme des hybrides comportant deux complexes de gènes qui se disjoignent en bloc au moment de la méiose et auxquels sont parfois ajoutés d'autres facteurs capables de se disjoindre au hasard, comme c'est le cas normalement.

A la suite de ces recherches, on a pu classer les Oenothères hétérozygotes de la manière suivante :

1°) Oenothères isogames

Les gamètes femelles et mâles sont semblables et comportent deux types d'éléments.

<u>Espèces</u>	<u>Complexes</u>	<u>Gamètes</u>	
Oenothera Lamarkiana	Gaudens-Velans	♀ Gaudens et Velans	♂ Gaudens et Velans
Oenothera Grandiflora	Acuens-truncans	♀ Acuens et truncans	♂ Acuens et truncans

2°) Oenothères hétérogames

Il y a un seul type de gamètes mâles et un seul type de gamètes femelles dont chacun est caractérisé par un complexe différent.

<u>Espèces</u>	<u>Complexes</u>	<u>Gamètes</u>	
Oenothera Puricata	Rigens-curvans	♀ Rigens	♂ Curvans

3°) Oenothères semi-hétérogames

Il y a une seule catégorie de gamètes mâles et deux types de gamètes femelles

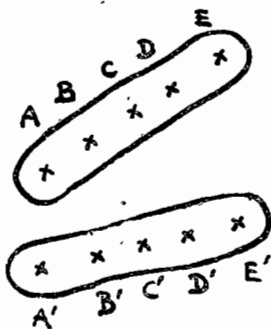
<u>Espèces</u>	<u>Complexes</u>	<u>Gamètes</u>	
Oenothera biennis	Albicans-rubens	♀ Albicans et Rubens	♂ Rubens
Oenothera Suaveolens	Albicans-flavens	♀ Albicans et Flavens	♂ Flavens

Ce tableau n'est d'ailleurs qu'un résumé des résultats obtenus par RENNER, car il ne contient qu'une partie des espèces sur lesquelles ce savant a travaillé. Les constitutions génétiques des divers types d'Oenotheres étudiées ont été contrôlées par un nombre énorme de croisements.

B) Cytologie des Oenotheres

Les interprétations de RENNER reposent, comme c'est si souvent le cas en Génétique sur des hypothèses gratuites dont la signification demeure obscure. Elles se sont imposées comme représentant le seul moyen d'expliquer les particularités que présente la descendance des Oenotheres; mais elles ont un caractère abstrait et il est permis de se demander quelle peut être leur base matérielle.

Considérons par exemple le cas de l'Oenothera Muricata et essayons de préciser la notion de complexe de gènes; Voici comment elle se présente. Si l'on étudie la disjonction des caractères qui sont mêlés dans le génotype de cette espèce, on constate qu'ils sont répartis en deux groupes constituant les deux complexes rigens et curvans. Au moment de la méiose, tout facteur suit, soit le complexe curvans, soit le complexe rigens. En reprenant la terminologie définie au début de ces leçons, nous pouvons dire que l'Oenothera Muricata ne comporte qu'un groupe de linkage: Tout se passe donc comme si cette plante ne possédait qu'une paire de chromosomes, dont l'un porterait les gènes, A, B, C, D, E correspondants aux caractères transmis par le complexe curvans, tandis que le second renfermerait les allèles A', B', C', D', etc..... correspondants au complexe rigens. C'est là une constatation singulière puisque l'Oenothera Muricata possède en réalité 7 paires de chromosomes auxquelles devraient, semble-t-il, correspondre 7 groupes de linkage.



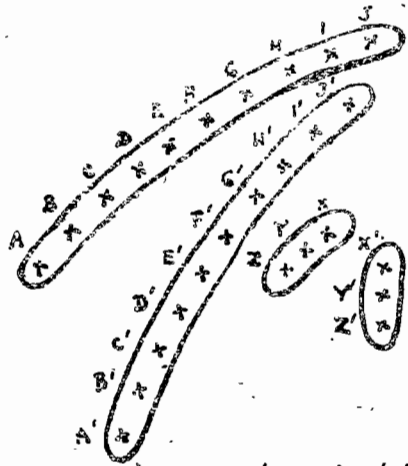
Le comportement génétique d'O. muricata peut s'interpréter en supposant que cette espèce possède 1 paire de chromosomes

Considérons maintenant le cas d'Oenothera Lamarkiana. En étudiant la disjonction des caractères connus chez cette espèce, on constate l'existence de deux groupes de linkage. L'un très important, est constitué par un grand nombre de facteurs A, B, C, D, E, F, G, auxquels correspondent les allèles A', B', C', D', E', F', G', Le second ne comporte que quelques gènes que nous appellerons Z, Y, etc ... auxquels correspondent les allèles Z', Y', Le groupe important correspond aux complexes de gènes gaudens et velans mis en évidence par RENNER, tandis que le groupe restreint correspond à un petit nombre de caractères qui se disjoignent indépendamment des complexes de gènes. Tout se passe donc comme si l'Oenothera Lamarkiana possédait deux paires de chromosomes, l'une renfermant les gènes des complexes gaudens et velans et la seconde contenant

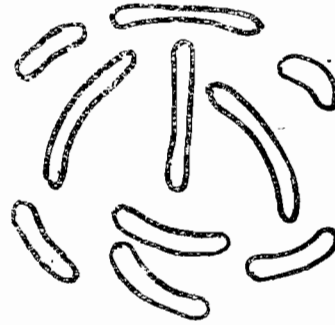
quelques facteurs qui sont indépendants de ce complexe. Cette conclusion est aussi surprenante que celle formulée à propos de l'Oenothera Muricata, car l'Oenothera Lamarkiana possède également 7 paires de chromosomes.

Dans d'autres espèces, notamment dans l'Oenothera Rubrinervis, l'analyse génétique met en évidence 5 groupes de linkage et l'on pourrait imaginer qu'il doit exister 5 paires de chromosomes.

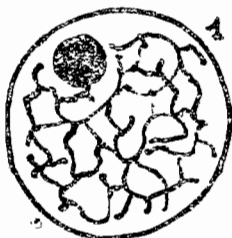
Ces particularités qui, à première vue, semblent déconcertantes, ont pu



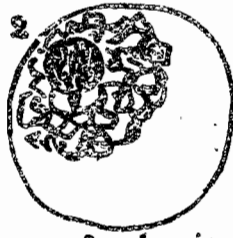
Le comportement génétique d'*O. lamarkiana* peut s'interpréter en supposant que cette espèce possède 8 paires de chromosomes.



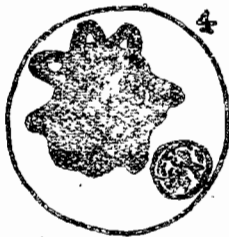
Le comportement génétique d'*O. rubrinervis* peut s'interpréter en supposant que cette espèce possède 5 paires de chromosomes.



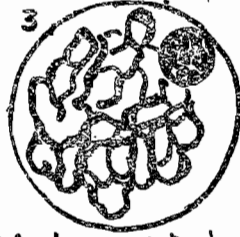
1
Début de leptotène



2
Synésis (1^{re} contraction)



3
2^e contraction



4
Développement du peloton synésisique



5
Formation de l'anneau de chromosomes

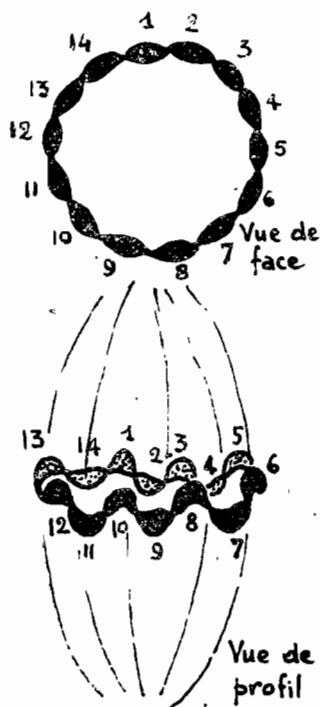


6
Anneau terminé (diacinese)

Prophase hétérotypique d'*O. muricata*.

recevoir cependant une explication très claire, à la suite des études cytologiques de GATES et CLELAND.

Examinons par exemple la méiose d'*Oenothera muricata*, chez lequel il n'existe, comme nous l'avons dit, qu'un seul groupe de linkage. Nous allons constater des phénomènes très singuliers. Au début de la prophase hétérotypique, on voit se former un ensemble de chromosomes filamenteux très contournés et embrouillés qui se contractent bientôt en un grumeau représentant le stade synésis dont nous avons dit qu'il devait résulter d'une altération de l'état colloïdal du contenu nucléaire. Les filaments, après s'être plus ou moins dispersés, subissent une seconde contraction, puis se relâchent de nouveau. A ce moment, c'est-à-dire à la diacinese, on constate que les chromosomes, au nombre de 14, sont devenus très courts et qu'au lieu d'être séparés, ils demeurent associés en une chaîne fermée. Au moment de la métaphase, cette chaîne fermée devient un cercle parfaitement régulier qui se place dans le plan équatorial du fuseau. Les chromosomes ont alors la forme de V et sont unis les uns aux autres par leurs extrémités. En parcourant cette chaîne, on constate les pointes des chromosomes sont



Plaque équatoriale de la mitose hétérotypique d'*O. muricata*.

alternativement dirigées vers l'un, puis l'autre des deux pôles du fuseau, c'est-à-dire que si l'on numérote les chromosomes en prenant arbitrairement l'un d'eux comme origine, on constate que les pointes des chromosomes pairs sont dirigées vers l'un des pôles, tandis que les pointes des chromosomes impairs sont dirigées vers le second pôle. En examinant ensuite l'anaphase, on constate que la chaîne se dissocie et que les chromosomes se rendent au pôle vers lequel étaient dirigées leurs pointes. Les chromosomes pairs 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14 se réunissent donc à l'un des pôles, et les chromosomes impairs 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13 vont au pôle opposé.



Anaphase hétérotypique d'*O. muricata*.

La mitose homotypique ne présente aucune particularité et ne fait que confirmer la répartition des chromosomes réalisée par la mitose hétérotypique.

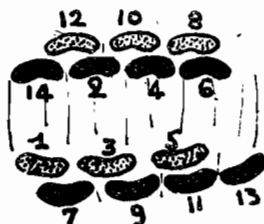
Que résulte-t-il de ce processus ?

Les chromosomes d'ordre impair, 1 - 3 - 5 - 7 - 9 - 11 - 13 se retrouvent constamment au même pôle et les chromosomes 2 - 4 - 6 - 8 - 10 - 12 - 14 se réunissent au pôle opposé.

Il existe donc deux groupes de chromosomes qui demeurent constamment associés et matérialisent par conséquent les deux complexes de gènes curvans et rigens mis en évidence par la génétique. On comprend donc que, du point de vue génétique, tout se passe comme s'il n'y avait que deux chromosomes; ce comportement très spécial explique pourquoi l'analyse génétique ne permet de mettre en évidence qu'un seul groupe de linkage caractérisé par deux complexes de facteurs allélomorphes.



Métaphase

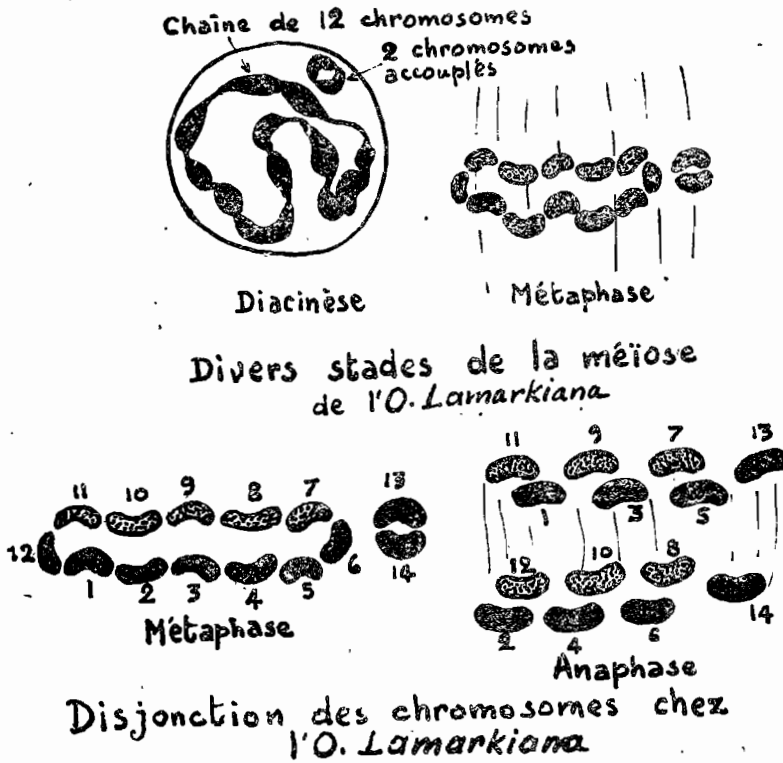


Anaphase

Schéma de la disjonction des chromosomes d'*O. muricata*.

Nous verrons plus loin comment on doit interpréter cette formation d'une chaîne continue de chromosomes.

Auparavant, nous allons examiner d'autres types de méiose que l'on rencontre chez les Oenothères. Considérons par



exemple, le cas de l'*Oenothera Lamarkiana* qui, comme nous l'avons vu, possède deux groupes de linkage, dont l'un très important correspond aux deux complexes gaudens et velans. Chez cette espèce, le début de la méiose se déroule de la même manière que chez l'*Oenothera Muricata*. Après la seconde contraction, les chromosomes sont encore unis pour donner un anneau fermé; mais celui-ci, au lieu d'être constitué par la totalité des chromosomes, comme c'est le cas pour *Oenothera Muricata*, n'en contient que 12. Quant aux deux derniers chromosomes, ils forment un couple, comme c'est le cas dans une diacinèse normale. A la métaphase, le cercle de douze chromosomes se place dans le plan équatorial du fuseau et les chromosomes s'orientent comme précédemment, leur pointe étant dirigée alternativement vers les pôles.

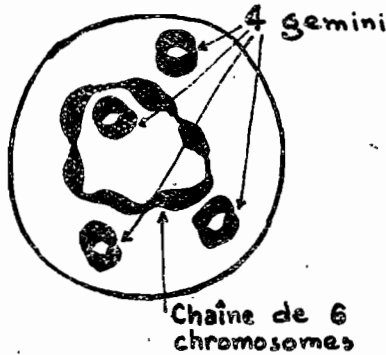
A l'anaphase, les chromosomes d'ordre impair I - 3 - 5 - 7 - 9 - II, vont vers l'un des pôles ainsi que l'un ou l'autre des deux chromosomes accouplés I3 ou I4, tandis que les chromosomes d'ordre pair 2 - 4 - 6 - 8 - 10 - 12 vont à l'autre pôle, accompagnés du second chromosome isolé. Chacun des groupes de six chromosomes qui ne se séparent pas représente l'un des complexes de gènes velans ou gaudens, tandis que les deux chromosomes accouplés qui étaient demeurés distincts et se sont disjoints au hasard, correspondent aux quelques facteurs qui sont indépendants des complexes.

Dans *Oenothera Rubrinervis*, il se forme également un cercle de chromosomes à la diacinèse, mais celui-ci ne comporte que 8 éléments, tandis que les 8 autres chromosomes s'associent en gémis selon le mode habituel; ceci explique comme dans les exemples précédents les particularités génétiques de l'*Oenothera Rubrinervis*.

Enfin, chez les *Oenothères* homozygotes qui ne produisent qu'une catégorie de gamètes, par exemple chez *Oenothera Hookeri*, il ne se forme pas de cercle de chromosomes, mais la diacinèse est caractérisée par la production de gémis isolés. La disjonction des chromosomes se fait donc au hasard, et c'est pourquoi ce type d'*Oenothère* ne présente aucune anomalie dans son comportement génétique.

C) Interprétation des chaînes de chromosomes: Origine des *Oenothères* hétérozygotes

Pour comprendre la signification des chaînes de chromosomes qui se forment au cours de la méiose des *Oenothera* hétérozygotes, il est nécessaire de se souvenir des particularités de la mécanique chromosomique dont nous vous avons parlé à propos de la polyploidie et de la polysémie.

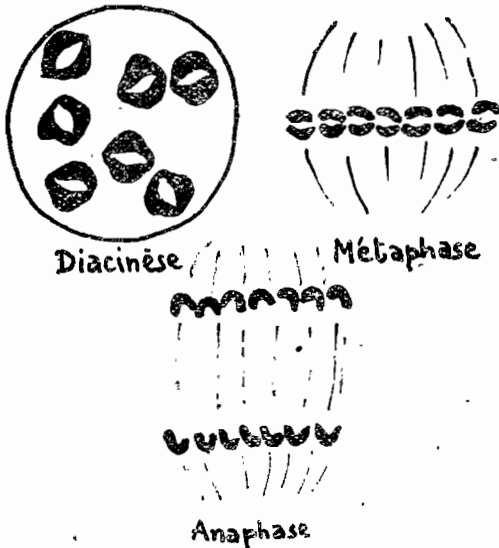


Diacinèse d'*O. rubrinervis*

Nous avons en effet constaté qu'au moment de la diacinèse les chromosomes manifestent certaines propriétés qui peuvent les faire comparer à des barreaux aimantés. Ces propriétés s'expliquent en admettant que les extrémités de chaque chromosome sont dissemblables et que, lorsque deux chromosomes homologues sont en présence, leurs extrémités de même nature s'attirent, tandis que celles de natures différentes se repoussent.

Il est d'ailleurs curieux de constater que cette attraction des extrémités homologues n'est pas continuelle, mais ne se manifeste qu'au cours de la méiose, tandis que lors de la mitose somatique, les chromosomes homologues demeurent isolés. Ceci montre que la comparaison d'un chromosome avec un aimant ne correspond pas à une réalité concrète et oblige à reconnaître que la mécanique des chromosomes ne rappelle que très vaguement les phénomènes magnétiques. Mais il est tout de même permis de se servir de cette notion d'attraction des extrémités homologues pour expliquer certaines anomalies de la méiose et, notamment, la formation des cercles de chromosomes si caractéristiques de certaines *Oenothera*.

Considérons tout d'abord le cas d'une *Oenothera* qui, comme l'*Oenothera Rubrinervis* forme à la diacinèse 4 gemini et un cercle de 6 chromosomes.

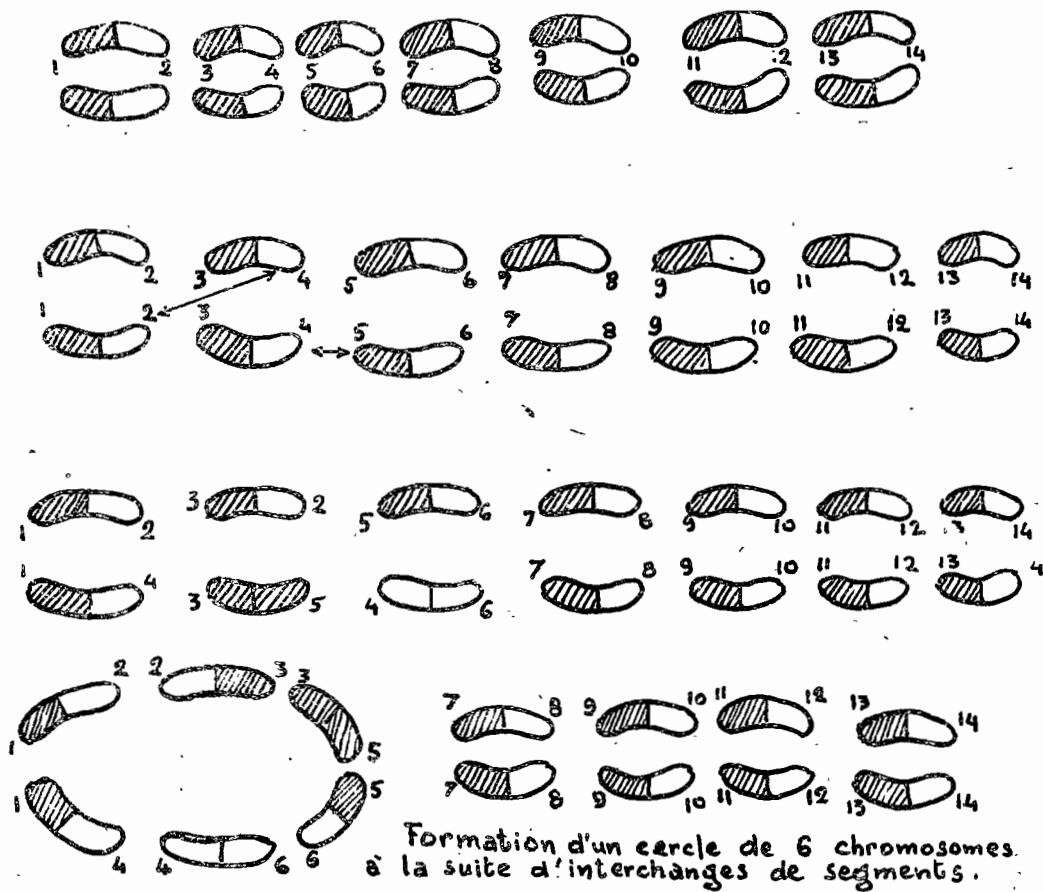


Stades de la méiose d'*O. Hookeri*

D'après ce que nous savons de la mécanique chromosomique, on doit admettre que les extrémités des chromosomes qui sont en contact sont de même nature. Or, si l'on comprend l'association de chromosomes homologues pour former des gemini, on ne s'explique pas comment des chromosomes semblables deux à deux peuvent former un cercle.

Pour expliquer cette anomalie, imaginons un individu dont le stock chromosomique comprend 7 paires d'éléments homologues

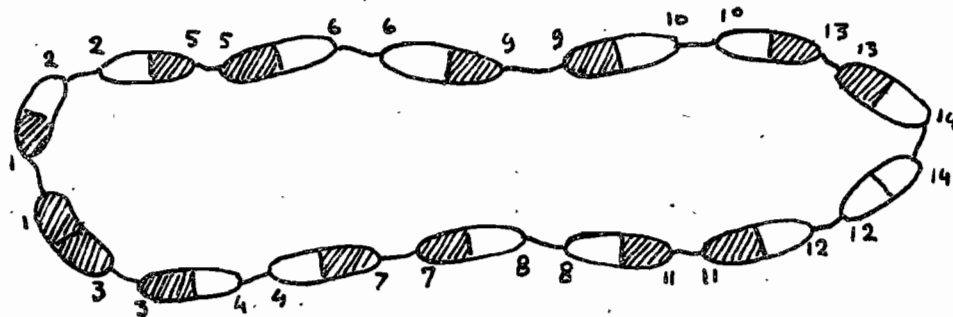
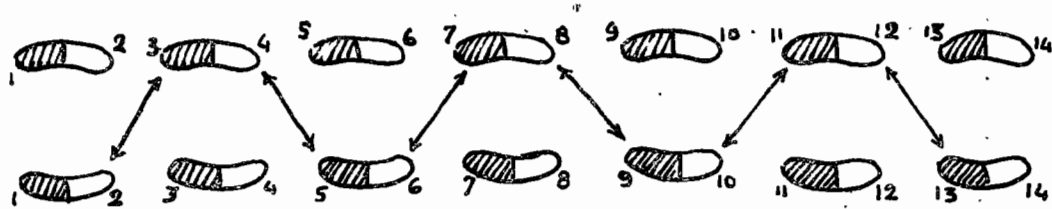




que nous numérotions de la manière suivante en nous inspirant de la méthode employée par BLAKESLEE pour le *Datura* : I - 2; 3 - 4; 5 - 6; 7 - 8; 9 - 10; II - 12; 13 - 14. A la méiose, il doit se former 7 gemini par suite de l'attraction des extrémités homologues. Supposons maintenant qu'il se produise des échanges de segments entre les chromosomes I - 2 et 3 - 4, d'une part et 3 - 4 et 5 - 6 d'autre part. De cette manière, on obtiendra des chromosomes que nous pouvons représenter par I - 4, 3 - 2, 3 - 5, 4 - 6; ces chromosomes s'associent avec les deux éléments inchangés I - 2 et 5 - 6, conformément aux règles d'affinités que nous avons fixées. Cette association va conduire à la formation d'un cercle de six chromosomes ainsi que l'indique le schéma ci-dessus.

On peut expliquer de la même manière la formation de cercles à 8, 12 et même 14 chromosomes, en partant d'un individu ne comportant primitivement que des paires d'homologues et en supposant des échanges de segments convenables.

Considérons par exemple un type initial possédant 7 paires d'homologues I - 2, 3 - 4, 5 - 6, 7 - 8, 9 - 10, II - 12, 13 - 14. Sa méiose est caractérisée par la formation de 7 gemini, ce qui est normal. Supposons maintenant qu'il intervienne des échanges de segments entre les chromosomes I - 2 et 3 - 4, 3 - 4 et 5 - 6, 5 - 6 et 7 - 8, 7 - 8 et 9 - 10, 9 - 10 et II - 12, II - 12 et 13 - 14 conformément au schéma ci-après. Les affinités entre les chromosomes sont alors modifiées et il se formera à la diacinèse un cercle de 14 chromosomes.



Formation d'un cercle de 14 chromosomes à la suite d'interchanges de segments.

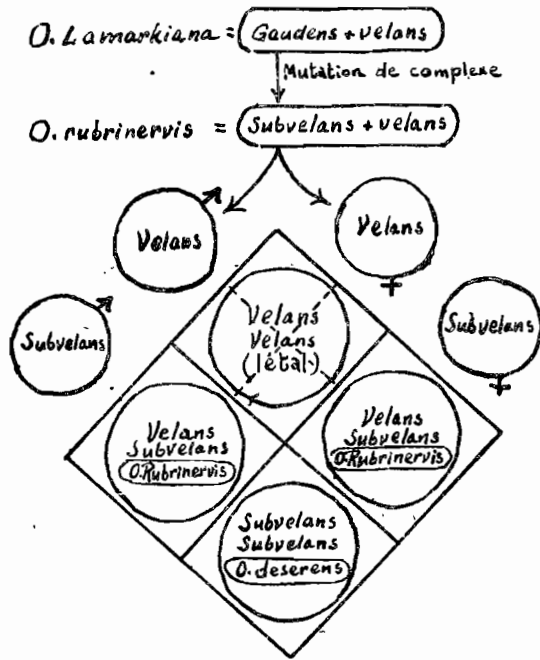
Ce mode de formation d'individus présentant un cercle de chromosomes à partir de types pourvus de gemini normaux est naturellement entièrement hypothétique. Mais l'existence d'échange de segments, que nous avons invoqué pour l'expliquer n'est pas neutre, car on a pu mettre en évidence de semblables phénomènes en étudiant certaines mutations spéciales aux *Oenethères* et qu'on appelle mutations de complexes.

Nous allons donc pour terminer l'étude de la génétique des *Oenethères* examiner les caractères essentiels de ces mutations particulières .

D) Mutations de complexes

Chez les *Oenethères* hétérozygotes, on connaît un type spécial de mutations chromosomiques dont nous n'avons pas parlé dans les leçons précédentes et que l'on

appelle des mutations de complexes. Ces mutations particulières résultent d'échanges de segments entre des chromosomes appartenant à des complexes distincts. Génétiquement, elles se traduisent par des phénomènes très particuliers, que nous allons étudier en considérant un exemple concret.



Si l'on observe la descendance d'un *Oenothera Lamarckiana* autofécondé on voit apparaître divers mutants, parmi lesquels on trouve environ une fois sur mille un type pourvu de nervures rouges et auquel de VRIES donna le nom d'*Oenothera Rubrinervis*. Ce nouveau type a été qualifié de demi-mutant, car, par autofécondation, il ne demeure identique à lui-même que dans la moitié de sa descendance: il produit en effet :

- 50 % de Rubrinervis
- 25 % d'embryons avortés
- 25 % d'un type différent appelé *Oenothera deserens*, qui par autofécondation, demeure stable.

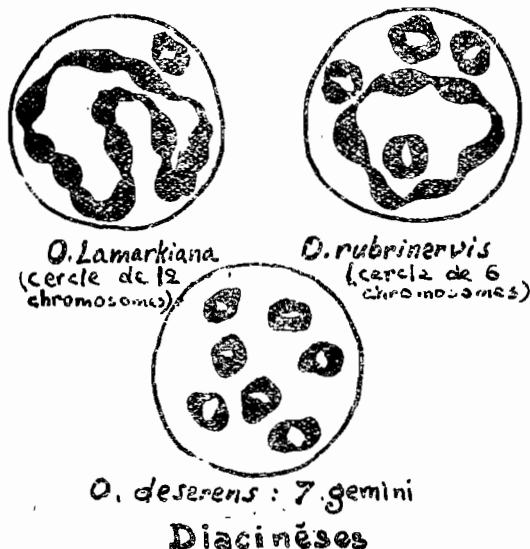
Pour expliquer ces phénomènes inattendus, RENNÉ a imaginé que le complexe gaudens d'*Oenothera Lamarckiana* subit une mutation dite mutation de

complexe, qui le transforme en un nouveau complexe appelé Subvelans. L'*Oenothera Rubrinervis* serait donc constitué par l'association des complexes velans + Subvelans. En outre, d'après RENNÉ, la transformation du complexe gaudens en subvelans comporterait l'élimination du gène létal que renferme normalement le complexe gaudens, si bien que la combinaison homozygote subvelans - subvelans deviendrait possible alors que la combinaison homozygote gaudens - gaudens ne l'était pas.

La répartition des complexes dans les gamètes d'*Oenothera Rubrinervis* suit les mêmes règles que dans le cas d'*Oenothera Lamarckiana*, c'est-à-dire que les oosphères et les anthérozoïdes de cette espèce comportent un mélange à parties égales des types velans et subvelans. Leur conjugaison au hasard produit 50 % de subvelans - velans, c'est-à-dire d'*Oenothera Rubrinervis*, 25 % de subvelans - subvelans qui est un homozygote correspondant au type nouveau *Oenothera deserens* et enfin 25 % de velans - velans qui ne sont pas viables, par suite de la présence de gènes létaux non compensés et correspondant à des grains vides que l'on trouve dans le fruit.

Comme on le voit, les judicieuses hypothèses de RENNÉ ont expliqué ces singulières mutations de complexes avec autant d'aisance que les résultats de croisements des *Oenotheres* hétérozygotes.

Les études cytologiques de CLELAND ont confirmé les vues de RENNÉ et précisé d'une manière complète la signification de ces mutations de complexes. Voici l'essentiel des résultats fournis par l'étude cytologique de l'*Oenothera Rubrinervis* et de l'*Oenothera deserens*.



Si l'on examine la méiose de l'*Oenothera Rubrinervis*, on constate qu'à la diacinèse il se forme un cercle de chromosomes qui ne possède que 6 éléments au lieu d'en comporter 12, comme dans le cas d'*Oenothera Lamarkiana* dont il dérive.

Quant à l'*Oenothera deserens* il ne possède à la diacinèse que des gemini, ce qui indique une homologie normale entre les chromosomes. Comment est-il possible de se représenter la succession de ces types de structure ?

Considérons tout d'abord l'*Oenothera Lamarkiana*. Les chromosomes qui, chez cette espèce, forment un cercle de 12 éléments, peuvent être désignés de la manière suivante: I - 2, 2 - II, II - I2, I2 - 9, 9 - IO, IO - 7, 7 - 8, 8 - 5, 5 - 6, 6 - 3, 3 - 4, 4 - I.

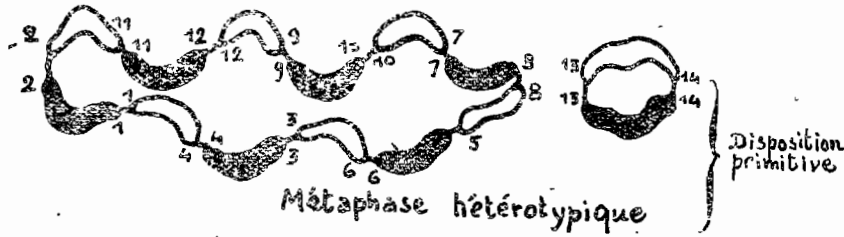
Quant aux deux chromosomes accouplés séparément, ils auraient tous deux la constitution I3 - I4 (I).

Les chromosomes 2 - II, I2 - 9, IO - 7, 8 - 5, 6 - 3, 4 - I et I3 - I4 qui sont figurés en blanc, constitueraient le complexe gaudens qui, lors de l'anaphase hétéretypique, va à l'un des pôles du fuseau, tandis que les chromosomes I - 2, II - I2, 9 - IO, 7 - 8, 5 - 6, 3 - 4, I3 - I4, qui sont figurés ici en noir, se rendent au second pôle du fuseau et représentent le complexe valans.

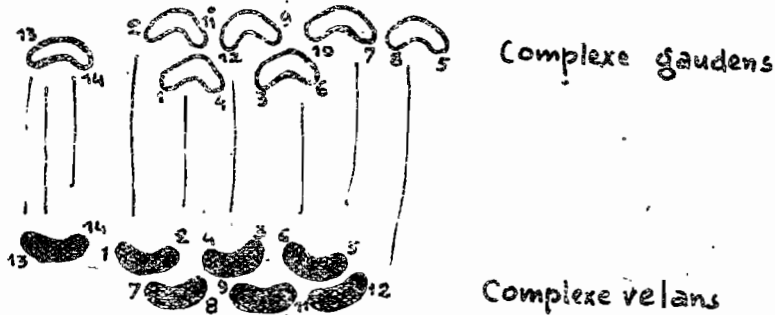
Après avoir ainsi présenté le schéma de la garniture chromosomique de l'*Oenothera Lamarkiana*, examinons en quoi consiste la mutation qui va produire l'*Oenothera Rubrinervis*, caractérisée par un cercle de 6 chromosomes.

Supposons qu'une translocation réciproque intervienne entre les chromosomes I - 2 et 8 - 5, de telle sorte que l'extrémité 8 de 8 - 5 remplace l'extrémité 2 de I - 2, et réciproquement. Les affinités entre chromosomes vont se trouver modifiées et la chaîne de 12 chromosomes prendra l'aspect schématique ci-dessus caractérisé par la succession des chromosomes suivants: I - 8, 8 - 7, 7 - IO, IO - 9, 9 - I2, I2 - II, II - 2, 2 - 5, 5 - 6, 6 - 3, 3 - 4, 4 - I. Les chromosomes accouplés I3 - I4 restent inchangés. On remarquera que cette simple translocation entre les chromosomes I - 2 et 8 - 5 a provoqué un remaniement profond dans l'arrangement de tous les chromosomes et qu'en particulier les deux complexes

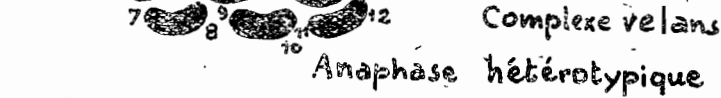
(I) On a schématisé chaque chromosome par deux chiffres, afin d'adopter la même nomenclature que dans le cas du *Datura*. Dans certains ouvrages, on se sert de lettres, ce qui revient au même, mais présente l'inconvénient de rendre la nomenclature hétérogène car, dans certains cas, on utilise des chiffres, et dans d'autres cas, des lettres.



Métaphase hétérotypique

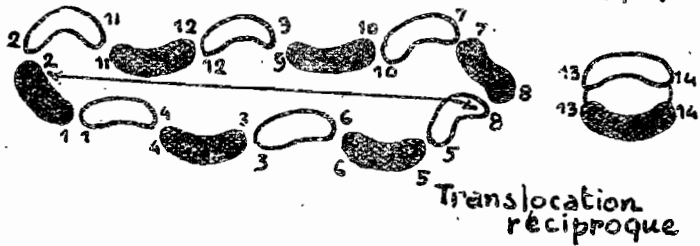


Complexe gaudens

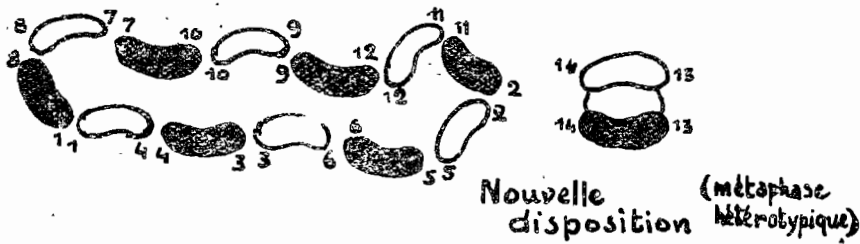


Complexe velans

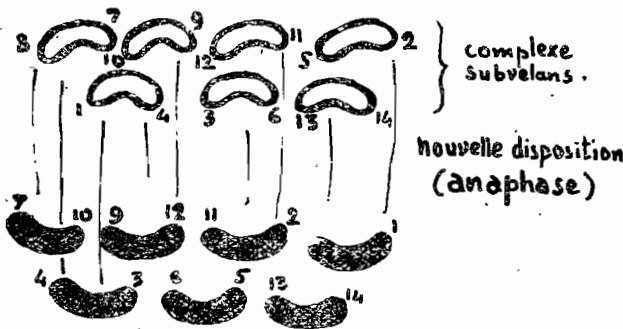
Anaphase hétérotypique



Translocation réciproque



Nouvelle disposition (métaphase hétérotypique)

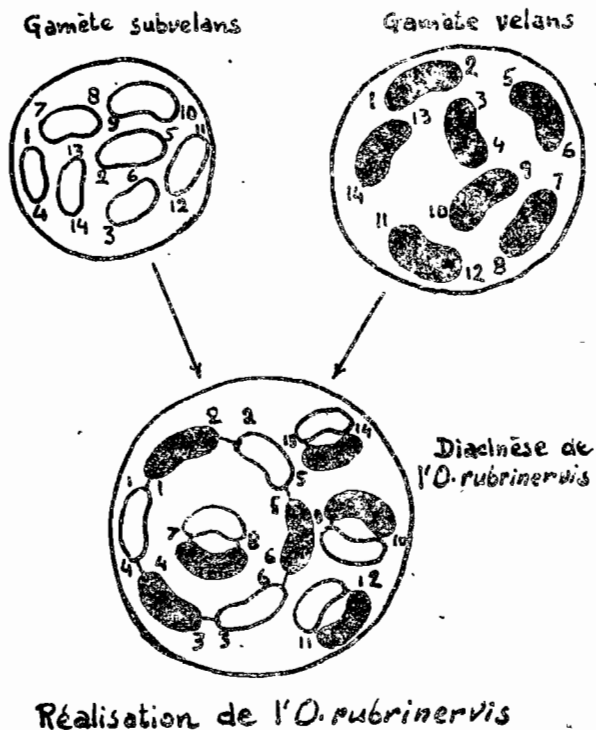


nouvelle disposition (anaphase)

Mutation de complexe chez *O. Lamarkiana*

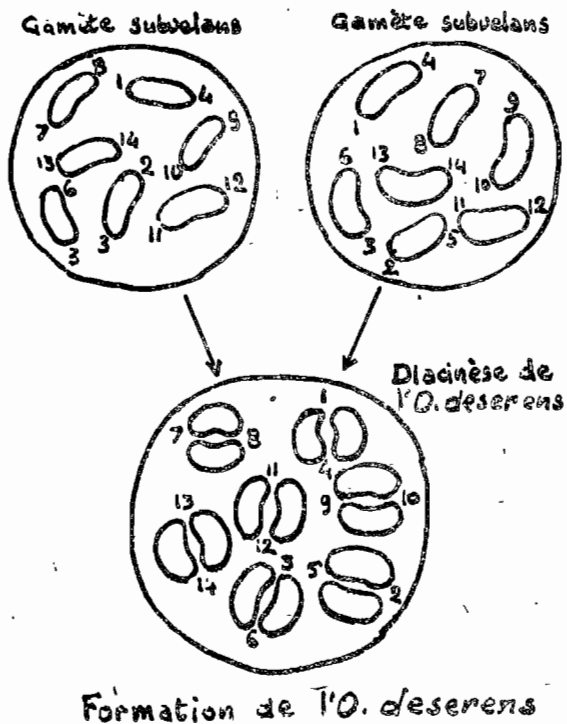
ne vont plus avoir la même constitution, car les chromosomes qui vont se rendre à un même pôle ne sont plus les mêmes que précédemment. En effet,

après la translocation, l'arrangement de la chaîne est devenu tel que maintenant les chromosomes I - 8, 10 - 7, 12 - 9, 2 - 11, 5 - 6, 3 - 4, 13 - 14 constituant un nouveau complexe que nous désignerons par A, se rendront à un pôle du fuseau tandis que les chromosomes 7 - 8, 9 - 10, 11 - 12, 2 - 5, 6 - 3, 4 - 1, 13 - 14 constituant un nouveau complexe que nous désignerons par B, se rendront à l'autre pôle. Donc, la translocation a eu comme conséquence de provoquer un échange de plusieurs chromosomes entre les complexes gaudens et velans. Le complexe velans est ainsi devenu le complexe B que RENNERT appelle Subvelans et qui possède les chromosomes 7 - 8, 9 - 10, 11 - 12, 2 - 5, 6 - 3, 4 - 1, 13 - 14.



Supposons qu'un gamète subvelans rencontre un gamète velans inchangé; on obtiendra alors le type rubrinervis, dans lequel il y a confrontation des chromosomes suivants: 7 - 8, 9 - 10, II - 12, 2 - 5, 6 - 3, 4 - 1, 13 - 14 de subvelans et 7 - 8, 9 - 10, II - 12, 1 - 2, 5 - 6, 3 - 4, 13 - 14 de velans.

On remarque que dans cette garniture chromosomique, il se trouve 4 paires d'homologues, ce qui explique la formation de 4 gemini à la diacnèse de l'Oenothera Rubrinervis. Les 6 autres chromosomes ont une constitution telle que les affinités qu'ils manifestent les uns pour les autres provoquent leur assemblage en un cercle qui comporte la succession suivante: I - 2, 2 - 5, 5 - 6, 6 - 3, 3 - 4, 4 - I.



Lors de la dissociation du cercle de 6 chromosomes de l'Oenothera Rubrinervis, les chromosomes 4 - 1, 6 - 3 et 2 - 5 vont à l'un des pôles où, associés aux chromosomes 7 - 8, 9 - 10, II - 12 13 - 14, provenant de la dissociation des gemini, ils reconstituent le complexe subvelans tandis que les chromosomes 3 - 4, 5 - 6, 1 - 2 vont à l'autre pôle où, associés aux chromosomes 7 - 8, 9 - 10, II - 12, 13 - 14, ils reconstituent le complexe velans. Ce mécanisme cytologique explique donc d'une manière satisfaisante les caractères caryologiques et génétiques de l'Oenothera Rubrinervis. Il permet également de comprendre comment il apparaît, dans la descendance de l'Oenothera Rubrinervis un type nouveau et stable, l'Oenothera deserens.

En effet, lorsque deux gamètes du type subvelans sont confrontés, la garniture chromosomique qui se trouve réalisée ne comporte que des paires d'homologues que l'on peut représenter par le schéma ci-contre et qui répond à la constitution suivante:

7 - 8, 9 - 10, II - 12, 2 - 5, 6 - 3, 4 - 1, 13 - 14; 7 - 8, 9 - 10, II - 12, 2 - 5, 6 - 3, 4 - 1, 13 - 14.

La méiose de cet Oenothera laseiensis est régulière et ne comporte que des gemini. Elle aboutit à la formation de gamètes qui sont tous du type subvelans. C'est donc une espèce stable du type homozygote.

Ainsi, les études cytologiques apportent une confirmation remarquable des hypothèses formulées en vue d'expliquer les particularités génétiques des Oenothères. Elles démontrent l'existence des complexes de gènes prévue par RENNERT et d'une manière plus générale, elles renforcent la théorie chromosomique de l'hérédité.

1^{re} ESPECE

I. GENERALITES: Caractère subjectif de la notion d'espèce

Le naturaliste est si familiarisé avec la notion d'espèce qu'il néglige souvent de réfléchir à sa signification. L'herbier que tout lycéen a confectionné au cours de ses études secondaires comporte, en face de chaque échantillon, un nom d'espèce: Caltha palustris, Draba verna, Quercus robur, etc ...

Les noms qui ont été dictés au jeune élève par celui qui dirigeait ses premiers pas de botaniste herborisant, symbolisent pour lui les échantillons qu'il a récoltés.

Son exemplaire de Quercus robur a, par exemple, de larges feuilles à bords festonnés, portés par des pétioles assez longs; les fleurs femelles sont au contraire pourvues de pédoncules très courts, si bien qu'elles forment des inflorescences assez compactes.

Son échantillon de Draba verna est par exemple une petite plante à fleurs blanches, pourvues de pétales profondément échancrés; la tige est grêle et possède à sa base une rosette de feuilles à peine dentées.

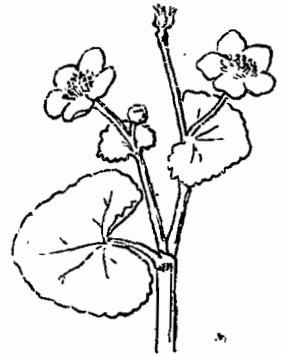
Quant au Caltha palustris, c'est une belle plante pourvue de grandes fleurs à 5 sépales jaune d'or, possédant de nombreuses étamines ainsi qu'un pistil formé de quelques carpelles jaunes verdâtres.



Quercus Robur L.
(Fruits à pédoncules courts)

Celui qui connaît bien son herbier et qui a observé avec soin les caractères des plantes qu'il renferme ne manquera pas de les évoquer chaque fois que sera prononcé le nom d'une espèce dont il possède un échantillon. Et le jeune lycéen sera naturellement tenté d'identifier la notion d'espèce avec celle d'individu.

Mais le naturaliste accoutumé à observer un grand nombre de végétaux est obligé de reconnaître que cette représentation concrète de l'espèce est irréaliste. Sans doute, ne trouve-t-il pas de différences très importantes entre les échantillons de *Caltha* qu'il peut avoir l'occasion de recueillir.



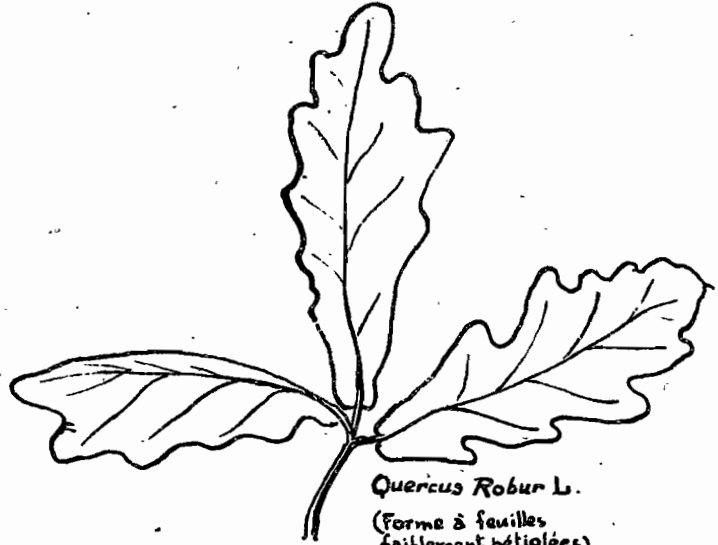
Caltha palustris L.



Draba verna L.

Mais en observant une collection importante de *Draba verna*, il constate, d'un individu à l'autre, des

différences qui concernent la forme des feuilles, la longueur de la tige, la forme des pétales, etc ... Il n'en est pas moins vrai que tous ces individus présentent suffisamment de traits communs pour



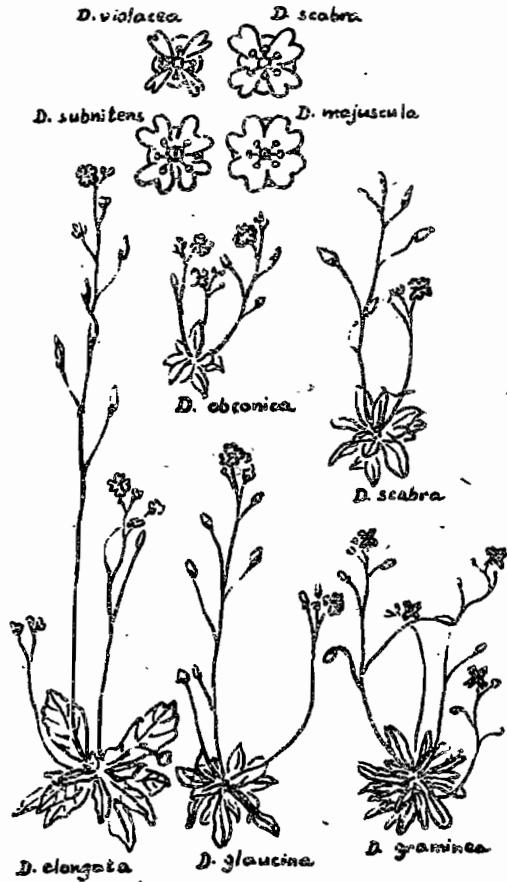
Quercus Robur L.
(forme à feuilles faiblement pétiolées).



Quercus Robur L.
(fruits à pédoncules comme un allongé).

qu'en puisse les grouper sous le terme de *Draba verna*.

De même, le *Quercus robur* présente une grande diversité de formes. Certains exemplaires ont le pétiole court, d'autres le pétiole allongé. La taille des pédoncules floraux est également très variable. Cette variabilité, qui est loin d'être exceptionnelle estompe singulièrement la notion primitive d'espèce en la rendant



Quelques formes de
Draba verna L.
(= *Erophila vulgaris* D.C.)

difficilement concevable.

II- Etablissement de la notion d'espèce

1°) Le critère morphologique de l'espèce

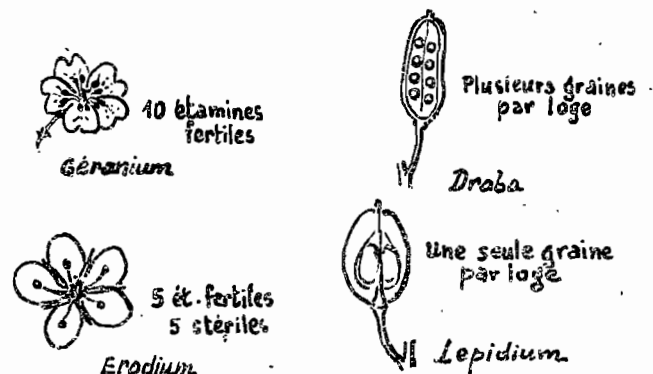
Pour bien comprendre ce que représente la notion d'espèce, le mieux est de rechercher comment elle s'est édifiée.

Son histoire est étroitement liée à celle des classifications. Jusqu'au milieu du XVIII^{ème} siècle, les tentatives réalisées en vue de classer les êtres vivants demeuraient incertaines et la notion d'espèce était imprécise.

C'est alors que l'illustre naturaliste suédois LINNÉ établit une classification générale dont les lignes essentielles n'ont subi aucun changement et qui présente encore une immense valeur. Il imagina la nomenclature binaire, qui consiste à désigner une plante ou un animal par deux noms, l'un correspondant au genre, par exemple *Draba*, le second qualifiant l'espèce, par exemple *verna* ou *muralis*. Pour LINNÉ, le genre est le fondement de la systématique; dans le

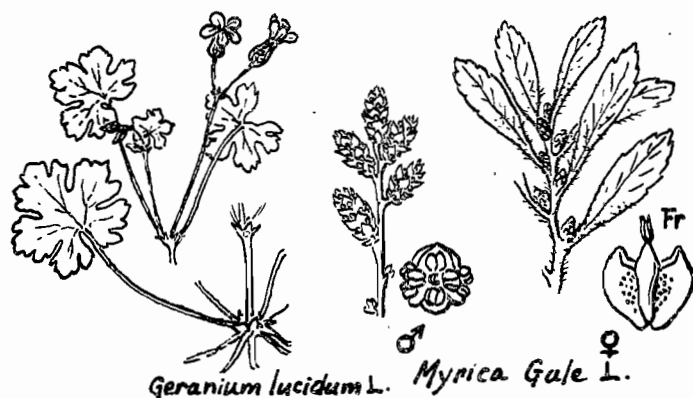
cas des plantes supérieures, il se définit par des caractères floraux très nets. Par exemple, dans la famille des Géraniacées, le genre *Geranium* se distingue du genre voisin *Erodium* par le nombre des étamines. Le genre *Draba* se distingue du genre voisin *Lepidium* par le fait que les loges du fruit de *Lepidium* ne contiennent chacune qu'une seule graine.

Le genre est donc une notion bien précise, mais abstraite. C'est ainsi que



le mot Geranium évoque des plantes diverses, dont certaines sont velues et d'autres glabres, dont certaines ont des fleurs minuscules et d'autres des corolles d'assez grandes dimensions.

Mais, si nous ajoutons un nom d'espèce, si nous disons par exemple Geranium lucidum, nous songeons alors à une plante bien déterminée, pourvue de petites fleurs à pétales entiers et qui possède des feuilles luisantes d'aspect très caractéristique. Dans le cas présent, la notion d'espèce paraît concrète: l'espèce semble représenter le dernier échelon de la systématique.



Or, nous avons vu tout à l'heure qu'il n'en est pas toujours ainsi, car, souvent, notamment pour Quercus robur et Draba verna, l'espèce linnéenne ou linnéen semble réunir un ensemble de formes qui, bien qu'elles présentent une ressemblance suffisante pour pouvoir être groupées sous un seul nom peuvent différer notablement les unes des autres. La notion d'espèce établie par LINNÉ nous semble donc dépourvue de rigueur. L'espèce Caltha palustris et l'espèce Draba verna ne peuvent être considérées comme occupant le même échelon de la hiérarchie naturelle. On peut donc douter que la notion d'espèce linnéenne, création

de l'esprit humain, corresponde à quelque chose de réel.

Les naturalistes qui, depuis LINNÉ, écrivirent des ouvrages de systématique ont, comme nous l'avons dit, gardé les lignes essentielles de son système, mais ils n'ont pas toujours conservé les espèces que distinguait ce savant. Certains, que l'on peut qualifier de diviseurs, ont mis l'accent sur les différences morphologiques que l'on peut déceler au sein de certaines espèces linnéennes et, souvent, ils ont pulvérisé telle ou telle espèce en plusieurs subdivisions. C'est ainsi que GRENIER et GODRON ont décrit 24 espèces de Rubus, en France, alors que de CANDOLLE n'en distinguait que 9. GENEVIER, allant plus loin dans cette voie a compté jusqu'à 203 espèces de Rubus dans la seule vallée de la Loire.

Le Myrica gale de LINNÉ est devenu pour GANDOGGER un ensemble de 69 espèces. Or, en se servant des caractères utilisés par cet auteur, on peut déceler jusqu'à 5 espèces distinctes sur un même buisson, ce qui est évidemment ridicule.

FLAHAUT a mis à l'épreuve la sagacité d'un spécialiste du genre Hieracium en lui soumettant deux échantillons d'une même touffe, prélevés à une année d'intervalle. Le spécialiste attribua deux noms différents aux deux échantillons.

En présence de tels excès, d'autres systématiciens que l'on peut qualifier de réunisseurs ont freiné cette tendance à pulvériser les espèces en mettant l'accent sur les ressemblances plutôt que sur les différences.

La lutte entre réunisseurs et diviseurs a dominé pendant longtemps l'histoire de la systématique espèce. Elle a eu l'intérêt de montrer que la notion d'espèce telle

qu'elle fut posée par LINNE est subjective et manque de base solide.

2°) Essais de définition naturelle de l'espèce

A) Association du critère morphologique et du critère de fécondité

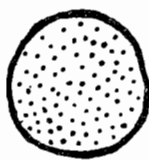
Si les naturalistes s'étaient contentés d'établir des classifications arbitraires, le problème de l'espèce ne se serait jamais posé. Mais ils ont voulu aller plus loin et ont imaginé que la notion abstraite d'espèce créée par commodité pouvait peut-être correspondre à une réalité concrète.

BUFFON qui, le premier, comprit le caractère purement subjectif de la notion d'espèce, telle que LINNE l'avait établie, entreprit d'en donner une définition nouvelle reposant sur des bases naturelles. Au critère morphologique de LINNE il ajouta un critère physiologique et considéra comme appartenant à une même espèce les individus plus ou moins semblables entre eux et interféconds. Le corollaire de cette définition est l'interstérilité de deux espèces distinctes.

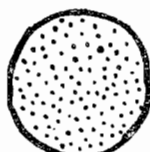
Cette conception de l'espèce, qui repose sur la notion de fertilité fait donc état de considérations d'ordre génétique. Mais, étant donné que du temps de BUFFON, les lois de l'hérédité étaient complètement inconnues, il n'a pas été possible d'appuyer fermement la notion d'espèce sur la génétique.

Les idées de BUFFON furent reprises par la suite et développées par de nombreux naturalistes, en particulier par CUVIER, qui donna la définition suivante de l'espèce : "Une espèce comprend l'ensemble des individus qui descendent les uns des autres ou qui se ressemblent autant que s'ils descendaient les uns des autres".

Cette définition renferme deux critères, un critère de similitude morphologique et un critère de fécondité.



Espèce A



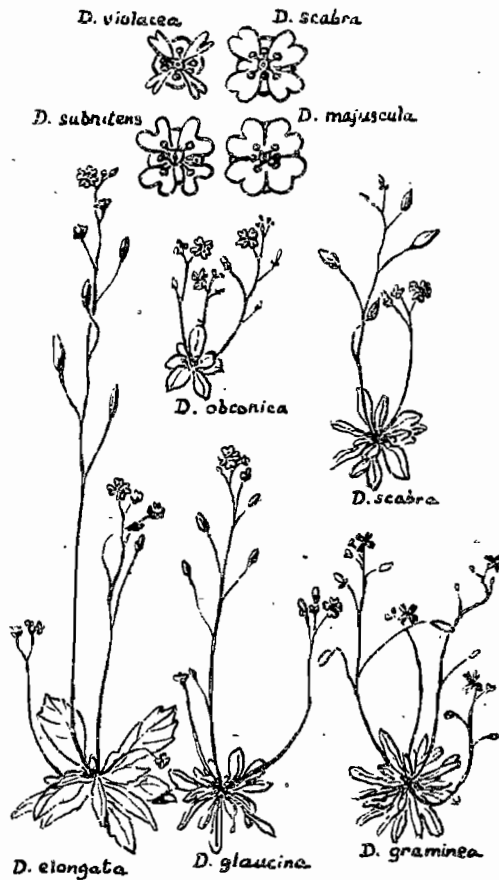
Espèce B

Pour représenter cette définition, nous pouvons reprendre le schéma dont nous sommes déjà servis à propos de l'étude des hybrides interspécifiques et figurer une espèce A par un groupe de points limité par une ligne fermée. Ces points sont autant de formes interfécondes. La ligne fermée qui les contient indique les limites de l'interfécondité.

Une seconde espèce B, serait représentée de la même manière par un autre groupe de points. L'écartement entre les groupes A et B est supérieur à celui séparant deux points d'un même groupe ce qui symbolise le criterium de similitude morphologique, en montrant que les différences interspécifiques sont plus importantes que les différences intraspécifiques. Cette représentation géométrique ne doit être, bien entendu considérée que comme un simple schéma destiné à faciliter la compréhension de la notion d'espèce.

Difficultés suscitées par la définition à deux critères

Cette définition à deux critères marque un progrès incontestable sur la définition purement morphologique. Mais elle n'est pas encore parfaite, car le critère de fécondité n'est pas plus irréprochable que le critère morphologique.



Quelques espèces jordanienues de
Draba verna L.
(= *Erophila vulgaris* D.-C.)

Dans certains cas, il est exagérément restrictif; d'autres fois, au contraire, il est trop extensif. Nous allons examiner ces deux cas:

I°) Le criterium de fécondité est restrictif: le Jordanien

Vers le milieu du siècle dernier, le botaniste lyonnais JORDAN se demanda si les diverses formes que l'on rencontre en étudiant certaines espèces correspondent ou non à des types distincts, indépendants les uns des autres.

Dans le but d'élucider cette question, il récolta de nombreux pieds de *Draba verna*(I) qui différaient les uns des autres par certains détails, par exemple par la largeur des feuilles, la longueur de la tige, la profondeur de l'échancrure des pétales, etc ... Il réunit ces diverses formes et les cultiva dans un jardin; en récoltant leurs graines et en effectuant des semis, il parvint à conserver ses cultures pendant plusieurs générations. Ses observations, poursuivies pendant une douzaine d'années, lui permirent de constater que les différentes formes de *Draba verna* qu'il avait isolées demeuraient parfaitement stables. Il parvint de cette manière à distinguer plus de 200 types différents qui demeurèrent constants pendant de nombreuses générations.

Normalement, les diverses formes de *Draba verna* ne s'hybrident pas, mais on a pu effectuer des croisements expérimentaux. De cette manière, on a tenu quelquefois des hybrides, mais, très souvent, le produit du croisement était identique au type maternel. Ceci n'avait rien de surprenant car, fréquemment, la reproduction du *Draba verna* se fait par apogamie, c'est-à-dire que l'œsphère se développe directement en embryon sans fécondation préalable.

Ainsi l'espèce linnéenne ou linnéen *Draba verna* doit être considérée comme un mélange de plus de 200 formes parfaitement distinctes qui, sauf de rares exceptions, sont incapables de s'hybrider. A ces unités indépendantes, on donne le nom de Jordanens ou d'espèces élémentaires.

(I) *Draba verna* est aussi appelé *Erophila verna*

De nombreuses espèces linnéennes, Taraxacum officinale, Potentilla tormentilla divers Hieracium, etc ... peuvent également être divisées en plusieurs jordanens qui correspondent à des formes stables, indépendantes.

JORDAN a tiré argument de cette particularité pour affirmer que l'espèce linnéenne est une vue de l'esprit et il a conclu que l'espèce élémentaire seule correspond à une réalité.

Cette attitude conduit à une extrême pulvérisation des espèces et complique énormément la systématique.

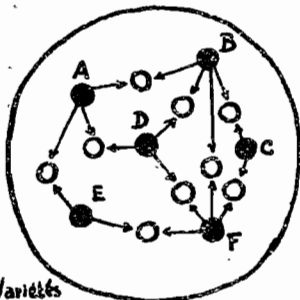


Représentation schématique d'un linnéen de jordanens

Mais en réalité, l'espèce linnéenne a cependant une valeur certaine; car même lorsqu'elle est divisée en jordanens séparés par des barrières de stérilité, elle est cependant définie du point de vue morphologique; en effet, les jordanens dont elle est composée présentent entre eux des similitudes morphologiques suffisantes pour qu'il soit permis de les grouper en un linnéen unique qui correspond à la description des formes usuelles.

On peut figurer schématiquement un linnéen de jordanens par un groupe de points dont chacun est entouré d'une ligne fermée. Chacun de ces points représente un jordanen et la ligne fermée qui l'entoure indique qu'il ne peut y avoir de croisement entre les jordanens d'un même linnéen.

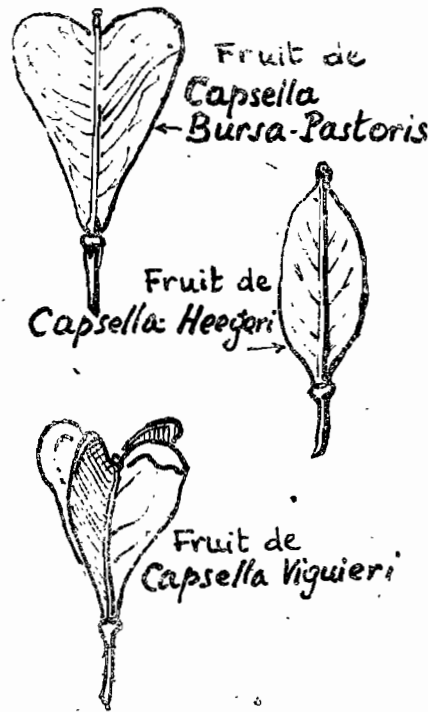
Ainsi c'est l'existence de barrières de stérilité qui a permis à JORDAN de déceler la pluralité des types constituant certaines espèces. Lorsque cet isolement sexuel n'existe pas, les différents jordanens constituant un linnéen s'hybrident de manières très diverses, si bien qu'au lieu d'être constituée par quelques types indépendants A, B, C, etc ... l'espèce linnéenne comporte, en plus de ces différents types, un très grand nombre de formes intermédiaires. Les constituants élémentaires d'une telle espèce sont appelés des variétés, terme qui a d'ailleurs l'inconvénient d'être imprécis.



● Variétés
○ Hybrides obtenus par croisement de variétés

Représentation schématique d'un linnéen de variétés

Ainsi, à la suite des études de JORDAN, on est conduit à se représenter l'espèce linnéenne comme une collection de formes distinctes qui, lorsqu'elles sont séparées par des barrières de stérilité, correspondent à des jordanens et qui, lorsqu'elles peuvent se croiser, sont appelées des variétés. L'importance du linnéen ainsi compris est très variable. Il arrive parfois qu'il ne comporte qu'un seul jordanen ou qu'une seule variété. On pourrait alors parler de jordanen-linnéen ou de variété-linnéen. Citons comme exemple de jordanen-linnéen: Capsella Viguieri, forme de capselle dont le fruit est pourvu de 4 valves et qui, lorsqu'on la croise avec d'autres capselles ne fournit pas de produits féconds.



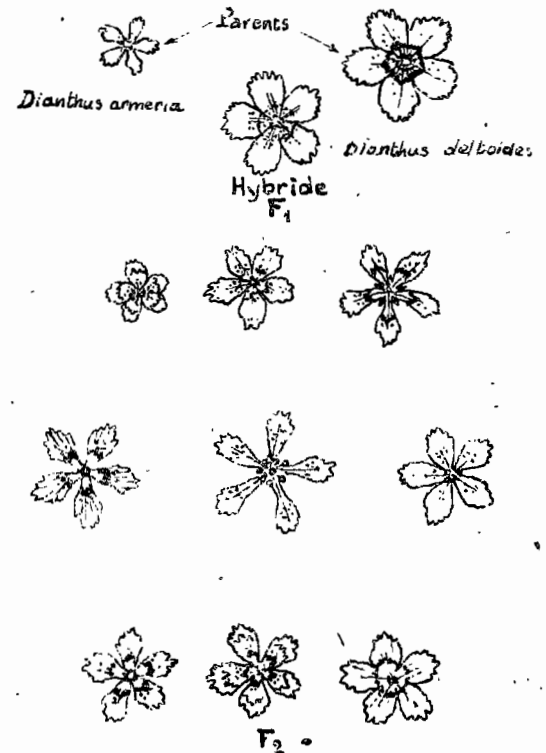
Citons comme exemple de ce que l'on pourrait appeler variétés-linnéennes, une autre capselle, Capsella Heegeri munie de siliques elliptiques qui peut être croisée avec Capsella Bursa pastoris et fournit alors un hybride fécond du type mendélien.

2°) Le criterium de fécondité est extensif: le syngameon

En étudiant les hybrides interspécifiques, nous avons constaté que des espèces bien définies par leurs caractères morphologiques peuvent parfois, lorsqu'on les croise, donner des hybrides aussi féconds que ceux obtenus en confrontant deux variétés d'une même espèce. Nous avons indiqué comme exemple le cas de Dianthus armeria et Dianthus deltoides qui sont deux espèces linnéennes très faciles à reconnaître et qui présentent une interfertilité complète. Normalement ces espèces ne se mélangent pas

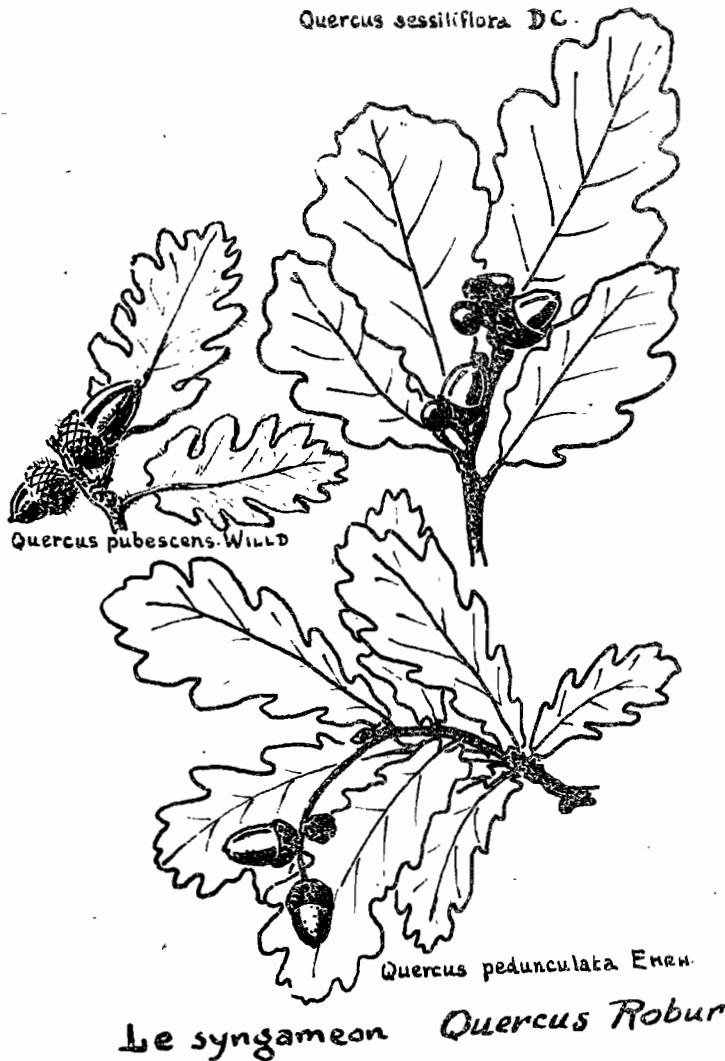
car elles présentent des distributions géographiques différentes, mais si elles sont réunies accidentellement, on obtient alors toute une série d'hybrides si bien qu'il n'est plus possible de distinguer les deux linnéens primitifs.

Il en est de même pour Geum urbanum et Geum rivale; normalement ces espèces ne s'hybrident pas, parce qu'elles n'ont pas le même habitat; mais lorsqu'on les rapproche, elles donnent un hybride de première génération appelé Geum intermedium en raison de son aspect intermédiaire entre les deux parents et dont la descendance comporte des formes très diverses constituant une population hétérogène dans laquelle on ne peut retrouver que fort difficilement les linnéens primitifs.



Divers types de fleurs obtenues dans la descendance d'un hybride de Dianthus.

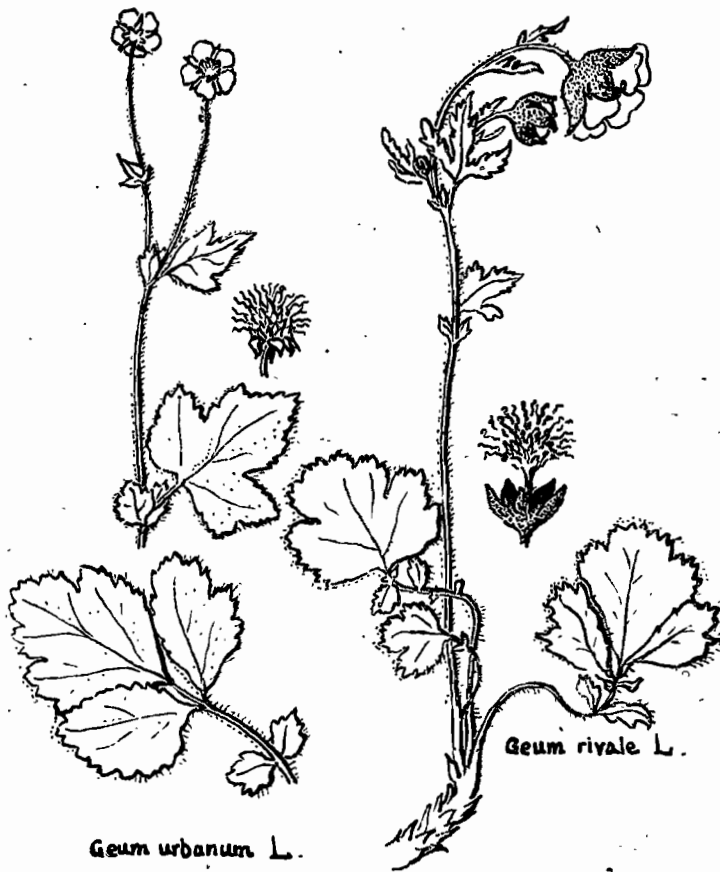
C'est aussi le cas du chêne commun dont LINNÉ avait fait une seule espèce, *Quercus robur* L et qui comprend en réalité 3 types distincts ayant la valeur de linnéens. Ce sont: *Quercus pedunculata*, pourvu de feuilles faiblement pétiolées et dont les fruits sont au contraire, pédonculés, *Quercus sessiliflora* dont les feuilles sont longuement pétiolées tandis que les fruits sont dépourvus de pédoncules, et enfin, *Quercus lanuginosa* ou *pubescens*, qui possède des feuilles laineuses.



Lorsque ces trois formes sont isolées, ce qui est fréquent, car elles prospèrent dans des conditions différentes, on les reconnaît sans peine. Mais, dans certaines régions, notamment en Lorraine, elles sont mélangées dans une même forêt. Elles s'hybrident alors pour donner une foule d'intermédiaires, si bien qu'il est impossible de reconnaître les types primitifs. C'est d'ailleurs pourquoi LINNÉ avait groupé ces trois types de chênes en une seule espèce, et il peut sembler anormal d'en faire des espèces distinctes.

L'ensemble de plusieurs linnéens distincts par leurs caractères morphologiques mais capables de se croiser entre eux, représente une sorte d'espèce collective à laquelle on donne le nom de *Syngameon*. Nous pouvons représenter schématiquement un Syngameon constitué de 3 linnéens A, B, C, par 3 groupes de points indépendants qui seraient enfermés dans une ligne commune schématisant les limites d'interférendité. L'espace séparant les 3

linnéens peut être meublé par divers intermédiaires provenant de leur hybridation, si bien que le syngameon présente une distribution homogène des différentes formes qui le constituent.

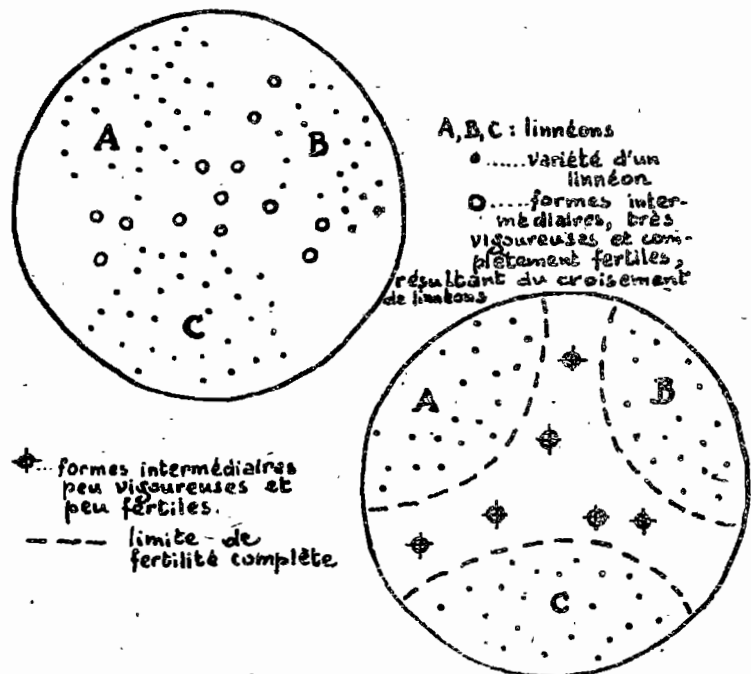


Mais souvent, par exemple dans le cas de certains Saules, ces hybrides interspécifiques ont une vitalité relativement faible et se rencontrent rarement. Le Syngameon, au lieu de présenter un aspect homogène laisse alors distinguer les différents linnéons qui le composent. On peut schématiser cette particularité en entourant chaque groupe de points représentant un linnéon par une ligne de tirets qui indique que la fertilité interspécifique est plus faible que la fertilité intraspécifique.

La sous-espèce géographique.

On peut opposer à la notion de Syngameon celle de sous-espèce géographique. Nous allons

examiner comment se présente cette notion, en nous adressant à un exemple particulièrement net celui du Pin noir *Pinus nigra* Arn. que l'on trouve dans certaines régions montagneuses avoisinant le Bassin méditerranéen. Les populations de cet arbre ne couvrent pas de grands territoires, mais constituent au contraire des flots disséminés. On en trouve par exemple en Grèce, en Autriche, dans les Cévennes



Représentation schématique de syngameons

méridionales et les Pyrénées, en Corse, dans les régions montagneuses de l'Afrique du Nord.

La comparaison de Pins noirs provenant de ces diverses régions permet de constater que chaque peuplement géographique est constitué par un type distinct. Par exemple, Pinus nigra salzmanni des Cévennes méridionales et des Pyrénées est un petit arbre à feuilles grêles colorées en vert clair. Pinus nigra austriaca qui vit en Autriche, est au contraire un arbre de grande taille à feuilles robustes et sombres. Pinus nigra laricio de Corse et d'Afrique du Nord est encore plus grand que le pin d'Autriche et possède des feuilles qui sont frisées lorsqu'elles sont jeunes. Le Pinus nigra pallasiana, que l'on trouve en Grèce, diffère encore des sous-espèces précédentes.

A ces différentes formes d'un même linnéon, caractérisées, par une morphologie et une répartition géographique distinctes, on donne le nom de sous-espèces géographiques.

En général, c'est l'isolement géographique qui conserve les caractères des sous-espèces, car lorsqu'on les confronte on constate souvent qu'elles s'hybrident et cessent alors d'être distinctes.

Définition à 3 critères : adjonction d'un critère physiologique.

Nous venons de constater que l'association du critérium morphologique et du critérium de fécondité ne donne pas de résultats pleinement satisfaisants, car elle conduit à attribuer des valeurs comparables à des collectivités d'importances très différentes, allant du simple jordanon au syngaméon. Pour cette raison, on a essayé de préciser davantage la notion d'espèce en faisant appel à d'autres critères appartenant au domaine de la physiologie.

Les principaux critères physiologiques que l'on a considéré, sont d'ordre chimiques, écologique, ou sérologique.

Examinons ces trois types de critères.

1°.- Critères chimiques.

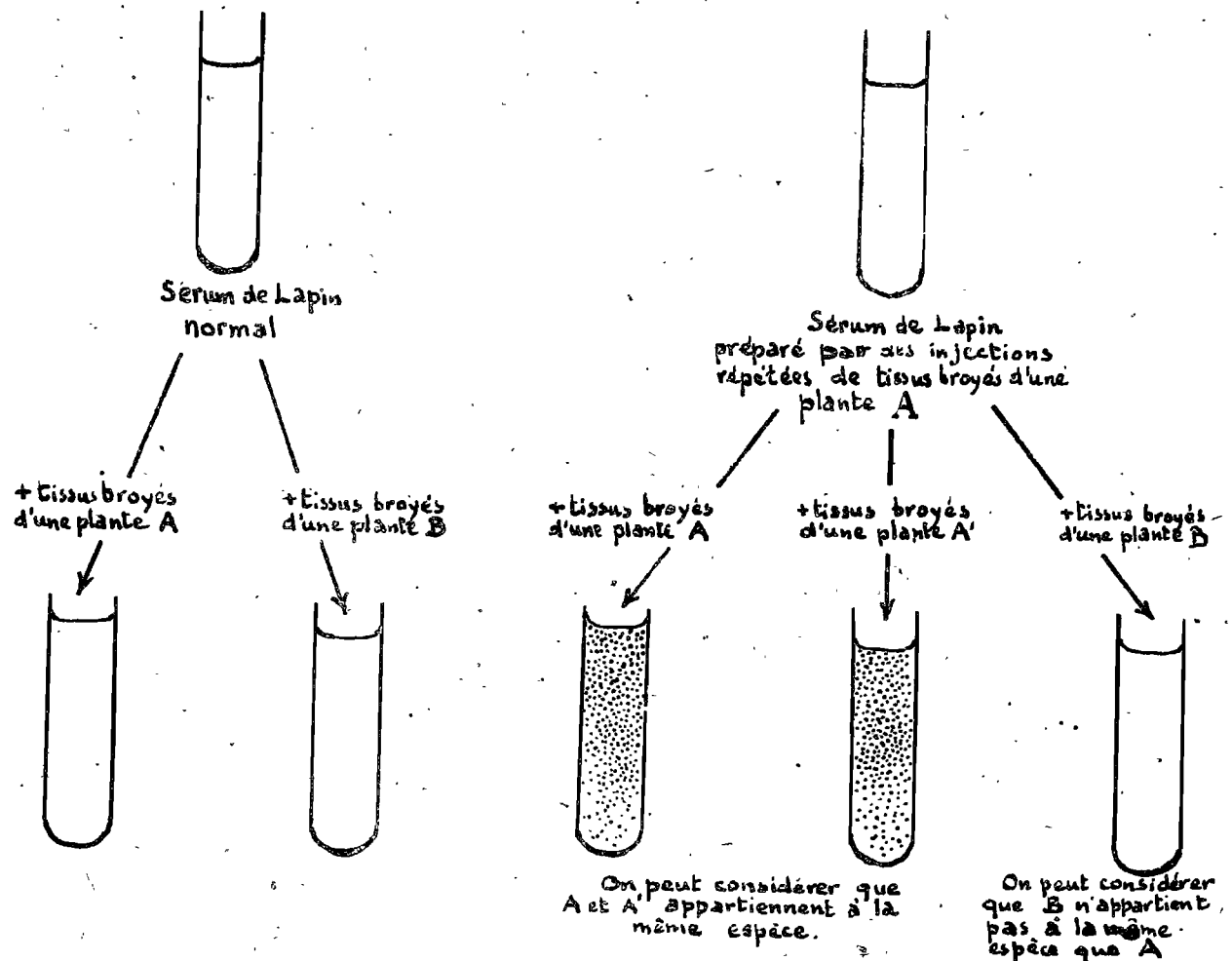
Dans des cas fréquents, le recours à des caractères chimiques permet de compléter la distinction morphologique des groupes de végétaux. Signalons par exemple que les diverses espèces d'Acacia élaborent des catéchines distinctes. Citons comme autre différence d'ordre chimique entre des espèces dissemblables le cas de certains Pins c'est ainsi que l'essence de Thérahenthine extraite de la résine de Pinus pinaster est lévogyre, tandis que celle du Pinus sylvestris est fortement dextrogyre. Signalons également que les essences extraites des diverses espèces de Citrus ont une constitution chimique différente, ce qui permet d'effectuer certaines déterminations difficiles. D'ailleurs le critère chimique est surtout important lorsque le critère morphologique et le critère de fécondité font défaut. C'est notamment le cas pour de nombreuses Bactéries que l'on distingue souvent par la nature des produits qu'elles secrètent.

2° - Critères sérologiques.

Le critère sérologique n'est qu'une extension très originale du critère chimique, basée sur le fait, d'ailleurs assez hypothétique que la nature des protéines cytoplasmiques diffère d'une espèce à l'autre. Ce critère s'inspire des méthodes employées pour déceler les états d'allergie et utilise comme test soit la fonction de la formation de précipitines, soit les processus d'anaphylaxie. Examinons ces deux procédés.

a) Utilisation de la formation de précipitines

Si l'on injecte une protéine étrangère dans l'appareil circulatoire d'un animal, par exemple d'un lapin, il apparaît dans son sérum une substance spécifique appelée précipitine qui possède la propriété de précipiter cette protéine



étrangère, mais est dépourvue d'activité vis-à-vis de toute autre protéine. Ce phénomène peut servir de base à une méthode permettant de caractériser les espèces végétales. Voici le principe de cette méthode. On commence par préparer un animal, par exemple un lapin, en lui injectant à plusieurs reprises des tissus broyés d'une plante A. Au bout de quelques semaines, le sérum de l'animal renferme les précipitines correspondant aux protéines de cette plante; pour mettre ces précipitines en évidence on prélève quelques centimètres cubes de sérum auquel on ajoute un jus de tissus pro-

venant de la plante ayant servi à préparer le lapin; on constate alors qu'il apparaît aussitôt un louche dû à la précipitation des protéines du jus végétal, sous l'influence des précipitines élaborées par l'animal. Cette réaction est relativement spécifique, car elle ne se produit pas si l'on utilise un jus de tissus provenant d'une plante B très différente de celle ayant servi à préparer l'animal. Si donc elle se produit avec un jus de tissus provenant d'une plante A' distingue de la plante A ayant servi à préparer le lapin, on peut admettre que A et A' appartiennent à la même espèce. Mais, en réalité, cette conclusion n'est pas toujours soutenable, car, souvent, la précipitation peut être obtenue en se servant d'un jus de tissus provenant d'une espèce assez éloignée de celle ayant servi à préparer l'animal, à cause, semble-t-il, d'analogies qui existeraient entre les protéines de plantes appartenant à des groupes assez lointains.

b) Utilisation des réactions d'anaphylaxie

On peut également essayer d'apprécier les affinités entre espèces au moyen d'une seconde méthode, très voisine de la précédente, et faisant appel aux phénomènes d'anaphylaxie.

Voici en quoi consistent ces phénomènes: si l'on injecte à un animal, par exemple à un lapin, une protéine étrangère, on constate fréquemment qu'à la formation de précipitines spécifiques, dont nous venons de parler, il s'ajoute un phénomène différent, qui consiste dans une augmentation de la sensibilité de l'animal vis-à-vis de cette protéine; ceci se traduit par le fait qu'une seconde injection de la même substance que celle ayant servi à la première injection, provoque des troubles généralement graves constituant ce que l'on appelle un choc anaphylactique. Si la seconde injection est réalisée avec une protéine différente de celle ayant servi à "sensibiliser" l'animal, on n'observe, par contre, rien de particulier.

Ces phénomènes d'anaphylaxie peuvent être obtenus en se servant de protéines contenues dans des jus de tissus végétaux et l'on peut espérer caractériser par ce moyen les espèces végétales. En effet, si l'on prend un animal préparé par une injection de tissus broyés d'une plante A et qu'on observe un choc anaphylactique à la suite d'une injection ultérieure de tissus d'une plante A', on peut imaginer que les deux plantes appartiennent à la même espèce. Toutefois cette méthode dont le principe est très intéressant est malheureusement difficilement praticable. En effet, le choc anaphylactique peut être obtenu, non seulement au moyen d'une plante appartenant à la même espèce que celle ayant servi à sensibiliser l'animal, mais aussi au moyen d'une plante appartenant à une autre espèce du même genre ou de la même famille.

Cette méthode n'a donc pas une spécificité suffisante, mais elle présente tout de même le grand intérêt de donner une base expérimentale aux subdivisions de la systématique qui sont trop souvent arbitraires.

3°) Critères écologiques

L'écologie est la connaissance des relations de l'être vivant avec le milieu qui l'environne. Elle fournit parfois des critères précieux pour caractériser les espèces. Citons par exemple le cas classique des vers parasites appartenant au genre Ascaris. L'ascaride de l'homme (Ascaris lumbricoides) est morphologiquement identique à celui du porc (Ascaris suum); mais il s'agit pourtant de deux espèces distinctes, car, ni l'une ni l'autre ne peuvent changer d'hôte. Il en est de même pour de nombreuses bactéries apparemment identiques parmi lesquelles on peut distinguer plusieurs espèces dites physiologiques en s'appuyant sur des données écologiques.

Actuellement, on tend à attribuer de plus en plus d'importance au critère écologique pour caractériser les espèces. CUENOT, à qui l'on doit de judicieuses remarques sur la notion d'espèce en fait largement état. Il définit l'espèce comme étant "la réunion d'individus apparentés, ayant même morphologie héréditaire, et genre de vie commun, séparés des groupes voisins par quelque barrière, généralement d'ordre sexuel".

Application de la génétique au problème de l'espèce

L'exposé que nous venons de faire du problème de l'espèce en montre toute la complexité. L'espèce commune, c'est-à-dire celle qui est décrite dans les ouvrages courants de systématique correspond en effet suivant les cas, au jordanon, à la sous-espèce géographique, au linnéen, et quelquefois même au syngamenon.

En présence de cette difficulté, nous pouvons essayer de faire appel à la génétique pour préciser la notion d'espèce.

Voici comment il est possible d'introduire la génétique dans ce domaine. Quelle que soit la manière dont on cherche à définir l'espèce, on est amené à la considérer comme une collection d'individus ayant quelque chose de commun. Jadis, on n'envisageait que les similitudes morphologiques. Plus tard, on a considéré les affinités sexuelles, puis les similitudes chimiques d'où découlent les caractères physiologiques généraux et notamment les caractères écologiques. En s'inspirant d'idées similaires, le généticien peut définir l'espèce comme étant une collection d'individus ayant en commun des facteurs héréditaires, c'est-à-dire des gènes. De cette manière, on peut tenter d'établir une hiérarchie d'ordre génétique dans les principales unités de la systématique. Examinons ce que peut être cette hiérarchie, en commençant par les unités inférieures.

Jordanon, lignée pure, variété, clone. Le Jordanon, dernier échelon de la systématique correspond à une plante qui, par auto-fécondation, fournit une descendance parfaitement uniforme. Le jordanon est donc une lignée pure, c'est à dire un homozygote que l'on rencontre à l'état isolé dans la nature. Le caractère homozygote du jordanon se maintient indéfiniment parce qu'il est séparé des formes voisines par une barrière de stérilité.

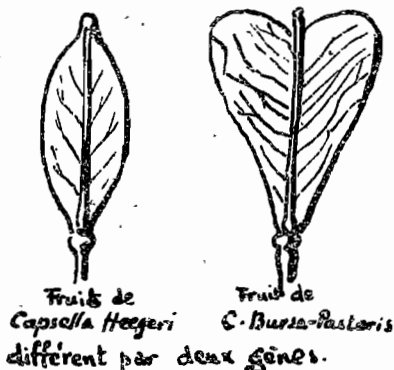
Dans le cas du Draba verna, du Taraxacum officinale, etc ... les lignées pures se distinguent par des caractères morphologiques et l'on peut les isoler facilement. Dans le cas du haricot, que nous avons étudié au début de cet enseignement, les lignées pures ne diffèrent par aucun caractère morphologique net, mais par la valeur moyenne de caractères fluctuants tels que la dimension des graines. Il en résulte qu'on ne peut les distinguer directement et que seule, la pratique de cultures pédigrées, permet de les séparer. Dans ce cas, la lignée pure, est donc, selon l'expression de JOHANNSEN, "l'ensemble de tous les individus qui descendent d'un individu isolé absolument homozygote et auto-fécondé".

En pratique, il n'y a pas de différence entre la lignée pure ainsi définie et le Jordanon, puisque tous deux représentent la descendance obtenue par l'auto-fécondation d'un homozygote déterminé. Quant à la variété, c'est un homozygote capable de s'hybrider avec d'autres homozygotes. C'est donc un Jordanon dépouillé de barrière de stérilité. On peut rapprocher les notions de Jordanon et de lignée pure de celle de clone. Le clone est l'ensemble des individus descendus d'un individu unique par voie asexuée. Ces individus sont tous identiques, et semblent représenter une lignée pure. Mais, en réalité, le clone n'est pas forcément une lignée pure, car, malgré sa constance, il peut fort bien être

de nature hétérozygote puisqu'aucune division réductionnelle ne risque de modifier la répartition des gènes qu'il possède.

On peut être tenté de penser que les faibles différences morphologiques que l'on observe entre les divers jordanons d'une même espèce linnéenne correspondent à de faibles différences dans le stock de gènes. En réalité, il n'en est pas toujours ainsi. En effet, lorsque la comparaison génétique entre deux formes voisines d'un même linnéen est possible, on constate parfois qu'elles diffèrent par de nombreux gènes ou même par le nombre de leurs chromosomes.

C'est ainsi que dans les jordanons de Draba, le Draba confertifolia a 30 chromosomes tandis que le Draba cochlearioides n'en a que 14.



Réciproquement, il arrive que deux formes morphologiquement très dissemblables puissent avoir des patrimoines héréditaires peu différents. C'est ainsi que Capsella Heegeri, qui a été élevée au rang d'espèce linnéenne en raison de ses caractères morphologiques bien différents de ceux de Capsella bursa-pastoris doit être considérée comme un jordanon-variété de cette dernière espèce, et elle n'en diffère que par deux gènes. Il en est de même des Chélidonines : Chelidonium majus et Chelidonium laciniatum qui, bien que très dissemblables ne diffèrent que par un seul gène.

Il n'y a donc pas de parallélisme rigoureux entre les dissemblances morphologiques et les différences que l'on décelé dans le stock de gènes. En effet, dans certains cas, des différences importantes dans le stock de gènes se traduisent par de faibles différences morphologiques. D'autres fois, au contraire, de

faibles différences des stocks de gènes s'expriment par des dissemblances morphologiques considérables. Ceci nous montre déjà que la génétique ne peut résoudre complètement le problème de l'espèce. Nous allons essayer cependant d'examiner la signification génétique des unités essentielles de la systématique.



Ch. laciniatum Mill.
diffèrent par un gène.

Le linnéen

Comment le généticien va-t-il se représenter l'unité fondamentale de la systématique, c'est-à-dire le linnéen ?

Nous savons que, dans des cas assez rares, le linnéen n'est composé que d'un seul jordanon et que c'est alors un simple homozygote.

D'autres fois, l'espèce linnéenne est une population de jordanons. Dans ce cas c'est donc une collection d'homozygotes incapables d'échanger des gènes entre eux. D'autres fois enfin, les diverses formes constituant le linnéon sont capables de se croiser. L'espèce linnéenne comprend alors un certain nombre d'homo-

⊙ jordanon.

Linneon de jordanons



zygotes ainsi que des hétérozygotes qui en dérivent par hybridation. En nous plaçant au point de vue génétique, nous pouvons dire que l'espèce linnéenne est caractérisée par un ensemble de gènes dont le nombre peut être très élevé, mais cependant limité. Ces gènes peuvent se mélanger, de diverses façons au hasard des croisements, ou au contraire, conserver une répartition constante, lorsque les différentes formes constituant le linnéon sont séparées les unes des autres par des barrières de stérilité.

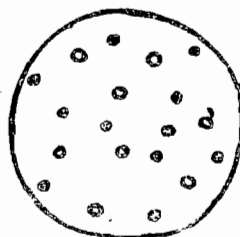
- La sous-espèce

On peut également définir la sous-espèce en s'appuyant sur la génétique. Pour cela, il faut envisager la manière dont

les sous-espèces peuvent s'établir.

Supposons une espèce s'étendant à tout un continent, par exemple à toute l'Europe et imaginons qu'à la suite de modifications climatiques ou d'accidents géologiques, la population primitive se trouve disloquée en plusieurs groupements très éloignés les uns des autres.

Ces groupements ne posséderont pas des stocks de gènes identiques, si bien qu'ils présenteront à l'origine des aspects un peu distincts. Ces dissemblances s'accroîtront d'ailleurs pour d'autres raisons; en effet les conditions écologiques n'étant pas les mêmes dans tous les îlots, chaque population se modifiera d'une manière différente par suite d'une disparition de certains types primitifs.



Linneon de variétés

- ⊙ homozygotes (variétés)
- ⊙ hétérozygotes provenant du croisement des variétés

Dans la région 1, par exemple, les conditions seront particulièrement défavorables aux variétés A et B et seule, la variété C subsistera. Dans la région 2, ce sera au contraire la variété A qui dominera; dans la région 3, on observera surtout la variété B, etc ...

Enfin, des mutations se produiront dans chaque groupe et, comme elles pourront différer d'une région à l'autre, leur résultat sera d'accroître encore les différences provoquées par les autres facteurs. De cette manière, chaque population isolée prendra un caractère propre et constituera ce que l'on appelle une sous-espèce géographique.

En se plaçant au point de vue génétique, on doit donc considérer que la sous-espèce géographique dérive du linnéen par un appauvrissement en gènes.

Elle s'oppose à cet égard au Syngameon car celui-ci résulte au contraire de la mise en commun des gènes de plusieurs linnéens et correspond donc à un enrichissement en gènes.

En résumé, la génétique permet d'analyser avec précision le problème de l'espèce; mais elle n'en donne cependant aucune solution générale, car, ainsi que nous l'avons dit, il n'existe pas de rapports directs entre l'amplitude des variations d'un stock de gènes et l'importance des différences morphologiques qui en résultent, différences qui, comme au temps de LINNÉ, demeurent à la base de la notion d'espèce



Dislocation de l'aire géographique d'une espèce en îlots séparés.

-----●●●●-----

1°EVOLUTION

I°) GENERALITES : L'histoire du règne végétal

Le problème de l'évolution domina la Biologie pendant tout le siècle dernier. Il est tellement vaste qu'il dépassa le cadre de la Science pour atteindre celui de la philosophie. Pour cette raison il a préoccupé,

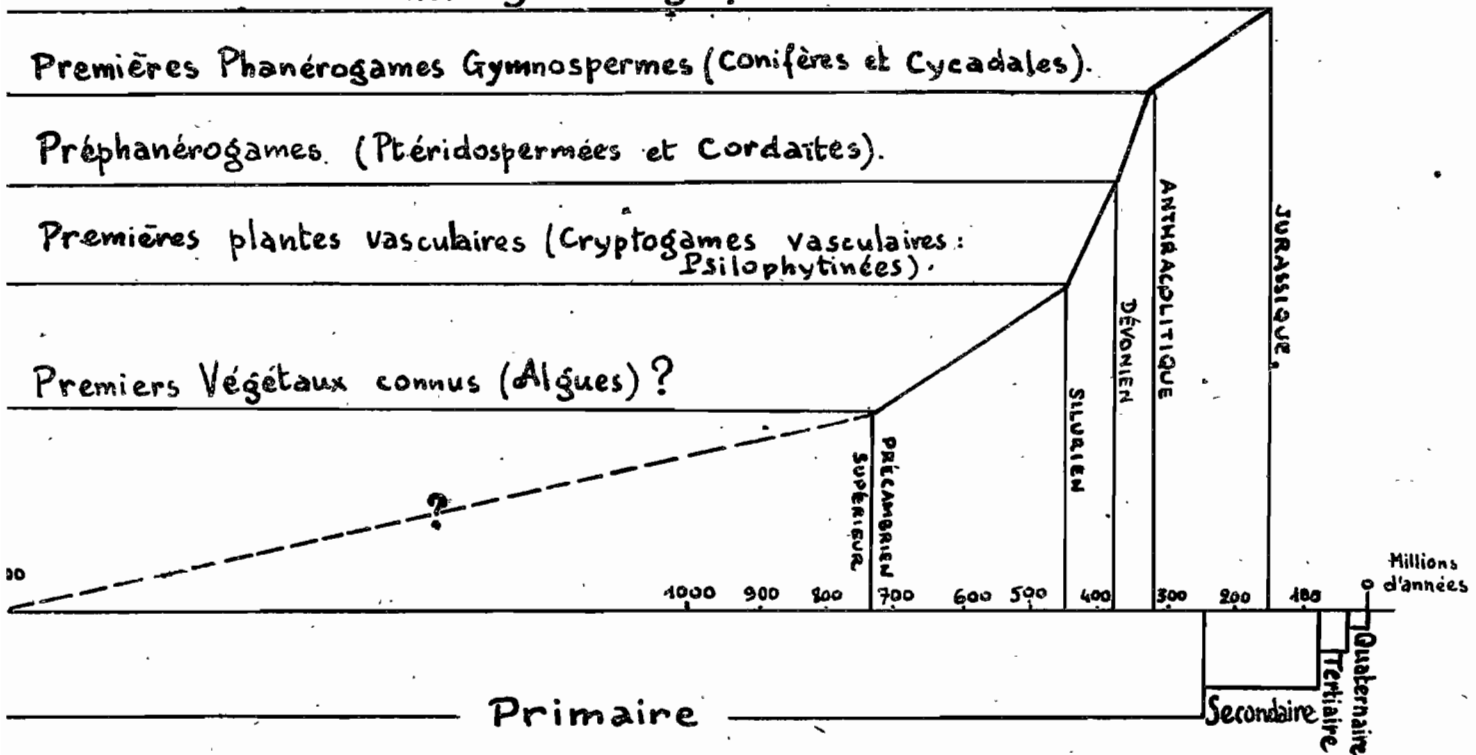
Premières Phanérogames Angiospermes.

Premières Phanérogames Gymnospermes (Conifères et Cycadales).

Préphanérogames (Ptéridospermées et Cordaites).

Premières plantes vasculaires (Cryptogames vasculaires : Psilophytinées).

Premiers Végétaux connus (Algues) ?



L'APPARITION DES PRINCIPAUX TYPES DU REGNE VÉGÉTAL

non seulement les Naturalistes, mais des hommes cultivés appartenant aux milieux les plus divers.

Nos conceptions de l'évolution s'appuient sur l'histoire du monde vivant. Il semble donc nécessaire qu'avant d'aborder ce problème, nous examinions les faits essentiels de la paléontologie végétale. Mais, étant donné que celle-ci n'a que des rapports indirects avec la Génétique, nous nous bornerons à évoquer très brièvement ses caractéristiques.

Si l'on jette un coup d'œil d'ensemble sur les flores qui se sont succédées

au cours des périodes géologiques) on constate (voir le tableau de la page précédente) que les premiers types qui se manifestèrent correspondaient à ce que nous avons coutume de considérer comme des formes rudimentaires et qu'ensuite, il apparut des types de plus en plus perfectionnés.

En effet, si l'on énumère les groupes dans l'ordre de leur apparition chronologique, on retrouve les échelons successifs de la systématique: Algues, Cryptogames vasculaires, Préphanérogames, Gymnospermes, Angiospermes qui, comme nous le savons, correspondent à des formes de plus en plus complexes.

Ce caractère de complexité progressive du règne végétal est fondamental. Nous en reparlerons d'ailleurs bientôt.

Mais, cependant, malgré la progressivité que l'on décèle dans la succession des types fondamentaux, l'histoire du règne végétal n'est pas continue; car l'apparition de chaque forme nouvelle s'est faite brusquement, sans qu'on ait jamais constaté l'existence de types intermédiaires. Par exemple, entre les Algues, qui vivaient au Cambrien et les premières plantes vasculaires qui apparurent au Silurien, on ne trouve aucune des formes de passage que l'on pourrait imaginer avoir existé. De même, aucun organe de transition n'annonce l'evule des Préphanérogames.

Enfin, on ne connaît aucun fossile qui puisse être considéré comme un intermédiaire entre les Gymnospermes ou les Préphanérogames et les Angiospermes, si bien qu'on est obligé de reconnaître que le groupe le plus perfectionné du règne végétal est apparu brusquement. Ainsi, la continuité qui semble se dégager à première vue l'histoire des végétaux s'estompe si l'on s'arrête à ses détails.

Mais cette histoire n'est pas seulement caractérisée par l'apparition de types nouveaux, car elle présente aussi des régressions plus ou moins complètes de certaines formes. En passant d'une période à la suivante, on constate en effet, dans certains cas, l'extinction complète de groupes importants. C'est ainsi que les Bennettiales, qui dominèrent la période Jurassique, disparurent totalement à la fin de l'ère secondaire. D'autres fois, cette extinction respecta des types résiduels qui se conservèrent au cours des âges; tel est le cas des Ginkgoales qui, après avoir connu un développement important pendant le Jurassique, déclinerent à la fin de l'ère primaire, mais se perpétuèrent jusqu'à nous par une forme unique, le Ginkgo biloba, qui, d'ailleurs ne correspond exactement à aucune Ginkgoale fossile.

D'autres groupes enfin subsistèrent vraiment; mais, en passant d'une période à une autre les types qui les composaient disparurent pour faire place à de nouvelles formes qui leur ressemblaient plus ou moins.

Si l'on considère par exemple le groupe des Feuilles; leptosperangiées, qui n'a cessé de prospérer depuis la période anthracolithique, on constate que chaque forme ne dura pas plus de deux à trois périodes et qu'elle fut remplacée par d'autres qui disparurent à leur tour pour faire place à de nouvelles et ainsi de suite.

I) A l'intention des lecteurs peu familiarisés avec la Paléobotanique, nous avons exposé, en appendice, les grandes lignes de l'histoire du règne végétal.

Tels sont les caractères essentiels de l'histoire du règne végétal; il nous faut à présent rechercher quelle est leur signification.

II°) l'hypothèse de l'Evolution

Pour expliquer la succession des flores et des faunes diverses à la surface du globe, on a proposé deux interprétations distinctes. Ce sont:

- l'hypothèse fixiste et
- l'hypothèse évolutionniste

Nous allons les examiner successivement.

A) le Fixisme

Certains naturalistes, au premier rang desquels il faut placer CUVIER, ont admis que les caractères des espèces sont immuables. Pour concilier cette notion avec les faits paléontologiques qui établissent que les faunes et les flores d'une même région se sont modifiées au cours des époques géologiques, CUVIER imagina que des cataclysmes successifs détruisirent les organismes d'un territoire donné, et qu'à la suite de chacun d'eux une migration lointaine amena dans la contrée ainsi dépeuplée des organismes provenant d'autres régions. Cette conception n'avait pas de portée générale. D'ORBIGNY, un disciple de CUVIER, précisa cette théorie en imaginant que chaque cataclysme fit disparaître tous les êtres vivants présents sur la terre et qu'ensuite celle-ci fut repeuplée par de nouveaux organismes créés de toutes pièces.

Cette théorie est qualifiée de "fixiste" car elle suppose l'invariabilité des organismes; pour affirmer l'existence de créations, elle s'appuie sur les discontinuités qui séparent les flores et les faunes de deux époques géologiques successives; elle fait aussi état de la soudaineté d'apparition des formes nouvelles, soudaineté qui, à première vue, s'accorde mal avec des transformations possibles des organismes.

Toutefois, l'hypothèse fixiste paraît fragile car, en divisant l'histoire biologique de la terre en chapitres absolument indépendants, séparés par des périodes de néant, elle ne tient aucun compte de l'unité de cette histoire, unité dont la paléontologie apporte cependant la preuve formelle.

En outre, l'hypothèse fixiste n'explique pas pourquoi les types qui se sont succédés sur la terre présentèrent une complexité croissante, et constituèrent en quelque sorte les termes successifs d'une série de perfectionnement sans cesse.

Il est donc difficile d'admettre que les différents organismes qui se sont succédés sur terre aient résulté de créations successives; l'histoire des êtres vivants présente plutôt le caractère d'une évolution.

Le développement de cette idée a conduit à la doctrine transformiste que nous allons examiner à présent.

B) Le Transformisme

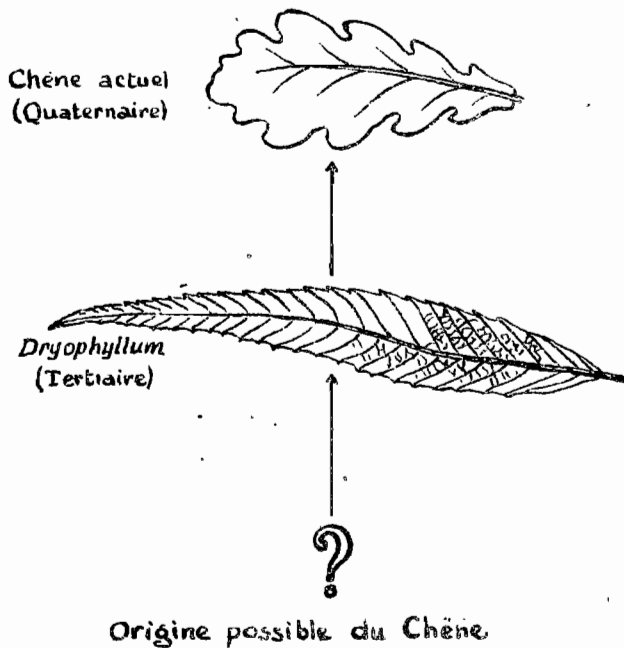
I°) Lignes essentielles

Le Transformisme a des origines lointaines. Il y a plus de deux mille ans, les philosophes grecs admettaient déjà que les organismes devaient être capables de se modifier profondément et de fournir ainsi des types nouveaux

sans qu'il fut besoin d'imaginer une série de créations. Mais c'est avec BUFFON et surtout à la suite des études de LAMARK et de DARWIN que la doctrine évolutionniste se précisa; sa simplicité et son originalité entraînèrent rapidement la conviction des milieux scientifiques. Voici comment on peut la résumer:

Depuis l'origine de la vie, il n'y a eu aucune création nouvelle, mais de simples modifications des êtres vivants. C'est ainsi que les organismes qui vécurent à une époque donnée, par exemple au primaire, se transformèrent pour donner ceux qui peuplèrent le globe pendant l'ère secondaire. Puis ceux-ci, par suite de nouvelles modifications, donnèrent naissance aux formes tertiaires et ainsi de suite. Certains types, après avoir évolué pendant quelques temps, disparurent sans laisser de descendance, tandis que d'autres subsistèrent jusqu'à présent, mais après avoir subi des changements qui, dans la plupart des cas, les ont rendus méconnaissables. Ainsi, notre chêne actuel, dont chacun connaît les feuilles festonnées, dérive sans doute du *Dryophyllum* de l'Éocène, qui lui, avait des

feuilles entières. Ce proche ancêtre était lui-même issu d'une plante du secondaire que nous ne pouvons préciser, faute de données. En remontant ainsi jusqu'à l'origine, il faut admettre qu'il existait pendant le Cambrien une plante rudimentaire, peut-être une Algue qui, après avoir subi des modifications étalées sur une période de 700 millions d'années, est devenue le chêne actuel.



En se reportant enfin aux premiers âges de la terre, on doit imaginer que tous les êtres vivants dérivent d'une souche commune, dont l'apparition resulta d'une création, la seule qui soit intervenue dans toute l'histoire du monde vivant.

Voici donc définie sous sa forme primitive et quelque peu simplifiée, l'hypothèse évolutionniste.

Il faut maintenant examiner dans quelle mesure les

faits paléontologiques viennent la confirmer.

2°) Critique de l'hypothèse évolutionniste

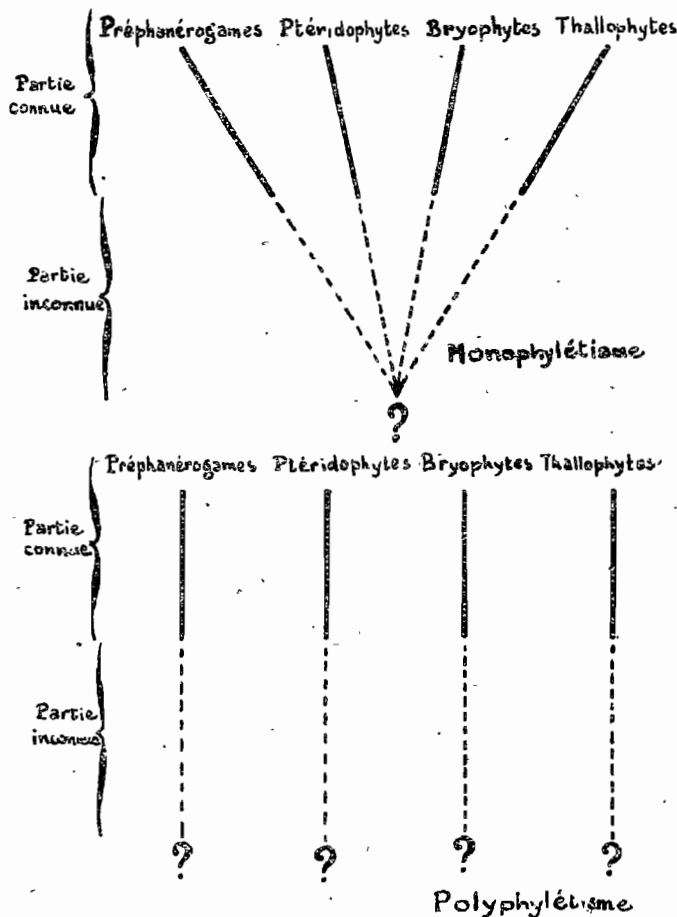
La notion d'évolution, telle que nous venons de la définir n'est pas à l'abri de toute critique.

Signalons, par exemple, qu'il est impossible de savoir si vraiment tous les êtres vivants dérivent d'une souche commune: en effet, il est impossible de remonter jusqu'aux premiers âges de la vie, car les fossiles les plus anciens ont été détruits par suite d'actions diverses (chaleur, pressions, vapeurs, etc ...)

La période la plus lointaine dont nous connaissons de nombreux fossiles est le Dévonien; or, à cette époque, il existait déjà des Thallophytes, des Pteridophytes, des Préphanérogames (qui ne différaient des Phanérogames que par l'absence de graines) et, vraisemblablement aussi des Bryophytes.

Depuis lors, aucun embranchement nouveau n'est apparu, à l'exception des Phanérogames; les groupes primitifs se sont simplement diversifiés, par production de nouvelles espèces qui, après s'être développées puissamment, disparurent, non sans avoir elles-mêmes, produit des formes nouvelles.

Puisque les fossiles les plus anciens sont le témoignage d'une évolution déjà très avancée, il n'est pas possible de connaître complètement l'arbre généalogique du monde vivant; seuls, ses plus jeunes rameaux nous sont accessibles. En particulier, on n'a pas découvert d'ancêtre commun aux 4 embranchements et l'on se demande si cet ancêtre a vraiment existé, ou si les 4 embranchements ne seraient pas des phyllums indépendants dérivant d'ancêtres distincts et ayant évolué parallèlement.



Les deux conceptions possibles de l'origine des grands groupes

Cette difficulté que l'on éprouve lorsqu'on tente de préciser l'origine des embranchements se retrouve d'ailleurs lorsqu'on considère les subdivisions de ces grands groupes.

Notamment, la plus grande incertitude règne à propos de l'origine des Angiospermes, car l'apparition de ce groupe représente une discontinuité. Il s'est en effet manifesté brusquement, au Jurassique, sans qu'aucune forme de transition annonçât son avènement. Certains auteurs estiment que les Angiospermes dérivent des Bennettiales; d'autres les font descendre des Caytoniales. D'autres, enfin, pensent qu'elles sont issues des Crétales, groupe de Gymnospermes supérieures, dont nous n'avons pas parlé et qui présentent, comme les Bennettiales et les Caytoniales, une certaine tendance à l'Angiospermie. Mais il s'agit là de simples hypothèses dont la valeur est douteuse. Des incertitudes analogues se font jour chaque fois que l'on

veut préciser l'origine d'un groupe quelconque ; car son apparition se fait toujours brusquement. Aussi certains paléontologistes ont ils attaqué la notion d'évolution et demeurent-ils fidèles à l'hypothèse fixiste.

On a également invoqué, pour rejeter l'hypothèse évolutionniste, l'existence de discontinuités dans la succession des organismes; mais, en réalité, ces discontinuités peuvent être expliquées dans le cadre de l'hypothèse évolutionniste; voici comment: on sait que les renouvellements des faunes et des flores ont coïncidé avec des bouleversements géologiques, notamment avec les grands plissements. On peut imaginer que ces périodes troublées furent favorables à une évolution rapide des organismes, si bien que les formes de transition qui apparurent précisément pendant ces périodes furent peu nombreuses et fugitives, et c'est pourquoi on ne les retrouve pas dans les sédiments. Les discontinuités que l'on observe dans la succession des organismes ne seraient donc qu'apparentes et leur mise en évidence ne contredirait pas la notion d'évolution.

Toutefois, l'hypothèse évolutionniste n'a pas suscité que des critiques. Nous allons en effet montrer à présent que divers faits, dont certains ont une grande valeur, renforcent la notion d'évolution d'une manière éclatante.

3°) Preuves diverses de l'évolution

Des faits très nombreux plaident en faveur de l'hypothèse évolutionniste. Signalons, par exemple, que la complication progressive des êtres vivants, dont nous avons parlé précédemment, ne peut être expliquée qu'en admettant l'évolution. De même, le renouvellement des types à l'intérieur d'un groupe donné présente les caractères d'une évolution.

a) l'orthogénèse

D'autres faits paléontologiques contribuent à affermir la doctrine évolutionniste. Les plus connus sont relatifs à l'orthogénèse.

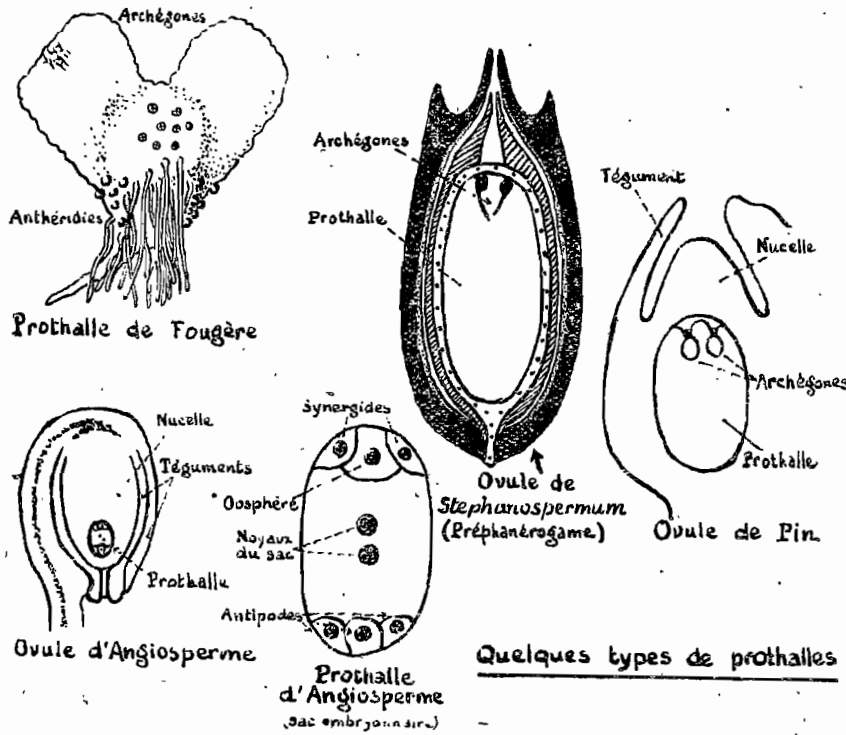
Cette notion signifie que dans un groupe donné, les organismes qui se sont succédés au cours des périodes géologiques se sont modifiés dans une direction unique, de manière à réaliser un type d'organisation de plus en plus spécialisée dans un sens défini. En d'autres termes, les variations successives se sont faites dans le même sens et en s'additionnant.

Pour illustrer cette notion, on cite en général les exemples classiques de l'évolution du membre antérieur des Equidés et du crâne des Tithanothères. Mais le règne végétal offre des types non moins remarquables de développements orthogénétiques dont l'amplitude dépasse le cadre des groupes restreints auxquels on a coutume de limiter le principe d'orthogénèse.

Examinons, par exemple, les modifications subies par le prothalle, depuis les Cryptogames vasculaires jusqu'aux Angiospermes. Nous allons constater qu'elles se sont réalisées dans une direction invariable.

Chez les Fougères, le prothalle est une lame foliacée qui peut se développer isolément et possède des dimensions appréciables. Ce prothalle porte de nombreux archégones et anthéridies.

Si l'on considère à présent le cas des Préphanérogames, par exemple parmi les Pterid spermées, on constate qu'il existe deux types de prothalles ; l'un le prothalle mâle est très réduit, le second, le prothalle femelle, ne se développe pas isolément mais demeure à l'intérieur d'un ovule ; il est moins volumineux que celui d'une



Fougère et possède moins d'archégonas. Chez les Gymnospermes, on constate une accentuation des tendances manifestées par les Préphanérogames. Le prothalle femelle continue à accomplir tout son développement à l'intérieur de l'ovule, mais il est plus petit que dans le cas des Préphanérogames et ne possède que 1 à 3 archégonas.

Enfin, chez les Phanérogames le prothalle femelle est devenu un organe minuscule composé d'un nombre de cellules très réduit, dans des cas nombreux, est égal à 7. Ce prothalle possède un

unique oosphère, accompagné de deux cellules morphologiquement analogues que l'on appelle des synergides, et que certains auteurs considèrent comme un rudiment d'archégonas.

Ainsi, au cours des âges, le prothalle a subi une série de transformations orthogénétiques dont les caractères essentiels sont une réduction de taille, une diminution du nombre des archégonas et enfin la disparition de la vie autonome.

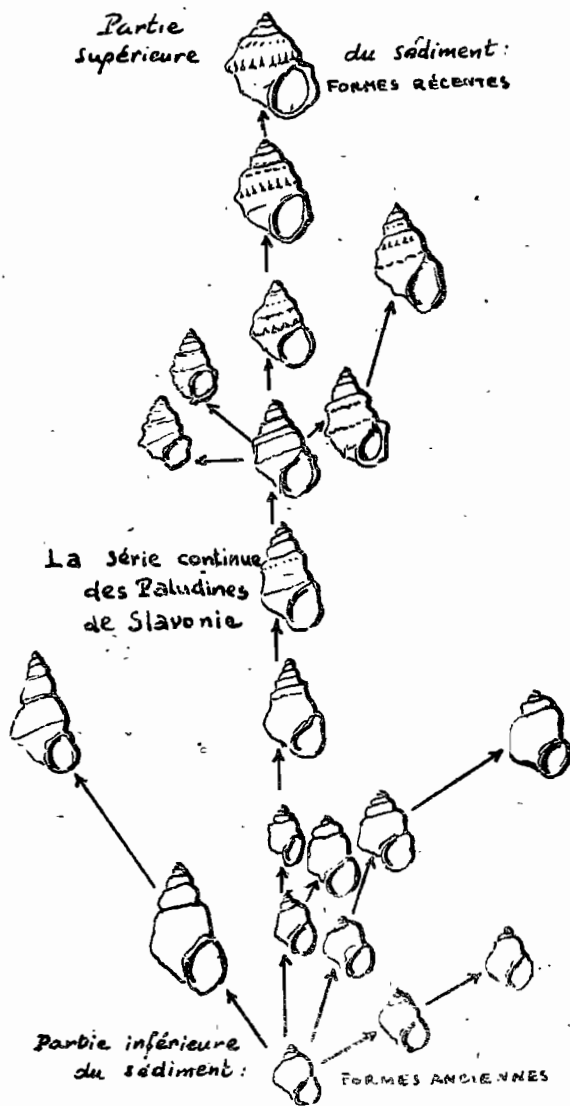
Le règne végétal présente d'autres exemples très nombreux d'orthogénèse; l'étude de l'évolution de la fleur ou de celle du fruit permettent notamment de mettre en évidence de remarquables phénomènes d'orthogénèse. L'existence de semblables processus renforce évidemment la notion d'évolution.

Mais, comme nous le verrons bientôt, ils ont un caractère assez mystérieux, car aucune explication pleinement satisfaisante n'a pu en être donnée.

b) Les séries continues

La paléontologie a fourni encore bien d'autres preuves de l'évolution. L'une des plus convaincantes résulte de la découverte de séries continues, dont les seuls exemples actuellement connus appartiennent au règne animal. Nous citerons le cas classique des Paludines de Slavonie.

A la fin de l'ère tertiaire, c'est-à-dire durant le Pliocène, ces Gastéropodes



pullulaient dans les lacs qui recouvraient à cette époque la plaine de Hongrie, et leurs coquilles se sont conservées dans les sédiments déposés au fond de ces lacs. En creusant le sol, on peut retrouver des coquillages variés, appartenant à différents étages; on constate ainsi que les fossiles les plus profonds, c'est-à-dire les plus anciens appartiennent à un seul type et sont caractérisés par des coquilles lisses. A mesure qu'on s'élève dans les couches sédimentaires, on trouve des formes de plus en plus récentes qui dérivent évidemment des précédentes et dont les coquilles sont pourvues d'ornements de plus en plus compliqués. On constate enfin que les couches superficielles renferment chacune des coquillages de plusieurs types; on peut donc affirmer que l'espèce primitive s'est à la fois modifiée et scindée en plusieurs espèces nouvelles.

L'observation d'une semblable série continue fournit évidemment un argument très fort en faveur de l'hypothèse évolution-

niste. Mais il faut reconnaître que l'évolution constatée de cette manière ne dépasse pas le cadre de l'espèce, si bien qu'il n'est pas permis d'affirmer sans réserve, que le passage d'un groupe à l'autre ait pu se faire par un processus analogue à celui constaté dans le cas des Paludines-

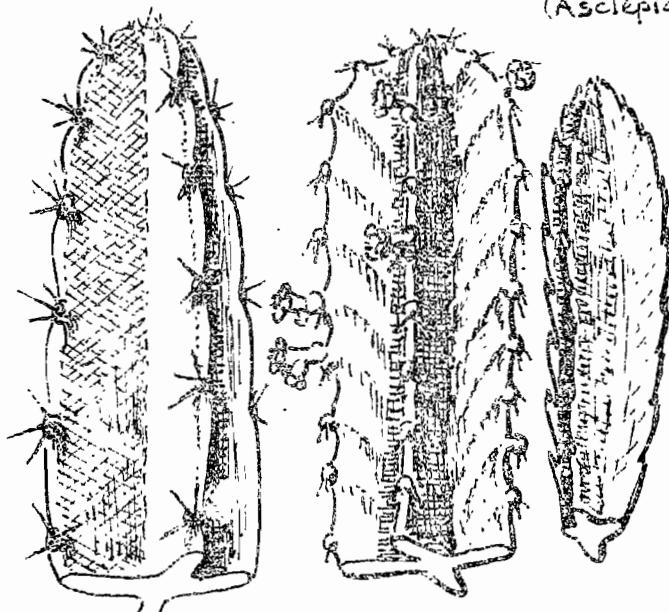
L'observation des organismes actuels apporte encore d'autres preuves de l'évolution. C'est ainsi que des recherches embryologiques et anatomiques ont révélé des structures qui n'ont pu être expliquées qu'en faisant appel à la notion d'évolution. De même, certaines particularités de la répartition géographique des organismes ne sont compréhensibles que si l'on s'inspire de considérations évolutionnistes.

c) L'adaptation

Tige de
Cereus baxziensis
(Cactée)

Tige de
Euphorbia canariensis
(Euphorbiacée)

Tige de
*Stapelia
gigantea*
(Asclépiadée)



Phénomènes d'adaptation dans les plantes
désertiques

Signalons enfin que les phénomènes d'adaptation ne sont clairement concevables que si l'en admet l'hypothèse de l'évolution.

Etant donné l'importance de la notion d'adaptation, nous allons en examiner quelques exemples puis nous verrons comment il est possible de les interpréter dans le cadre de la doctrine évolutionniste.

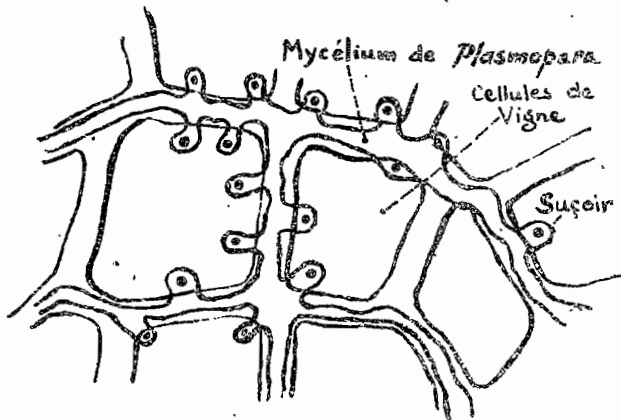
Si l'en observe les plantes des régions désertiques, on constate que certaines d'entre elles, bien qu'appartenant à des groupes très éloignés, présentent de profondes ressemblances morphologiques et un comportement identique à l'égard de la transpiration. C'est ainsi qu'une Cactée,

telle que le *Cereus baxziensis*, une Euphorbiacée telle que l'*Euphorbia canariensis* et enfin le *Stapelia gigantea*, qui appartient à la famille des Asclépiadées possèdent toutes trois une tige massive et charnue portant des feuilles réduites à l'état de piquants, ce qui entraîne une restriction de la transpiration.

La vie dans les régions chaudes et sèches est rendue possible par cette disposition particulière qui représente une adaptation de l'organisme au milieu extérieur.

Un autre exemple d'adaptation est celui offert par les parasites. On désigne ainsi des organismes qui, normalement, ne vivent pas en liberté, mais en association avec d'autres organismes qui leur fournissent plus ou moins complètement leur nourriture. On constate que les parasites présentent par rapport aux formes libres des groupes auxquels ils appartiennent des différences morphologiques et physiologiques parfois considérables, ayant le caractère d'adaptation et dont l'effet est de faciliter la vie parasitaire. C'est ainsi que le Mildiou possède des suçoirs qui pénètrent dans les cellules de la Vigne et facilitent l'absorption des substances nutritives. Le ténia, qui ne peut accomplir son cycle de développement que dans deux hôtes successifs, l'homme et le porc, possède une fécondité prodigieuse grâce à laquelle les germes provenant de l'homme ont quelque chance d'être ingérés par le porc.

En considérant d'autres exemples, choisis au hasard, nous pourrions montrer de même que toutes sortes de parasites sont adaptés à la vie parasitaire et particulièrement à l'hôte qu'ils adoptent.



Mildiou de la Vigne

Jadis, lorsque la théorie fixiste était en honneur, on expliquait l'adaptation en invoquant la sagesse divine qui, au moment de la création, s'attacha à faire du monde un ensemble harmonieux. De cette manière, on éludait toutes les difficultés que pouvaient suggérer les phénomènes d'adaptation et tout particulièrement, on évitait de se pencher sur le troublant problème des adaptations parasitaires. A présent, cette conception est

abandonnée. On estime que les adaptations ne furent pas réalisées à l'origine, mais qu'elles ont résulté de modifications des organismes dont l'effet fut de les mettre en harmonie avec le milieu extérieur.

L'existence de ces modifications adaptatives plaide évidemment en faveur de l'hypothèse de l'évolution.

Cette hypothèse a donc toutes chances d'être exacte; aussi la plupart des naturalistes admettent-ils son exactitude. Seuls, quelques esprits attardés demeurent fidèles à la doctrine fixiste. Mais leurs idées ne rencontrent plus aucun crédit et l'on peut s'étonner de les voir exposées dans certains ouvrages classiques.

Les mécanismes de l'évolution

Après avoir démontré la réalité de l'évolution, il convient que nous essayons d'en saisir les mécanismes. Pour être valable, une théorie de l'évolution doit en expliquer les caractères essentiels; elle doit notamment permettre de comprendre les phénomènes d'orthogénèse et d'adaptation et expliquer aussi pourquoi les types qui se sont succédés furent de plus en plus compliqués. Enfin, elle doit être en accord avec les résultats de la génétique.

En exposant les différentes interprétations que l'on a formulées à propos du problème de l'évolution, nous allons donc examiner dans quelle mesure elles satisfont à ces diverses conditions.

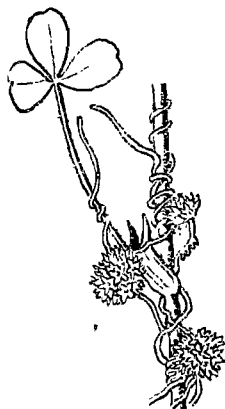
Trois grandes théories furent proposées pour expliquer l'évolution des êtres organisés. Ce sont, par ordre chronologique :

- le Lamarckisme
- le Darwinisme
- le Mutationisme

Nous allons les considérer successivement.

I°) Le Lamarckisme

A) Principes généraux



Cuscuta
(Elevée sur un pied
de Trèfle)

La première théorie de l'évolution fut conçue par Lamarck, au début du XIXème siècle. A la suite d'observations approfondies qu'il effectua dans les collections d'animaux et de plantes conservées au Muséum d'Histoire Naturelle, ce savant fut amené à considérer que les espèces devaient se modifier au cours du temps.

Pour expliquer cette variabilité, il imagina une action du milieu extérieur sur les caractères morphologiques et physiologiques des organismes: selon lui, les êtres vivants réagiraient à tout changement des conditions extérieures par des modifications adaptatives ayant pour effet de permettre

leur survie. Nous allons préciser ce que représentent ces variations, au moyen d'exemples choisis dans le règne végétal.

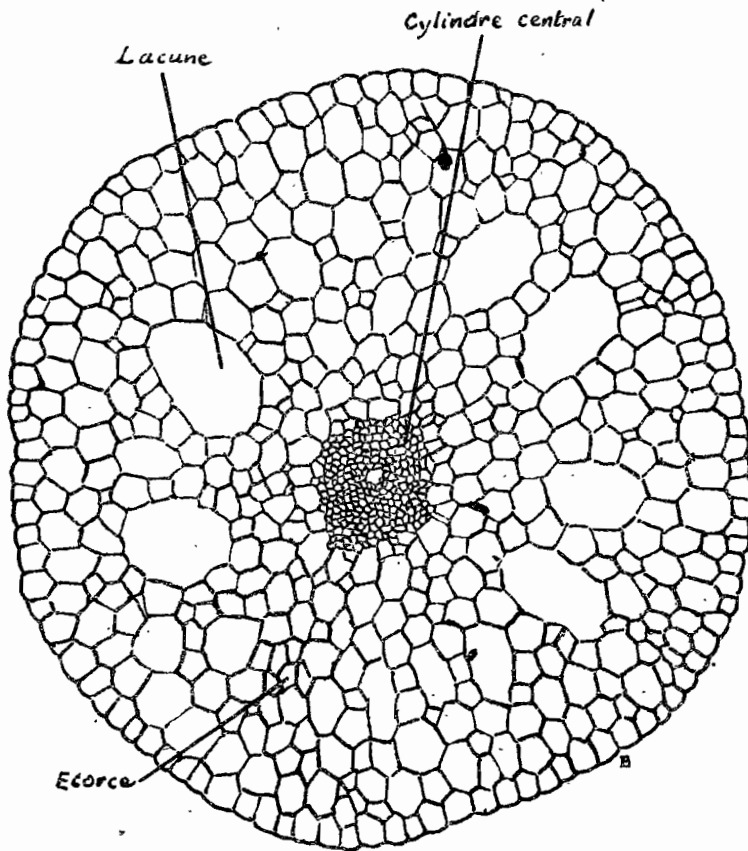
Considérons tout d'abord une Phanérogame parasite, telle que la Cuscuta. Nous savons que sa tige possède des suçoirs qui s'enfoncent dans les tissus des plantes environnantes pour y puiser des matières nutritives. En outre, elle ne possède pas de chlorophylle, ses feuilles sont réduites à l'état d'écailles et enfin son système racinaire est atrophié. D'après les idées de LAMARK, on peut imaginer que ces caractères résultent de modifications produites par la vie parasitaire. Il est permis de penser que, grâce à ses suçoirs, la plante parasite prélève sur l'hôte une partie plus ou moins importante de l'eau et des sels minéraux nécessaires à sa nutrition, si bien que son système racinaire fonctionne faiblement et tend à s'atrophier. Les suçoirs ne se bornant pas à utiliser la sève brute de l'hôte, mais puisant divers composés biochimiques dans ses tubes criblés, notamment des glucides, il en résulte que le parasite tend à manifester une photosynthèse ralentie; ses chloroplastes fonctionnent faiblement, ils tendent à disparaître, et les feuilles elles-mêmes entrent en régression.

Il est possible de schématiser tout ceci en disant que les organes qui cessent d'être utiles s'atrophient.

Au contraire, les organes qui fonctionnent intensément comme c'est le cas des suçoirs dans le cas présent, ont tendance à se développer. Ainsi s'expliqueraient les caractères si curieux de la Cuscuta.

Ces modifications provoquées par les conditions particulières dans lesquelles se trouve la plante parasite ont le caractère d'une adaptation qui, dans le cas présent, est une adaptation parasitaire.

Nous pouvons citer un autre cas d'adaptation choisi parmi les plantes qui mènent une vie autonome: considérons par exemple, une tige d'Elodea canadensis plante aquatique, très commune dans les rivières de France. L'observation montre qu'elle est dépourvue de vaisseaux, que son épiderme a une cuticule mince



Coupe transversale de tige aquatique
(*Elodea Canadensis* Rich.)

et ne possède pas de stomates. L'étude de sa photo-synthèse montrerait d'autre part que celle-ci est plus intense que dans le cas de végétaux aériens.

Voici comment on peut expliquer ces caractères, en s'inspirant des principes lamarkiens: la plante étant entièrement submergée, sa sève brute ne circule pas, ses vaisseaux cessent d'être fonctionnels, et, pour cette raison, ils ont tendance à disparaître. Etant donné d'autre part que la plante ne transpire pas, ses stomates vont entrer en régression. La cuticule étant de même inutile, va disparaître. Par contre, la plante submergée va augmenter sa photo-synthèse, ce qui lui permettra d'assimiler convenablement le gaz carbonique, malgré l'atténuation de lumière qui résulte de l'immersion.

Ainsi, on pourrait imaginer que les caractères d'une plante a-

quatique résultent d'une adaptation au milieu, adaptation caractérisée par l'accroissement des organes ou des fonctions utiles et par la régression des organes ou des fonctions inutiles.

Ces quelques exemples nous montrent comment LAMARK explique les variations des individus par l'influence du milieu. Mais pour que ces modifications aient une valeur évolutive, il faut qu'elles soient héréditaires et LAMARK complète donc sa théorie en admettant "l'hérédité des caractères acquis" par l'influence du milieu.

B) Critique

Tels sont donc les points essentiels de la théorie de LAMARK. Malheureusement, cette conception est bien imparfaite, car les deux points fondamentaux sur lesquels elle s'appuie ne résistent pas à un examen approfondi. Nous allons

en effet le constater en considérant leur valeur.

1) Valeur adaptative des modifications provoquées par le milieu.

Envisageons tout d'abord la question des variations adaptatives.

Jusqu'ici nous avons constaté que les plantes sont adaptées au milieu dans lequel elles vivent; mais nous n'avons pas démontré que cette adaptation résulte vraiment de modifications provoquées par le milieu. Pour apporter cette démonstration de la première partie de la théorie de LAMARK, il ne suffit pas de faire des observations, mais il convient d'effectuer des expériences susceptibles de mettre en évidence des variations adaptatives.

Or, des expériences de ce genre ont été réalisées à plusieurs reprises. Signalons-en quelques-unes.

Si l'on cultive par exemple un Ajone dans une atmosphère humide, il va produire des feuilles rubanées, tandis que si on le maintient dans un milieu très sec il ne produira que des feuilles rudimentaires réduites à l'état d'aiguillons. Cette disposition



représente évidemment une adaptation au milieu, car, en empêchant la plante de manifester une transpiration abondante, elle lui permet de subsister en milieu sec.

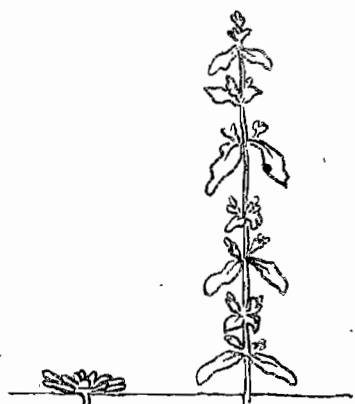
Les expériences de Gaston BONNIER dans lesquelles ce savant cultivait des Topinambours en montagne, peuvent également être considérées comme apportant un exemple de variations adaptatives; on doit en effet reconnaître que les plantes trapues obtenues en montagne, sont mieux capables de résister aux intempéries que les types élancés que l'on observe en plaine.

Mais, dans d'autres cas, le caractère adaptatif des variations provoquées par le milieu extérieur est plus douteux.

Si l'on examine par exemple une feuille de Hêtre récoltée dans un endroit peu éclairé, on constate qu'elle est mince et possède seulement 4 couches de cellules chlorophylliennes, tandis qu'on en observe au moins 7 si la feuille a été prélevée dans un endroit exposé en pleine lumière. La lumière modifie donc la structure de la feuille, mais cette modification ne présente pas de caractère adaptatif évident.

Nous pouvons citer un autre cas de variation non adaptative. Si l'on cultive

un pied de *Mnium undulatum* dans l'eau, on constate que cette mousse produit des tiges d'une longueur démesurée et des feuilles réduites à l'état de languettes, alors que, dans l'air, la tige est assez courte et possède des feuilles rubanées. Dans ce cas encore, il n'est pas possible de parler d'adaptation, car on ne voit pas en quoi l'allongement de la tige et la

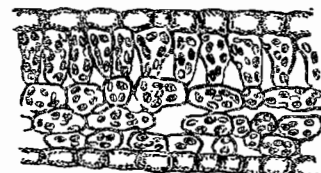


Montagne Plaine

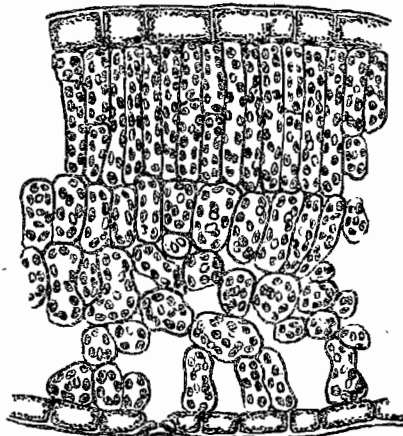
Influence du milieu sur le développement du *Topinambour*

réduction des feuilles peuvent représenter une adaptation au milieu aquatique.

Ainsi, la notion de modification adaptative provoquée par le changement de milieu manque de généralité. Il faut donc se garder de suivre Lamarck dans ses interprétations finalistes des variations adaptatives et conve-

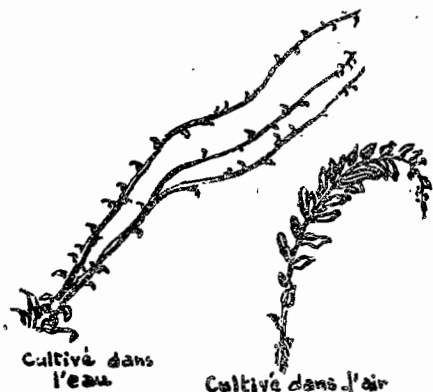


Feuille développée à l'ombre



Feuille développée à la lumière

Influence de l'éclaircissement sur la structure de la feuille de Hêtre



Mnium undulatum

nir plutôt que c'est par hasard que certaines réactions des organismes vis-à-vis du milieu extérieur, ont le caractère d'adaptations.

2) L'hérédité des caractères acquis

Le second point de la doctrine lamarckienne, c'est-à-dire l'hérédité des caractères acquis, suscite également de sérieuses critiques car il n'est pas conforme aux résultats de la génétique moderne.

En effet, comme nous l'avons indiqué au début de ces leçons, les modifications provoquées par le milieu extérieur n'atteignent que l'appareil végétatif des organismes et non leur stock de gènes, si bien qu'elles ne peuvent être héréditaires. D'ailleurs, cette objection fut énoncée bien avant l'avènement de la génétique moderne par WEISMANN. Ce savant affirma en effet que les cellules germinales échappent à toute action extérieure et que, seuls, les éléments destinés à se différencier, c'est-à-dire les éléments somatiques, peuvent être modifiés par les facteurs externes; dans ces conditions, toute hérédité des caractères acquis serait impossible.

Mais ce sont là des critiques purement théoriques qui, pour être retenues doivent être appuyées par des résultats expérimentaux. Aussi, de nombreux chercheurs ont-ils soumis la notion de l'hérédité des caractères acquis au contrôle de l'expérience. Or, les nombreuses recherches poursuivies sur ce sujet ont confirmé les prévisions de WEISMANN et des généticiens, en montrant que les caractères acquis sous l'influence du milieu ne sont pas héréditaires.

Seuls quelques auteurs prétendent avoir obtenu des variations héréditaires sous l'influence du milieu; mais leurs résultats sont très douteux.

Tel est notamment le cas des études de KAMMERER sur des Batraciens. Dans le but d'apporter une confirmation sensationnelle à la doctrine lamarkienne, cet auteur n'hésita pas à réaliser des expériences truquées dont le seul résultat fut de jeter un discrédit sur toute son œuvre. D'autres recherches poursuivies sur les végétaux ne furent guère plus convaincantes; citons par exemple, celles de SCHUBELER sur le blé.

Ce savant avait récolté en Silésie un blé qui fructifiait en 120 jours. Transporté en Suède, où la période de végétation est plus brève, ce blé mûrit ses épis en 70 jours. SCHUBELER poursuivit ses cultures en Suède pendant 5 générations, puis ramenant en Silésie ce blé devenu hâtif, il constata la persistance de sa précocité. On pouvait croire, à première vue, qu'il s'agissait là d'un cas d'hérédité des caractères acquis. Pourtant, il n'en était rien, car le blé dont SCHUBELER s'était servi comportait en réalité plusieurs formes, les unes hâtives, les autres tardives, et la culture en Suède avait eu pour effet de provoquer une simple sélection des types précoces par élimination des formes tardives; il ne s'était donc pas produit une acquisition nouvelle, mais, grâce à la sélection, un caractère déjà existant s'était affirmé.

Citons enfin les études de BORDAGE sur la défoliation des arbres qui, elles aussi, ne furent pas concluantes. On sait que les arbres, qui, dans les régions tempérées, ont un feuillage caduc, acquièrent un feuillage persistant lorsqu'on les transfère dans des régions équatoriales où l'alternance des saisons est très affaiblie.

Dans le but de savoir si cette modification due au milieu était héréditaire, ou non, BORDAGE sema à la Réunion des noyaux de pêche récoltés en Europe. Il remarqua que le feuillage, d'abord caduc, devenait persistant au bout de quelques années, et pensa qu'il s'agissait d'une modification héréditaire. Mais ses expériences étaient incomplètes, car pour que cette opinion fut prouvée, il aurait fallu constater que la persistance du feuillage se maintenait après avoir ramené en Europe les pêcheurs ayant fait l'objet de ces observations.

Toutefois, malgré ces résultats négatifs, on ne doit pas nier définitivement l'hérédité des caractères acquis, sous l'influence de causes extérieures, car certains facteurs physiques et chimiques, notamment les Rayons X, la Colchicine, etc ... provoquent des mutations factérielles ou chromosomiques qui, comme

nous le savons, se traduisent par des modifications morphologiques héréditaires.

Mais nous devons remarquer que les variations héréditaires provoquées par ces facteurs n'ont aucun caractère adaptatif, mais semblent plutôt des anomalies, si bien qu'elles ne peuvent entrer dans le cadre de la théorie de LAMARK.

c) Lamarckisme et Paléontologie

Ainsi la doctrine lamarckienne ne parvient pas à expliquer, d'une manière satisfaisante, la notion d'adaptation. Elle ne satisfait pas davantage aux autres conditions que nous avons énumérées. Par exemple, elle ne rend pas compte de l'orthogénèse, qui, comme nous l'avons indiqué, est un des caractères fondamentaux de l'évolution. En effet, les paléontologistes ont remarqué que le développement orthogénétique de certains phyllums s'est poursuivi dans certains cas indépendamment de toute modification des facteurs externes.

Citons par exemple le cas des Amphibiens Stégocéphales dont le développement orthogénétique s'est poursuivi invariablement bien qu'ils aient d'abord vécu dans l'eau, puis sur terre, puis de nouveau dans l'eau.

Il est enfin presque superflu d'indiquer que la doctrine lamarckienne est impuissante à expliquer la complexité progressive des organismes.

Ainsi la théorie de LAMARK semble bien fragile.

II) Le Darwinisme

A) Principes généraux

L'illustre biologiste anglais DARWIN imagina un mécanisme de l'évolution très différent de celui conçu par LAMARK. Ses idées furent exposées à la suite d'un voyage autour du monde qui lui donna l'occasion de constater l'extrême variabilité des êtres vivants.

Comme le fondateur du transformisme, il pensa que les formes multiples qui peuplent le globe devaient être le fruit d'une évolution. Mais au lieu de s'attacher à saisir les facteurs des variations, DARWIN se contenta de rechercher leurs conséquences. Pour cela, il formula le raisonnement suivant:

Il existe une disproportion entre la fécondité des organismes, qui est énorme, et les possibilités alimentaires de la planète, qui sont minimes. Les germes qui peuvent se développer complètement constituent donc une infime minorité.

D'après DARWIN, la discrimination des individus destinés à subsister résulterait d'une lutte pour la conquête de la nourriture ou de l'espace ("Struggle for life"), lutte dans laquelle les faibles périssent, tandis que les mieux doués subsistent. Il y aurait donc une sélection naturelle qui se solderait par la survivance des plus aptes. ("Survival of the fittest")

En pratique, cette lutte se traduit par un équilibre, puisque l'importance numérique de chaque espèce demeure invariable. Mais, supposons que certains organismes subissent des variations qui augmentent ou diminuent leur aptitude à la lutte. Alors l'équilibre primitif sera détruit et remplacé par un nouvel équilibre. Le passage d'un état d'équilibre à un autre représenterait une phase de l'évolution.

DARWIN a illustré cette conception au moyen d'exemples nombreux choisis principalement dans le règne animal. Nous allons la développer en prenant des exemples parmi les végétaux.

Supposons que nous ensemencions un champ en céréales, par exemple en Blé, puis que nous l'abandonnions à lui-même, pendant plusieurs années. De nombreuses plantes vont se développer à côté du Blé, notamment du Chiendent. Le développement de cette mauvaise herbe étant plus prospère que celui du Blé, ce dernier sera éliminé peu à peu. La lutte pour la vie consacrera donc la victoire du Chiendent. Pour éviter la concurrence victorieuse de ce dernier, nous pouvons l'arracher soigneusement, et ne laisser dans le champ que les plants de Blé. Nous pouvons imaginer que la compétition qui précédemment se manifestait entre deux espèces distinctes va s'établir maintenant au sein de l'espèce. Certains individus, particulièrement vigoureux, vont se développer mieux que d'autres; ils fructifieront davantage et produiront par conséquent un plus grand nombre de graines. Les plantes ainsi favorisées seront de ce fait en plus forte proportion l'année suivante; cette sélection naturelle, basée sur la survivance des plus aptes se poursuivant indéfiniment on assistera à une amélioration progressive de l'espèce.

Si les différentes formes constituant la population primitive sont stables l'amélioration sera évidemment limitée, car elle ne pourra pas aller au-delà des types extrêmes de la population primitive. Mais, supposons avec DARWIN que dans cette collection d'individus, il survienne des variations dont certaines sont nuisibles et diminuent l'aptitude à survivre tandis que d'autres sont indifférentes et d'autres enfin sont utiles et se traduisent par une augmentation de l'aptitude à survivre.

La sélection naturelle agissant sur les individus ayant subi ces variations, éliminera ceux qui ont été l'objet de modifications nuisibles et conservera ceux ayant manifesté des variations utiles. Il en résultera une modification de la population. Cette modification peut être considérée comme représentant une phase de l'évolution. Pour concrétiser cette partie de la théorie de DARWIN reportons-nous à l'exemple du champ de Blé que nous avons examiné précédemment. Supposons que certains individus deviennent sensibles au froid, et que d'autres subissent une variation qui augmente le développement de leur système racinaire. Les gelées hivernales ne tarderont pas à détruire les premiers. Les seconds, au contraire, seront favorisés. Etant donné qu'ils pourront absorber rapidement les sels minéraux contenus dans le sol, ils se développeront puissamment tandis que les représentants des types primitifs périront.

Ainsi la sélection naturelle agissant sur des organismes qui subissent des variations multiples, les fera prospérer ou disparaître selon que ces variations augmenteront ou non l'aptitude à survivre.

Telles sont les grandes lignes de la doctrine darwinienne.

B) Critique du Darwinisme

Après avoir exposé les principes de la doctrine de DARWIN, il convient d'en examiner la valeur.

a) Valeur évolutive de la sélection naturelle

Considérons tout d'abord le rôle de la sélection naturelle. Des expériences rigoureuses ont montré que dans certains cas, l'efficacité de la sélection naturelle n'est pas douteuse. C'est ainsi qu'en cultivant un mélange de plusieurs

lignées pures de Pissenlit on a pu constater que certaines sont éliminées peu à peu et qu'une seule persiste. La concurrence vitale se traduit donc dans ce cas par la prépondérance d'un type.

Mais le plus souvent la sélection naturelle est dépourvue d'efficacité. Ainsi, lorsque plusieurs formes de céréales sont cultivées ensemble, on n'observe, contrairement à ce que nous venons de supposer, aucune modification de la population primitive, mais simplement la conservation d'un type moyen. Pour modifier une population de céréales, il faudrait avoir recours à la sélection artificielle qui, seule, permettrait d'isoler à coup sûr les types présentant tel ou tel caractère intéressant.

Voici donc une objection fondamentale que l'on peut adresser à la doctrine darwinienne.

b) Signification des variations sur lesquelles s'appuie le darwinisme

Nous pouvons encore en formuler une autre, en invoquant les résultats de la génétique. Il est évident que les variations invoquées par DARWIN ne peuvent avoir une valeur évolutive que si elles sont héréditaires. Par exemple, la sélection d'un plant de Blé pourvu d'un appareil racinaire particulièrement développé n'aboutira à un résultat que si ce caractère se transmet à sa descendance.

Or, il n'en est pas ainsi de la plupart des variations invoquées par DARWIN. Car, dans la plupart des cas, elles ne représentent que de simples fluctuations non héréditaires survenant à l'intérieur de lignées pures, fluctuations sur lesquelles la sélection est sans effet, ainsi que l'ont établi les travaux de JOHANNSEN (voir fascicule I, page 27).

Le Darwinisme se heurte donc à la même difficulté que celle qui fit trébucher la doctrine lamarkienne, car il postule lui aussi l'hérédité des caractères acquis.

Cette difficulté fut comprise par WEISSMANN et pour y échapper, cet auteur imagina sa théorie, dite de la sélection germinale. D'après lui, il convient de distinguer les variations somatiques qui, même si elles donnent prise à la sélection ne peuvent avoir aucune valeur évolutive, puisqu'elles ne sont pas héréditaires, et les variations germinales qui sont seules capables de jouer un rôle dans l'évolution.

Après avoir fixé ces principes préliminaires, WEISSMANN développa une théorie très habile connue sous le nom de Néodarwinisme, d'après laquelle la sélection s'exercerait sur des facteurs héréditaires présents dans le germe et auxquels il donne le nom de déterminants.

Nous n'entrerons pas dans le détail de cette doctrine qui n'a qu'un intérêt historique et dont le principal mérite fut d'annoncer le Mutationisme.

Après avoir ainsi critiqué les principes généraux du Darwinisme, il convient, pour finir, que nous examinions dans quelle mesure il permet d'expliquer l'adaptation, l'orthogénèse, et la complexité progressive des organismes.

c) Darwinisme et adaptation

Examinons tout d'abord comment il est possible de concevoir l'adaptation

en faisant appel aux principes darwiniens.

Imaginons par exemple, une population dont certains individus sont en voie de subir des variations nuisibles ou utiles. La sélection naturelle étant à l'œuvre, nous savons que seuls seront conservés les individus qui manifestent des variations utiles; nous pouvons dire que ces individus conservés sont adaptés. Cet aspect de l'adaptation peut être qualifié de statique, car il ne suppose aucune modification du milieu dans lequel vivent les organismes. Mais supposons à présent que les conditions extérieures varient; seuls pourront alors subsister les individus qui par la nature de leurs variations seront par avance adaptés aux nouvelles conditions d'existence. Cette adaptation anticipée peut être qualifiée de préadaptation.

Ainsi lorsque le milieu et les organismes subissent des variations simultanées, la sélection naturelle conserve les individus dont les modifications sont, par hasard, les plus compatibles avec les nouvelles conditions, c'est-à-dire ceux qui sont préadaptés. Afin d'illustrer cette notion, nous allons examiner un cas concret.

Supposons par exemple, une contrée dont le climat, d'abord humide, devienne de plus en plus sec. La plupart des plantes vasculaires vont périr, par suite d'un déséquilibre entre la transpiration et les possibilités de ravitaillement en eau. Mais supposons que certains individus soient l'objet d'un épaississement de leur cuticule, d'une raréfaction de leurs stomates ou que leurs feuilles se garnissent de poils. La sécheresse n'agira que faiblement sur leur transpiration. Etant préadaptés par hasard, ils pourront résister aux nouvelles conditions.

Il est donc possible d'expliquer les phénomènes d'adaptation en invoquant les principes darwiniens.

d) Darwinisme et Paléontologie.

Par contre, la doctrine darwinienne s'accorde mal avec les résultats de la paléontologie. C'est ainsi qu'elle ne permet pas de comprendre l'orthogénèse, car l'inflexible rigueur du développement orthogénétique est difficilement compatible avec le caractère désordonné des variations prévues par le Darwinisme.

De même, les principes darwiniens n'expliquent pas la complexité progressive des organismes, qui représente elle aussi un développement dans une direction fixe.

III) Le Mutationisme

A) Caractères généraux

La plus importante lacune du Darwinisme est, nous l'avons constaté, d'admettre sans preuves, l'existence de variations héréditaires. Cette lacune fut comblée par le Mutationisme qui, s'appuyant sur les résultats de la génétique moderne, apporta une contribution considérable à l'étude du problème de l'évolution.

On commettrait une erreur si l'on considérait le Mutationisme comme une théorie complètement autonome, car, en réalité, il s'intègre dans la doctrine darwinienne qu'il complète, en montrant quels sont les types de variations sur lesquelles la sélection peut agir efficacement.

Cette théorie fut fondée au début du XXème siècle par de VRIES à la suite de ses observations sur les Oenothères. Depuis, elle n'a cessé de se développer, et maintenant, en dépit de sérieuses imperfections, elle représente la seule explication positive de l'évolution.

Le principe de cette théorie est fort simple; la génétique nous enseignant que les mutations sont les seules variations héréditaires, des organismes, n peut supposer que l'évolution résulte d'une suite de mutations.

Pour justifier le Mutationisme, il convient d'en faire un examen critique.

B) Examen critique du Mutationisme

Nous allons considérer successivement les mutations factérielles, puis chromosomiques.

I°) Mutations factérielles

a) Rôle des mutations factérielles dans l'évolution

Nous avons montré, dans la première partie de cet enseignement, que certaines espèces, notamment *Pisum sativum*, *Zea Mays*, etc ... comportent une foule de lignées qui ne diffèrent les unes des autres que par la nature de certains gènes. Nous avons également indiqué que, si l'on cultive une de ces lignées en se plaçant dans des conditions telles que toute hybridation accidentelle soit impossible, on observe parfois sa mutation, c'est-à-dire sa transformation en un type différent dont les caractères sont immédiatement héréditaires.

La confrontation du mutant avec la forme primitive montre, dans des cas nombreux, que la transformation observée résulte simplement de la modification d'un gène. C'est ce que nous avons appelé une mutation factérielle.

Parfois, la mutation engendre des caractères absolument nouveaux. Mais, le plus souvent, elle reproduit une variété déjà connue. On peut donc imaginer que les espèces polymorphes comportant de nombreuses variétés factérielles devaient être représentées à l'origine par une forme unique qui se diversifia ultérieurement, par des mutations successives accompagnées d'hybridations.

Illustrons cette conception par un exemple concret. Supposons une forme primitive, possédant les gènes A, B, C, D, E, etc ... A la suite de mutations successives, les diverses variétés suivantes ont pu prendre A₁, B, C, D, E; A, B₁, C, D, E; A₂, B₁, C, D, E; A₂, B₁, C, D, E₁, etc ...

Par la suite, des processus d'hybridation ont pu réaliser des combinaisons de facteurs différentes de celles obtenues par simple mutation. Par exemple, dans la descendance de l'hybride obtenu par le croisement des types A, B₁, C, D, E et A₂, B₁, C, D, E₁, il a pu apparaître une forme intermédiaire A, B₁, C, D, E₁

Ainsi, l'espèce, qui était primitivement réduite à une seule forme, s'est diversifiée par une suite de mutations et d'hybridations.

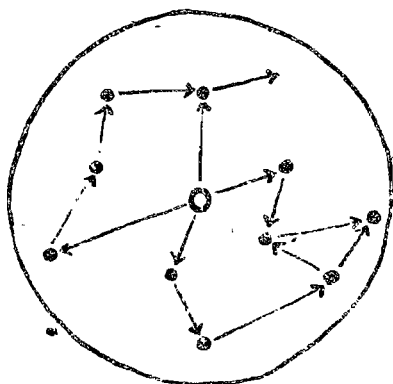
Mais toutes ces variétés n'ont pas subsisté indéfiniment, car la paléontologie nous enseigne que certains types se sont perdus et que les espèces qui jadis étaient représentées par des formes nombreuses, n'en comportent plus actuellement qu'un très petit nombre. La théorie des mutations ne peut, à elle seule, expliquer cette réduction. Mais nous pouvons la comprendre en

faisant appel à la sélection naturelle. Envisageons, en effet, qu'après la diversification d'une espèce, les conditions extérieures se soient modifiées ; certaines formes, apparemment mal adaptées, disparaissent, alors, tandis que d'autres persistent. Ainsi, à l'épanouissement de l'espèce succéda une contraction progressive.

Le monde végétal nous présente actuellement à côté de jeunes espèces en pleine évolution comportant de nombreuses variétés, des espèces vieillies dont les possibilités évolutives sont épuisées (Ginkgo) et qui sont à la veille de s'éteindre. Cette extinction, dont la paléontologie fournit des exemples nombreux, doit survenir lorsque les conditions sont telles qu'aucune des formes possibles de l'espèce ne peut les supporter.

b) Critique de la valeur évolutive des mutations factérielles

Ce tableau de l'évolution paraît, à première vue, séduisant. Mais il est très incomplet. En effet, dans notre exposé du rôle des mutations factérielles nous avons considéré seulement la diversification et l'extinction des espèces, mais, à aucun moment, nous n'avons parlé de leur naissance. C'est qu'en effet, aucune espèce nouvelle ne peut être créée par mutation factérielle. Un Zea Mays après avoir subi une vingtaine de mutations portant sur la couleur des fruits, la forme des épis, etc... demeure encore un Zea Mays. La mutation factérielle se tient dans les limites étroites de l'espèce linnéenne. Elle ne peut donc représenter qu'un facteur secondaire de l'évolution, un simple facteur de diversification.



- Forme primitive
- Formes diverses obtenues par mutation de la forme primitive

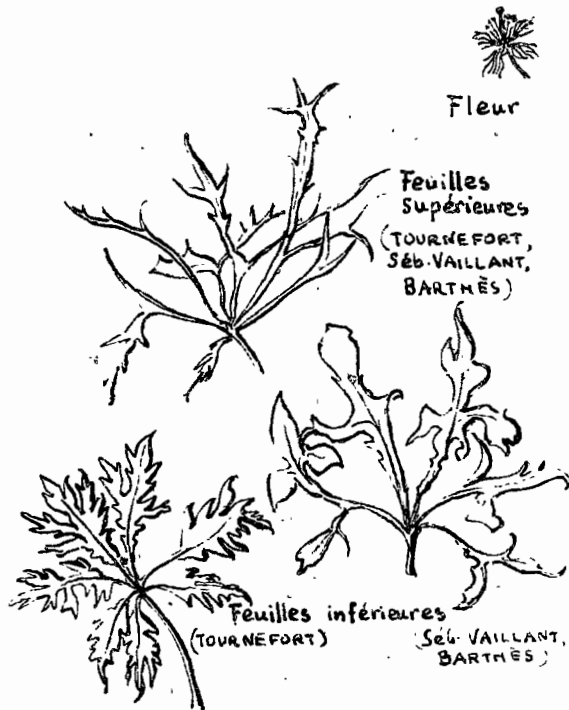
Diversification d'une espèce par des mutations factérielles

Nous pouvons d'ailleurs formuler encore d'autres réserves à propos de la valeur évolutive des mutations factérielles.

On sait que la majorité des mutations factérielles (environ 95 %) sont récessives, c'est-à-dire qu'à partir d'un individu possédant deux gènes AA on obtient presque toujours le type Aa dans lequel le caractère correspondant à a n'est pas exprimé.

Etant donné la faible fréquence des mutations, il ne peut y avoir que de rares individus porteurs

du gène a. S'il s'agit d'une espèce chez laquelle la fécondation croisée est la règle, comme c'est le cas le plus fréquent, les individus Aa n'auront que peu de chance d'être fécondés par des individus ayant le même génotype; mais le plus souvent, ils seront fécondés exclusivement par des représentants du type primitif AA. De cette confrontation naîtront seulement les types AA et Aa et ce n'est que lorsque deux hétérozygotes Aa se rencontreront qu'en obtiendra des homozygotes aa dans lesquels le caractère nouveau sera apparent.



Chelidonium fumariaefolium D.C.

Ainsi, dans les conditions naturelles, les mutations récessives ne peuvent s'exprimer que très rarement, ce qui restreint leur valeur évolutive

On s'est aussi appuyé sur le caractère fréquemment l'état de nombreuses mutations factérielles pour nier l'importance de leur rôle dans l'évolution.

Mais la principale objection que l'on puisse formuler à propos de la valeur évolutive des mutations factérielles est que leurs propriétés ne s'accordent pas avec certains faits paléontologiques.

Notamment, l'aspect incohérent des mutations factérielles s'oppose à la rigueur du développement orthogénétique.

On connaît cependant un cas de mutation ortho-

génétique: c'est celui des Chélidonies. Le Chelidonium laciniatum qui dérive de Chelidonium majus par mutation a produit à la suite d'une nouvelle mutation, un type chez lequel la laciniation est encore plus accentuée. (Chelidonium fumarifolium). Mais il n'est pas possible de s'appuyer sur cet unique exemple pour affirmer que les séries orthogénétiques dont la paléontologie offre tant d'exemples furent le fruit de mutations.

D'autres critiques ont encore été formulées à l'égard de la conception mutationniste de l'évolution. On a soutenu par exemple que les mutations factérielles sont, en général, sous-tractivés, ce qui ne s'accorde pas avec la notion de



Chelidonium majus L.

Ch. laciniatum M...

parfaitement progressif qui se dégage des études paléontologiques.

En effet, la mutation diminue l'intensité d'un caractère (coloration, pilosité) plutôt qu'elle ne le renforce ou provoque la disparition d'un élément d'organisation (feuille, épiderme, etc ...) plutôt qu'elle n'en crée, tandis que l'évolution a comporté la création d'organes fondamentaux (racine, feuille, ovule, graine), créations qui ne représentent certes pas des simplifications successives. Affirmer que l'évolution résulta d'une suite de mutations factérielles revient à admettre que, par suite des simplifications successives une Algue précambrienne a pu donner naissance à un chêne: cela est évidemment inconcevable.

On peut dire, en résumé, que le perfectionnement des organismes qui a comporté vraisemblablement l'acquisition de nouveaux gènes, n'a pu se faire par de simples mutations factérielles, puisque celles-ci n'apportent aucune modification numérique du stock de gènes.

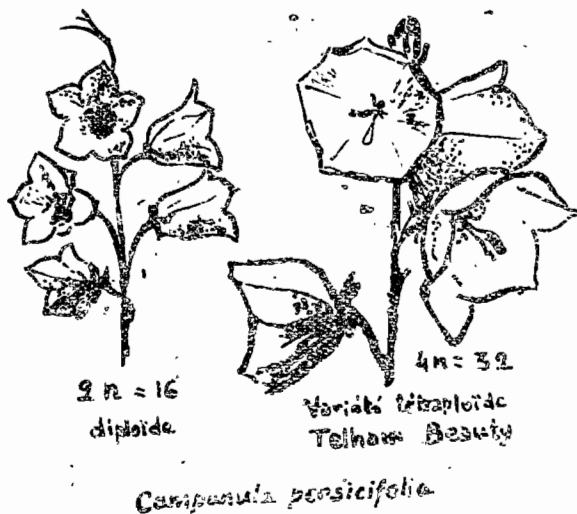
2°) Mutations chromosomiques

a) Rôle des mutations polyploïdes dans l'évolution

Autopolyploïdes : La production expérimentale d'autopolyploïdes qui fut rendue facile par la découverte des propriétés de la Colchicine a permis aux biologistes de se livrer à une étude approfondie de cette catégorie de mutants. Mais, étant donné que les causes naturelles des mutations polyploïdes sont très différentes de celles considérées par les généticiens, il est difficile de préciser, au moyen d'expériences, la valeur évolutive de l'autopolyploïdie.

Toutefois, l'observation de certaines formes sauvages permet de penser qu'elles ont pris naissance à la suite de mutations polyploïdes.

C'est ainsi qu'il est légitime de penser que la forme géante à 48 chromosomes de Primula sinensis est issue de la forme diploïde normale ($2n = 24$) par doublement du stock chromosomique. De même, on imagine que la rencontre de deux gamètes accidentellement diploïdes de Campanula Persicifolia ($2n = 16$) fut l'origine de la forme géante tétraploïde ($4n = 32$) connue sous le nom de "Telham Beauty".



On pense également que l'Aucuba japonica est un tétraploïde, car, en observant les 32 chromosomes de sa garniture, on constate qu'il en existe 8 types différents, dont chacun est présent à 4 exemplaires.

Toutefois, la forme diploïde n'étant pas connue, cette interprétation est incertaine.

Après avoir indiqué qu'il existe réellement, à côté des formes diploïdes, des types tétraploïdes qui doivent en dériver par mutation polyploïde, il convient de considérer la valeur évolutive de ces mutants. Cette valeur n'est pas douteuse, car,

en général, les formes polyploïdes sont favorisées, à cause, semble-t-il de leur vigueur particulière qui leur permet de subsister dans des conditions précaires, auxquelles les formes diploïdes ne se seraient pas adaptées. Mais, en revanche, la faible fécondité des formes polyploïdes restreint leur valeur évolutive. C'est ainsi que pour les périsseploïdes, dont le stock chromosomique comporte un nombre impair de génomes (voir page) on observe habituellement une stérilité complète, et ces mutants ne se maintiennent que par multiplication végétative. Les artioploïdes eux-mêmes, bien qu'ils soient capables de se reproduire par voie sexuelle, manifestent cependant une fertilité réduite qui est peu favorable à leur extension. C'est surtout l'intervention de l'homme qui a pu favoriser la conservation des artioploïdes. En effet, en raison de leurs caractères intéressants (gigantisme, beauté des fleurs, succulence des fruits) de nombreuses formes qui, normalement auraient dû périr, ont été maintenues par la sélection artificielle.

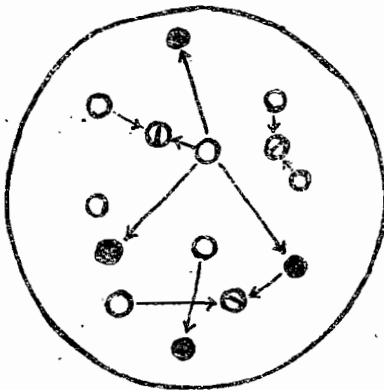
Pour finir, il convient de remarquer que la puissance créatrice de l'autopolyploïdie ne peut être supérieure à celle de la mutabilité factorielle car elle ne comporte ni transformation, ni acquisition de gènes. Les formes polyploïdes sont donc de simples variétés qui demeurent dans le cadre de l'espèce linnéenne à laquelle appartient le type primitif.

Allelopolyploïdes : Valeur évolutive de l'hybridation interspécifique

Généralités

Reprenons-nous au schéma dont nous nous sommes déjà servis à plusieurs reprises pour représenter le linnéon. Ce schéma comporte un groupe de points entouré par une ligne fermée. Chaque point correspond à une variété et la ligne fermée indique les limites de l'espèce linnéenne. Nous savons que par mutation

factorielle ou autopolyploïde, une variété quelconque peut fournir des types nouveaux qui demeurent dans le cadre de l'espèce; Ces types nouveaux peuvent donc prendre place à l'intérieur du cercle qui la schématise. L'hybridation de deux formes appartenant à la même espèce fournit un type intermédiaire qui, lui aussi, est contenu dans le cadre du linnéon.



- Variété primitive.
- Mutant.
- ⊙ Hybride.

La mutation ou l'hybridation entre variétés d'une même espèce donnent naissance à des produits qui demeurent dans le cadre de cette espèce.

Mais, supposons que nous réalisions le croisement de deux individus appartenant à des espèces distinctes; nous obtiendrons alors un hybride interspécifique dont la descendance présentera souvent des formes nouvelles, différent profondément des espèces parentales. En étudiant les hybrides interspécifiques, nous avons donné de nombreux exemples de ces types nouveaux. Dans certains cas, de véritables espèces prennent

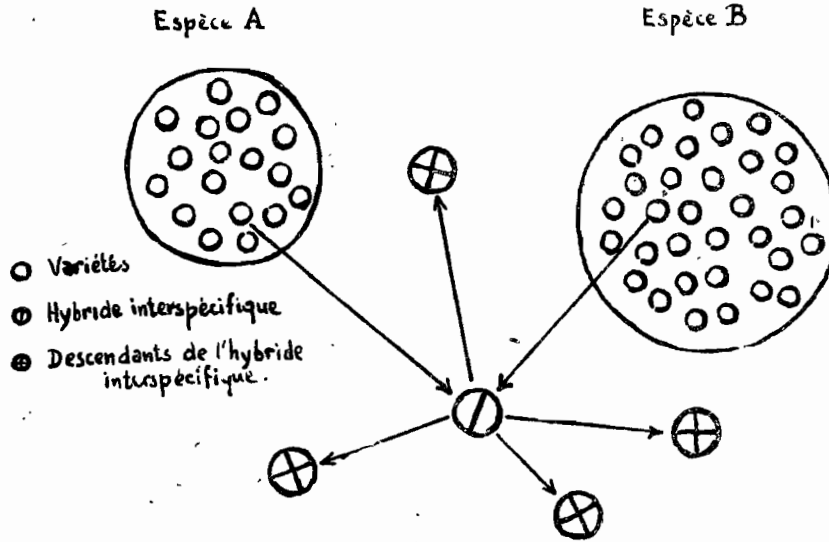


Schéma de l'hybridation interspécifique.

ainsi naissance. L'hybridation interspécifique est donc véritablement créatrice.

Il convient d'envisager à présent quelle peut être sa valeur évolutive.

Notons tout d'abord que les phénomènes d'hybridation interspécifique ne peuvent jouer un rôle dans l'évolution que dans les cas où ils aboutissent à la formation de types fertiles et stables. Or, beaucoup d'hybrides interspécifiques, notamment ceux que l'on obtient en croisant certains Tabacs (*Nicotiana rustica* et *Nicotiana glauca*)

ou certains oeillets (*Dianthus armeria* et *Dianthus deltoïdes*) ont une descendance extrêmement variable, sur laquelle la sélection naturelle ne peut guère agir; il en résulte que de semblables hybrides interspécifiques ne peuvent guère être le point de départ d'espèces durables. Seule, la sélection artificielle permettrait de saisir, parmi les formes multiples recueillies dans la descendance d'hybrides de ce genre, les types stables ayant le caractère d'espèces nouvelles.

D'autre part, la fertilité souvent réduite des hybrides interspécifiques de ce type, contribue encore à restreindre leur valeur évolutive.

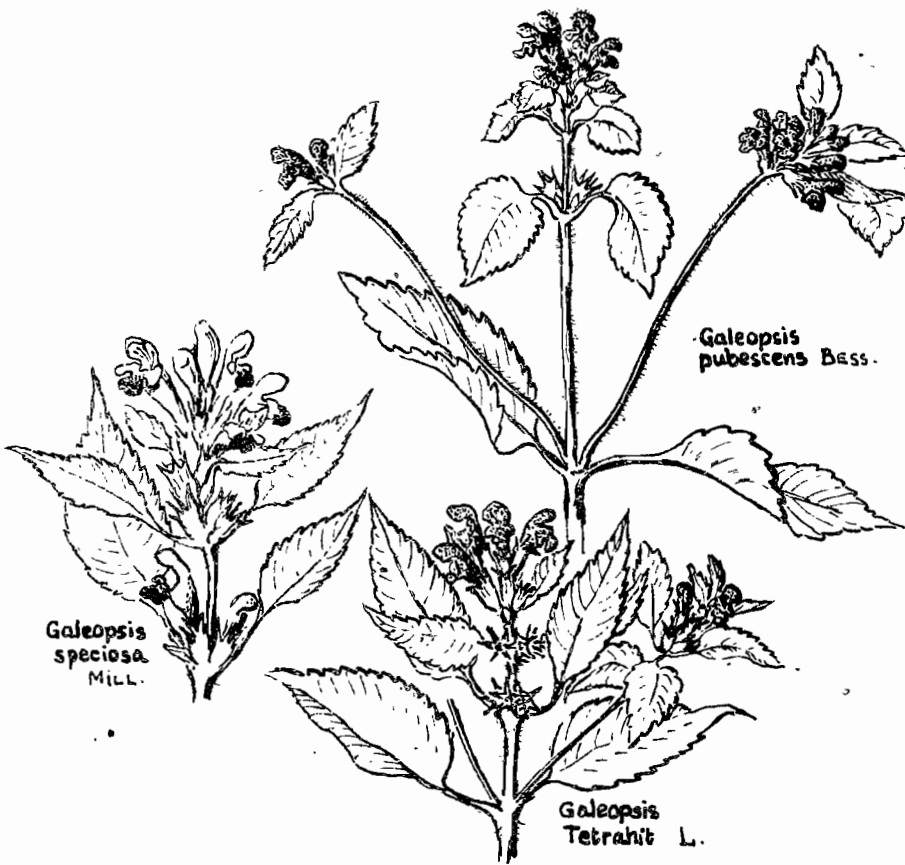
Par, contre les formes stables et très fertiles que l'on obtient à la suite d'un doublement du stock chromosomique d'hybrides primitivement stériles ont toutes chances d'avoir une valeur évolutive.

Exemples divers: Nous avons mentionné précédemment plusieurs formes stables de ce genre, obtenues par hybridation suivie de polyploïdisation. Rappelons par exemple le cas du Chou-Radis qui dérive de l'hybride *Raphanus sativus* x *brassica oleracea*; celui de la Primevère de Kew, qui provient du croisement *Primula floribunda* x *Primula verticillata*; celui du *Triticale saratoviense*, qui résulte du doublement du stock chromosomique de l'hybride de *Triticum vulgare* et de *Secale cereale*, etc ...

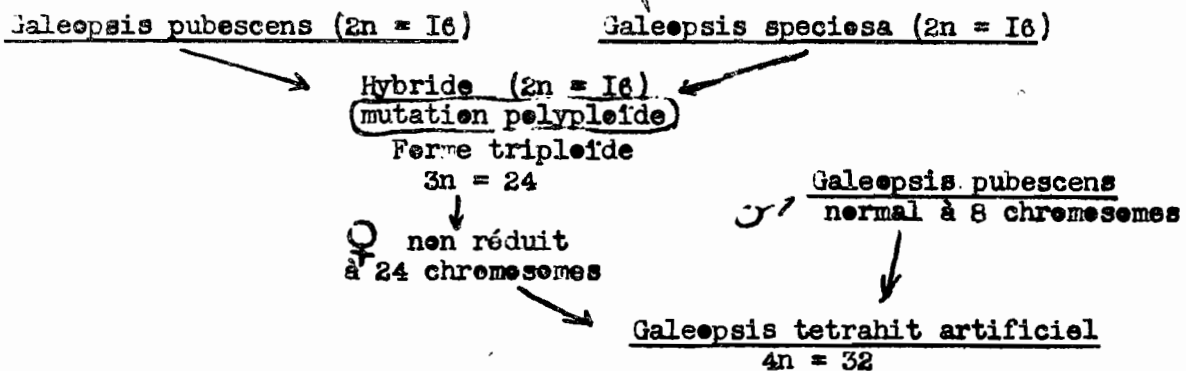
Mais ces espèces nouvelles sont le fruit de croisements expérimentaux; aucune d'elles n'existe à l'état sauvage, et, pour être en droit d'attribuer une valeur évolutive aux processus mis en œuvre pour les obtenir, il est

indispensable de démontrer que des processus analogues ont présidé à la création d'espèces naturelles.

Cette démonstration a pu être apportée dans certains cas. On a par exemple, réalisé la synthèse de Galeopsis tetrahit plante très commune dans les champs, par une méthode analogue à celle employée pour le Chou-Radis, quoique un peu plus complexe. Cette synthèse a été obtenue à la suite des croisements suivants :



si l'on hybride Galeopsis pubescens et Galeopsis speciosa, qui ont tous deux 16 chromosomes, on obtient un hybride moyennement fertile possédant une descendance variée. De cette descendance MUNTZIG a extrait une forme triploïde à 24 chromosomes qui, fécondée par le pollen de Galeopsis speciosa, donna naissance à un individu à 32 chromosomes identique au Galeopsis tetrahit normal. Ce Galeopsis tetrahit artificiel provient de la fécondation d'un gamète femelle non réduit, donc triploïde de l'hybride, par un gamète mâle normal de Galeopsis pubescens.



Il est évidemment permis de supposer que le *Galeopsis terrahit* naturel a pris naissance par le processus utilisé par Muntzig pour en faire la synthèse. Ce cas est loin d'être exceptionnel par une méthode analogue à celle qui vient d'être décrite. Les généticiens ont, en effet, reconstitué diverses espèces naturelles, démontrant ainsi leur nature hybride et polyploïde. Signalons comme autre exemple de semblables synthèses celle du *Nicotiana tabacum* qui est un allotétraploïde de *Nicotiana tomentosiformis* et de *Nicotiana glauca*; signalons également le *Spartina Townsendi* qui dérive d'un doublement de la garniture chromosomique de l'hybride *Spartina stricta* ($2n = 56$) x *Spartina alternifera* ($2n = 70$).

Ces remarquables vérifications expérimentales de l'origine allopolyploïde de certaines espèces n'ont malheureusement pu être faites que rarement, et, dans la plupart des cas, on est obligé de se borner à des hypothèses plus ou moins plausibles. Nous allons en examiner quelques-unes.

Cas des Roses

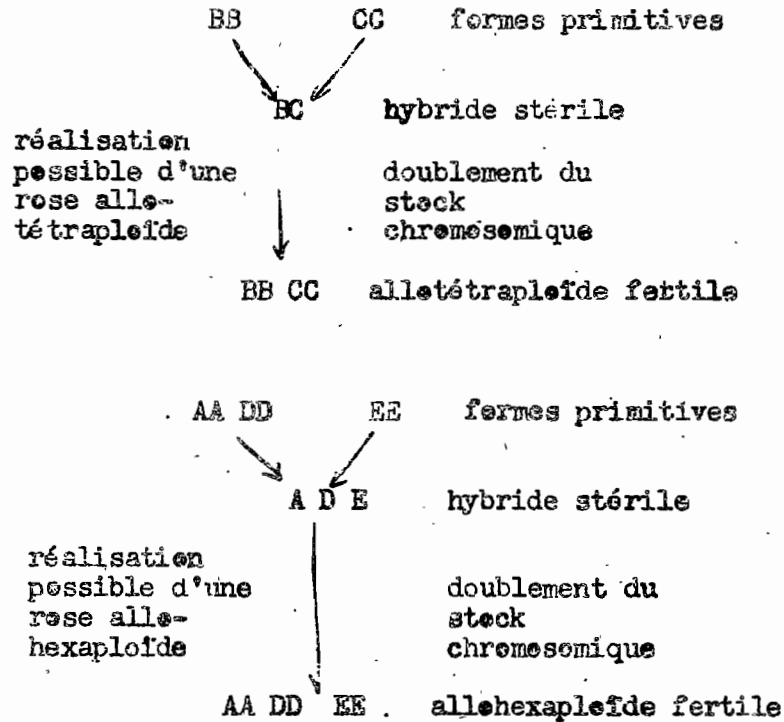
Recherchons par exemple comment il serait possible de concevoir la création de certaines espèces du genre *Rosa*. On sait que les *Roses* présentent un polymorphisme extrême et que leurs nombres chromosomiques sont également très variés: on a relevé les valeurs suivantes: 14, 21, 28, 35, 42, 56, qui sont toutes des multiples d'un nombre fondamental: 7. Il existe d'ailleurs 5 types distincts de roses possédant 14 chromosomes. Ce sont: *Rosa sempervirens*, *Rosa sericea*, *Rosa rugosa*, *Rosa carolina*, et *Rosa macrophylla*. Ces espèces de base sont à peu près interstériles, ce qui montre, conformément aux principes exposés précédemment (Fascicule I, pages 130 à 134), qu'il n'y a aucune homélogie entre leurs garnitures chromosomiques.

Nous pouvons donc affecter un génome distinct à chacun de ces types fondamentaux:

<u>Rosa sempervirens</u>	=	AA
<u>Rosa sericea</u>	=	BB
<u>Rosa rugosa</u>	=	CC
<u>Rosa carolina</u>	=	DD
<u>Rosa macrophylla</u>	=	EE

Parmi les très nombreuses *Roses* cultivées, certaines sont des autotriploïdes ou des autotétraploïdes de l'un ou de l'autre de ces types fondamentaux. C'est ainsi que les *Roses-Thé* sont des autotriploïdes du type *sempervirens* AAA; la variété "Gloire de Dijon" est un autotétraploïde du même groupe; AAAA. On connaît aussi le type EEEE, etc ...

Mais il existe également des polyploïdes sauvages possédant, par exemple 28 ($4n$), 42 ($6n$), ou 56 ($8n$) chromosomes. L'analyse génétique de ces formes montre que ce sont des allopolyploïdes. En étudiant les produits de leurs croisements avec les types fondamentaux et en réalisant des observations cytologiques on a pu caractériser les génomes que comportent ces allopolyploïdes. On constate par exemple que *Rosa spinosissima*, espèce que l'on trouve dans la région parisienne, est un tétraploïde de formule BB CC. On a de même démontré que *Rosa Mitkana* est un hexaploïde comportant les génomes AA DD EE et que *Rosa acicularis* est un octoploïde dont la constitution peut être représentée par BB CC DD EE.



On ignore complètement l'origine de ces différentes espèces de roses allopolyploïdes, car il n'a pas été possible d'en réaliser expérimentalement la synthèse. Toutefois, on peut l'imaginer en s'appuyant sur les résultats que nous avons exposés précédemment. On peut supposer notamment qu'un allotétraploïde, du type BB CC dérive de l'hybridation de deux formes fondamentales BB et CC et de la fertilisation de l'hybride ainsi obtenu par doublement de son stock chromosomique.

On peut concevoir de la même manière la synthèse d'espèces hexaploïdes et octoploïdes. Par exemple, le croisement d'une forme AA DD avec le type fondamental EE peut avoir donné un hybride irrégulier ADE qui, par doublement de son stock chromosomique, aurait produit la forme fertile AA DD EE.

Mais, il semble que le processus inverse, c'est-à-dire la perte de génomes élémentaires, ait pu, lui aussi, donner naissance à certaines formes de roses. A la suite d'études récentes, HURST a en effet affirmé que des formes polyploïdes compliquées sont capables de se transformer en formes plus simples à la suite de la perte d'un ou de plusieurs génomes élémentaires. Il semble par exemple que la Rose de Damas, dont la constitution est AA CC ait produit, par perte de 7 chromosomes, une forme triploïde AAC. HURST pense même que, par répétition de ce mécanisme, certaines formes polyploïdes ont pu faire retour aux formes diploïdes primitives.

Ainsi, l'évolution des roses se serait faite non seulement par un accroissement du nombre chromosomique des formes initiales, mais aussi par la perte de génomes élémentaires.

Au moyen d'un raisonnement analogue, il est possible de se représenter comment les blés ont pu se développer. Nous savons (voir fascicule I, page 134) qu'il existe 3 groupes de blés, dont chacun est caractérisé par un nombre chromosomique distinct: 14 pour le premier groupe, 28, pour le second et 42 pour le troisième. Nous avons également indiqué que des études cytologiques et

génétiques prouvent que le génome caractéristique de l'unique espèce représentant le premier groupe (Triticum monococcum) se retrouve dans les deux autres. Ce génome commun à tous les blés peut être désigné par A. Des études analogues montrent que les blés du second groupe que l'on appelle des blés durs et qui sont représentés par Triticum dicoccum, Triticum durum, etc ..., comportent, en plus du génome A, un génome différent, que l'on peut désigner par B.

Enfin, le dernier groupe, qui comprend, lui aussi, diverses espèces, Triticum vulgare, Triticum spelta, auxquelles on donne le nom général de blés tendres, possède les génomes A B associés à un génome différent que nous représenterons par C. On peut résumer la constitution génétique des trois groupes de blés que nous avons définis par le tableau suivant, qui fait ressortir leurs génomes caractéristiques:

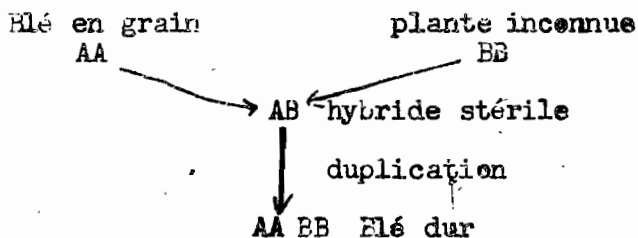
Groupe 1 - Blé en grain (Triticum monococcum) $2n = 14$; AA

Groupe 2 - blés durs (Tr. dicoccum, Tr. durum etc ...) $2n = 28$; AA BB

Groupe 3 - blés tendres (Tr. vulgare, Tr. spelta, etc ...) $2n = 42$; AA BB CC

L'examen de ce tableau permet de déceler immédiatement une homologie entre les génomes élémentaires de chacun de ces groupes de blés. Cette homologie est le témoignage formel de la parenté qui doit exister entre les différents blés et, en s'appuyant sur elle, on peut imaginer, d'une manière évidemment hypothétique, mais cependant plausible, ce que fut l'évolution des blés.

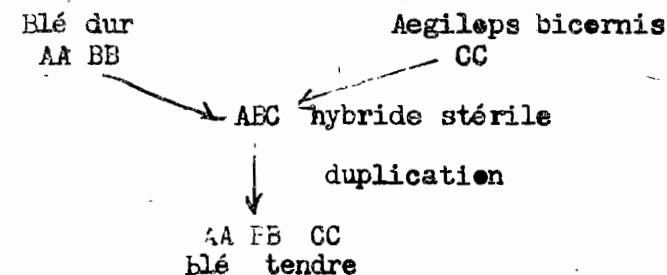
Il n'est pas douteux que le premier groupe correspond à des formes primitives. Par croisement avec une plante à 14 chromosomes présentant le génome B, puis duplication du stock chromosomique de l'hybride ainsi obtenu, ce blé ancestral a dû donner naissance aux blés durs du type AA BB. Cette origine présumée des blés durs est entièrement hypothétique, car on n'a pas pu en apporter la preuve expérimentale, faute de connaître la plante renfermant le génome BB.



Origine supposée des blés durs

Quant aux blés tendres, on peut imaginer qu'ils dérivent de l'hybridation d'un blé dur avec une mauvaise herbe du Sud-Ouest de l'Asie Mineure, Aegilops bicornis, qui renferme précisément le génome C.

Mais cette origine est hypothétique, car il n'a pas été possible de prouver d'une manière indiscutable que c'est par ce processus que les blés tendres ont pris naissance.



Origine supposée des blés tendres

Ainsi des faits très nombreux, dont la valeur est d'ailleurs inégale, permettent d'attribuer une valeur évolutive considérable à l'allopolyploidie c'est-à-dire à l'association d'une hybridation interspécifique et d'une mutation polyploïde. La partie vraiment créatrice de

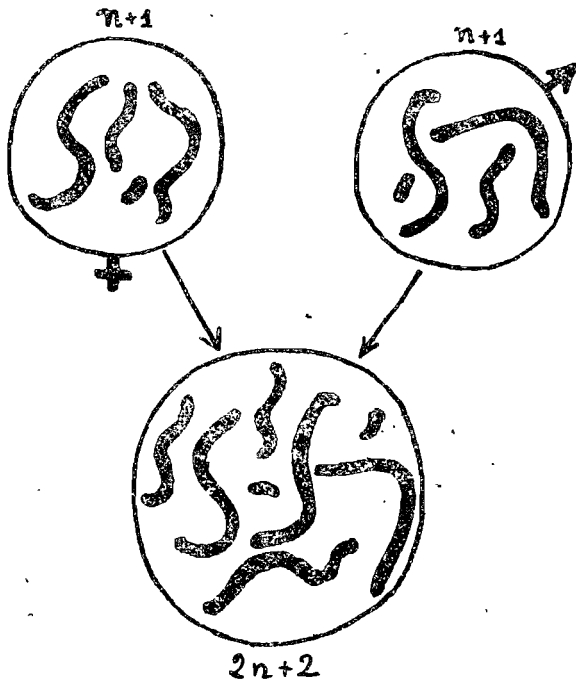
ce processus est d'ailleurs l'hybridation, car c'est elle qui permet d'introduire des gènes étrangers dans un génotype donné. Le doublement du stock chromosomique permet simplement la fertilisation de l'hybride et rend ainsi possible l'expression de ses possibilités évolutives.

En résumé, les phénomènes d'allopolyploidie semblent avoir une valeur évolutive très supérieure à celle des autres processus que nous avons invoqués pour expliquer l'évolution. Toutefois, si l'hybridation interspécifique peut augmenter la richesse d'un génotype, elle ne comporte aucune création de gènes nouveaux. Sa puissance créatrice est donc loin d'être illimitée, et l'on ne peut lui attribuer un rôle de premier plan dans l'évolution: d'ailleurs, elle n'explique pas les faits essentiels de la paléontologie. En particulier, il est difficile d'imaginer que les phénomènes d'allopolyploidie puissent avoir un caractère orthogénétique.

b) Rôle de diverses mutations chromosomiques

Il est inutile de s'étendre sur la valeur évolutive des autres types de mutations que nous avons considérées, car ils sont relativement exceptionnels. Signalons cependant qu'il est possible que la polysémie ait joué un rôle dans l'évolution. En effet, les mutants trisomiques dans lesquels il existe un chromosome surnuméraire peuvent avoir une certaine valeur évolutive, à condition d'être fertilisés; cette fertilisation peut être éalisée à la suite de diverses anomalies.

Supposons par exemple que, parmi les gamètes produits par un mutant trisomique, certains possèdent un chromosome surnuméraire. Si deux gamètes de ce type présentant chacun le même chromosome surnuméraire viennent à se conjuguer, on obtiendra un individu chez lequel le chromosome surnuméraire sera présent en



Fertilisation d'un mutant trisomique par conjugaison de deux gamètes possédant un chromosome surnuméraire.

double exemplaire; cet individu, qui sera évidemment fécond, possédera deux chromosomes de plus que le type normal. C'est ainsi qu'ont dû se créer, semble-t-il, certaines formes de Crepis, de Carex ou d'Iris dont le nombre chromosomique n'est pas un multiple exact du nombre fondamental.

Rappelons enfin le rôle que l'on attribue aux mutations de complexes dans la création des espèces qui, comme celles du genre Oenothera, fournissent à la diacytose, un cercle de chromosomes. Nous avons suffisamment insisté sur ces mutations (voir page) pour qu'il soit inutile d'y revenir ici. Signalons simplement qu'en faisant état de mutations de complexes, CLELAND a pu retracer l'évolution de l'ensemble

des *Oenotheras* à partir de la forme homozygote, *Oenothera Hookeri* que l'on peut, avec raison, considérer comme primitive.

C) Résumé

En résumé, la doctrine mutationniste explique d'une manière satisfaisante certains aspects de l'évolution. Elle montre notamment comment des mutations factérielles portant sur des détails divers: forme ou couleur des fleurs, forme des fruits, structure des feuilles, etc ... ont provoqué la diversification des espèces. Elle permet aussi de comprendre par quel mécanisme les phénomènes d'hybridation interspécifique ont pu présider à l'apparition de certaines espèces. Mais elle n'explique cependant pas les grandes lignes de l'évolution; en effet, ce que nous savons des phénomènes de mutation et d'hybridation interspécifique ne nous permet pas d'imaginer que ces processus aient présidé à la formation d'organes nouveaux, racines, fleurs, graines, etc ... formation qui, nous le savons, a joué un rôle fondamental dans l'évolution.

Nous devons formuler encore la réserve suivante à l'égard du Mutationnisme: étant donné qu'elle s'appuie sur la théorie chromosomique de l'hérédité, cette doctrine suppose que les gènes représentent les seuls supports de l'hérédité. Or, nous avons dit (voir fascicule I, page 149) que cette opinion est trop absolue, et, qu'en réalité, beaucoup de biologistes estiment que les gènes ne conditionnent que des détails minimes, tandis que les facteurs des caractères fondamentaux correspondant à la famille, à la classe, à l'embranchement, sont vraisemblablement contenus dans le cytoplasme.

La génétique qui, dans sa forme actuelle, n'apporte aucune lumière sur les modifications d'origine cytoplasmique dont la valeur évolutive est peut-être prépondérante, ne peut donc fournir que des vues assez fragmentaires sur l'évolution.

IV- Conclusions générales

Parvenus au terme de cet exposé, il nous reste à considérer les diverses attitudes que les biologistes adoptent à l'égard des grandes théories de l'évolution.

Certains demeurent partisans de la doctrine lamarkienne bien que la notion d'hérédité des caractères acquis par l'influence du milieu soit contredite par l'expérience.

D'autres se ralliant aux principes exposés par DARWIN, admettent la toute-puissance de la sélection naturelle; ils supposent parfois que cette sélection s'exerce sur des variations dont le caractère héréditaire n'est pas établi. Mais le plus souvent, ils abandonnent cette forme primitive de la doctrine darwinienne pour adopter les interprétations mutationnistes d'après lesquelles la sélection naturelle s'exercerait sur les mutations qui, semble-t-il, représentent les seules variations héréditaires possibles. Etant donné que le Mutationnisme ne prévoit aucune création de gènes, ses partisans sont obligés de conclure que, dès son origine, le monde vivant possédait l'ensemble des gènes qui existent actuellement et que les transformations subies par les organismes au cours des périodes géologiques résultèrent de simples modifications de la nature ou de la répartition de ces gènes primitifs.

Enfin, certains auteurs, parmi lesquels on compte de nombreux paléontologistes repoussent en bloc ces conceptions classiques et considèrent que les causes de l'évolution sont totalement inconnues. Pour eux, l'apparente fixité du monde vivant masque des transformations continues dont la lenteur est telle

que l'homme ne peut les apprécier et qui ne deviennent perceptibles que si l'on considère un intervalle de temps énorme.

Si l'en songe par exemple qu'il a fallu plus de 50 millions d'années pour que l'ovule des premières préphanérogames devienne la graine des Gymnospermes on comprend qu'un biologiste, dont la période d'activité intellectuelle ne dépasse guère 50 ans, soit dans l'impossibilité d'apprécier des transformations analogues qui se dérouleraient éventuellement sous ses yeux.

On peut imaginer que ces modifications extrêmement lentes concernent l'ensemble de la matière vivante et sont bien différentes des mutations. D'ailleurs, pour certains auteurs, les mutations représenteraient de simples accidents de l'évolution plutôt que des processus normaux.

Quant aux causes de ces modifications lentes, elles seraient totalement inconnues.

Les phénomènes d'orthogénèse permettent de penser que les transformations évolutives échappent presque complètement aux influences extérieures et relèvent uniquement de facteurs internes. Le correctif de la sélection naturelle ne troublerait que discrètement leur déroulement inexorable. Dès lors, l'évolution pourrait être comparée aux phénomènes radioactifs qui, eux aussi, suivent une marche inéluctable. Mais, tandis que la radioactivité aboutit à une destruction de la matière, l'évolution exprime au contraire un magnifique travail de création, travail dont les résultats futurs seraient prévisibles si l'étude du passé nous avait permis d'en connaître les lois. Mais il est impossible de prévoir ce que sera l'avenir du monde vivant, et ce que nous savons de son histoire nous annonce simplement que son perfectionnement ne cessera vraisemblablement pas.

Voici donc brièvement résumées les diverses attitudes que l'on peut adopter à l'égard du problème de l'évolution. Ce n'est pas à nous qu'il appartient de faire un choix entre ces différentes tendances.

LES PRINCIPES DE LA GÉNÉTIQUE APPLIQUÉE

I°) Généralités

La Génétique appliquée a pour objet de rechercher les moyens d'améliorer les plantes cultivées. Elle s'attache à augmenter leurs qualités et leur rendement. Avant d'en exposer les principes généraux, il convient que nous examinions ce que représentent les plantes cultivées.

A) Les plantes cultivées

Les premiers botanistes qui firent l'inventaire du règne végétal remarquèrent que les plantes cultivées sont pour la plupart bien différentes des formes sauvages correspondantes et constituent de ce fait un groupe relativement indépendant.

Pour connaître leur origine, ils se tournèrent naturellement vers la pré-histoire. Or, celle-ci nous enseigne que l'existence des plantes cultivées remonte aux premiers âges de l'humanité; mais les documents archéologiques sont malheureusement trop imparfaits pour qu'ils puissent apporter une solution rigoureuse de ce problème.

On est donc obligé de recourir à des méthodes d'appréciation indirectes

dont la valeur est parfois douteuse.

Lorsqu'on trouve côte à côte des formes cultivées et des formes sauvages qui leur ressemblent, comme c'est le cas pour le Framboisier, le Groseiller, la Betterave, etc ..., on peut admettre, avec de CANDOLLE, que les plantes cultivées dérivent directement de formes sauvages qui se seraient plus ou moins modifiées soit spontanément, soit par suite de la culture.

Mais, le plus souvent, les plantes cultivées sont importées et, pour retrouver les formes sauvages qui leur correspondent, il est nécessaire de se livrer à des recherches dans des régions très diverses.

VAVILOV, qui réalisa dans ce domaine une oeuvre fondamentale, a retrouvé les centres primaires d'origine de nombreuses plantes cultivées. D'après lui, la plupart des plantes qui sont utilisées à des fins alimentaires ou industrielles appaurent à l'état sauvage, avec leurs principaux caractères, dans certaines régions montagneuses, tropicales ou subtropicales, par exemple dans la Cordillère des Andes, dans l'Himalaya, dans les Montagnes méditerranéennes, dans les massifs d'Asie mineure, etc ...

Ces plantes furent disséminées par l'homme et émigrèrent ainsi dans d'autres régions où elles furent sélectionnées plus ou moins consciemment et conservées par les pratiques culturales.

A la suite de ces constatations, VAVILOV fut amené à concevoir une origine des plantes cultivées, très différente de celle imaginée par de CANDOLLE. Il estima en effet que les plantes cultivées ne devaient pas résulter de modifications de formes sauvages, mais représenter des espèces autonomes.

Par exemple, le Triticum dicoccoides qui, jadis, fut l'objet de cultures étendues, existe à l'état sauvage et très diversifié, dans la haute Galilée. Quelques-unes seulement de ses formes spontanées furent choisies et donnèrent naissance aux types qui furent cultivés intensément.

De même, le Riz cultivé vit à l'état sauvage dans les régions tropicales de l'Inde.

Cette théorie de VAVILOV a suscité certaines critiques, car, dans des cas nombreux, les plantes cultivées présentent des caractères sensiblement différents de ceux des formes sauvages correspondantes. C'est ainsi que la Carotte, le Navet ou le Radis cultivés ont des racines charnues et de fort diamètre, tandis que leurs formes sauvages possèdent des racines minces.

Mais, en réalité, cette remarque ne ruine pas la conception de VAVILOV, car, si l'on abandonne à eux-mêmes des Carottes ou des Radis cultivés, on constate bientôt le retour à des populations dans lesquelles abondent des formes analogues aux types sauvages si bien qu'il convient d'admettre que les formes cultivées résultent en réalité de la sélection d'individus pourvus de grosses racines.

Il se peut donc que beaucoup de formes cultivées dérivent de formes sauvages par simple sélection d'individus présentant au plus haut point tel ou tel caractère intéressant. Cette sélection provoquerait une amélioration des populations et non des individus eux-mêmes. Toutefois, dans d'autres cas, les différences que l'on relève entre les plantes cultivées et les types sauvages correspondants sont d'une nature telle qu'il n'est pas possible d'imaginer qu'elles puissent être le fait d'une simple sélection: on doit alors revenir à la théorie

formulée par de CANDOLLE, d'après laquelle les plantes cultivées résulteraient de modifications de plantes sauvages ayant eu pour effet d'augmenter leurs qualités. Dans ce cas, l'amélioration consisterait dans des variations héréditaires qui pourraient provenir, soit de mutations, soit d'hybridations.

B) L'origine de la génétique appliquée.

Ainsi, quelle que soit la manière dont on conçoive l'origine des plantes cultivées, on constate que celles-ci présentent, par rapport aux formes sauvages, des particularités offrant le caractère d'améliorations qui, dans beaucoup de cas, résultent manifestement d'une intervention de l'homme. Cette intervention de l'homme est très ancienne car, bien avant l'avènement de la Génétique moderne, les Agriculteurs et les Horticulteurs, savaient déjà augmenter la valeur des plantes de culture grâce à l'utilisation empirique de la sélection, de l'hybridation et des phénomènes de mutation.

Plus tard, lorsque les principes de la génétique théorique furent solidement établis, il devint possible d'envisager un perfectionnement rationnel des méthodes d'améliorations.

A ce moment, la génétique appliquée cessa d'être une suite de pratiques plus ou moins rudimentaires et devint une Science véritable.

Après avoir ainsi défini son objet, nous allons en examiner ses principes généraux.

II) Les méthodes de la génétique appliquée.

La méthode fondamentale qui domine toute la génétique appliquée est la sélection.

Cette méthode consiste à prélever, dans une population hétérogène, des individus présentant telle ou telle qualité intéressante et à les multiplier convenablement afin d'obtenir une population homogène ne comportant que les formes désirées.

Ainsi comprise, la sélection ne possède aucune puissance créatrice, puisque, comme l'ont montré diverses expériences, notamment celles de JOHANNSEN, elle ne permet pas de créer des types nouveaux, mais conduit simplement à faire prospérer une forme préexistante.

Pour créer des types nouveaux et obtenir par conséquent, non plus une simple amélioration statistique mais une amélioration individuelle, il faut avoir recours à la mutation et à l'hybridation. La génétique appliquée utilise donc ces processus que nous avons longuement étudiés dans les leçons précédentes.

Il est d'ailleurs rare que ces deux dernières méthodes d'amélioration soient employées isolément, car pour produire tout leur effet, elles doivent, le plus souvent, être complétées par la sélection.

Nous allons étudier ces diverses méthodes en commençant par la sélection.

A) Amélioration par sélection

I°) Principes généraux

Si l'on considère une population naturelle d'une espèce quelconque, on remarque en général qu'elle est constituée par diverses formes qui se distinguent par des différences de vigueur, de fertilité, de dimension des fleurs, etc ...

Nous savons que si l'on assure la reproduction spontanée d'une telle population, la sélection naturelle ne joue guère, si bien que les proportions numériques des différents types qui la constituent demeurent le plus souvent inchangées. Il n'y a donc aucune amélioration.

Pour obtenir une amélioration, il faut avoir recours à la sélection artificielle, dont voici le principe.

Supposons que nous prenions comme reproducteurs des individus possédant les plus belles fleurs, les fruits les plus volumineux ou ceux dont le rendement à l'hectare est le plus élevé; si ces caractères sont héréditaires et non susceptibles de fluctuer, nous obtiendrons alors une population dans laquelle vont dominer les formes choisies. L'amélioration ainsi réalisée ne sera pas définitive, car certains des individus sélectionnés peuvent être des hybrides, si bien qu'on verra apparaître dans leur descendance des types plus ou moins variés.

Si, d'autre part, le choix des reproducteurs est basé sur un caractère fluctuant, tel que le poids de la graine, la longueur de la tige, etc ... il se peut que des individus présentant une même valeur du caractère considéré appartiennent à des lignées différentes, si bien que leur descendance sera faite de formes diverses.

Pour ces deux raisons, une première sélection ne fournit pas de résultats pleinement satisfaisants, et il est nécessaire de pratiquer des sélections répétées pendant plusieurs générations.

Pour conclure ce bref aperçu des principes généraux de la sélection, nous devons indiquer la valeur des résultats qu'elle permet d'obtenir. Ces résultats dépendent, comme nous le verrons plus loin, de la méthode de sélection mise en œuvre, mais ils sont également fonction du mode de reproduction de l'espèce expérimentée.

Dans le cas des plantes allogames, c'est-à-dire des végétaux se reproduisant par fécondation croisée (Betterave, Cucurbitacées, etc ...), les individus sur lesquels on travaille sont presque toujours des hétérozygotes, si bien que les phénomènes dus à la sélection interfèrent avec des processus d'hybridation; il en résulte que l'amélioration des plantes de ce type exige des tâtonnements nombreux et qu'en outre, elle ne peut être conservée qu'en procédant à une sélection continuelle des formes les plus intéressantes.

Dans le cas des plantes autogames, c'est-à-dire des végétaux qui se reproduisent exclusivement par autofécondation, on se trouve en présence de lignées pures, et le but de la sélection se borne alors à isoler les formes qui présentent des particularités intéressantes. Les caractères des plantes sélectionnées se conservent donc indéfiniment.

Parmi ces plantes pour lesquelles la sélection fournit d'excellents résultats, citons par exemple le Pois.

Il existe enfin des intermédiaires entre les allogames et autogames. C'est ainsi que le Maïs se reproduit, soit par autofécondation, soit par fécondation croisée. Citons également le cas du Blé, qui, selon les climats, est autogame ou allogame: dans les régions tempérées, la fleur s'ouvre tardivement, après que la

fécondation a eu lieu, si bien que l'autogamie est assurée. Au contraire, dans les pays chauds, notamment en Afrique du Nord, la fleur s'ouvre avant la fécondation, si bien qu'il peut y avoir autofécondation et fécondation croisée. Ceci complique la tâche des sélectionneurs de ce pays.

2°) Pratique de la sélection

Il existe deux modes de sélection:

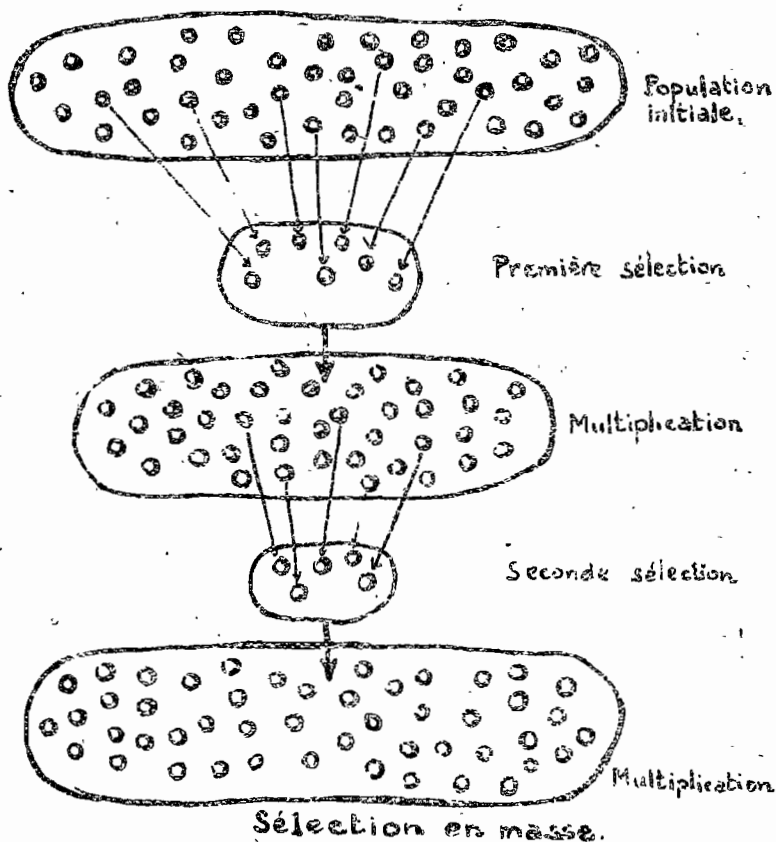
- la sélection en masse et
- la sélection individuelle

Nous allons les examiner successivement.

a) Sélection en masse

La sélection en masse consiste à choisir un lot d'individus présentant tel ou tel caractère intéressant et à les cultiver ensemble. De cette manière, on obtient immédiatement une amélioration appréciable. Mais, pour les raisons que nous avons signalées précédemment, on constate que les formes sélectionnées fournissent, à côté du type désiré, d'autres formes qu'il convient d'éliminer. Pour y

parvenir, il est en général nécessaire de réaliser une ou deux sélections supplémentaires.



Dans ce mode de sélection, le choix des reproducteurs se fait en tenant compte uniquement de caractères apparents, tels que le poids des graines, leur richesse en amidon, la longueur de la tige, etc ... mais ce choix ne peut être basé sur le rendement, car il n'est évidemment pas possible de distinguer, dans la population primitive, les formes très productives de celles à faible rendement.

Il en résulte que la sélection en masse fournit des résultats médiocres, car elle ne permet d'améliorer que la qualité moyenne des plantes de culture, par exemple la teneur moyenne en sucre des Betteraves, la richesse du

Mais en protéines, mais non leur rendement quantitatif.

En raison de ce grave inconvénient, cette méthode a été presque complètement abandonnée au profit de la sélection individuelle.

b) Sélection individuelle

La sélection individuelle consiste à isoler des individus qui soient à la fois productifs et pourvus de caractères intéressants.

Supposons que nous disposions d'une population d'espèce autogame, par exemple de blé, constituée d'un grand nombre de formes diverses, dont nous voulons séparer un type précoce et aussi productif que possible. En principe, une telle population d'une plante autogame est un mélange d'homozygotes qui proviennent d'hybridations accidentelles. Pour séparer les formes intéressantes, nous allons prélever les épis qui sont parvenus le plus tôt à maturité, et faire germer séparément les grains de chaque épi.

Nous constaterons que quelques individus fournissent une descendance hétérogène. Ces individus résultent de croisements accidentels et représentent des hétérozygotes. Leur descendance sera éliminée et l'on ne considérera que les individus dont la descendance est uniforme et qui, par conséquent, appartiennent à des lignées pures.

En comparant alors la descendance des divers épis sélectionnés, on constatera, par exemple, que certaines lignées sont tardives et que d'autres offrent des caractères defectueux (sensibilité aux rouilles, fragilité du chaume, etc ...). A la suite de cet examen, on éliminera un certain nombre de lignées et l'on n'en conservera généralement que quelques-unes que l'on suivra ultérieurement.

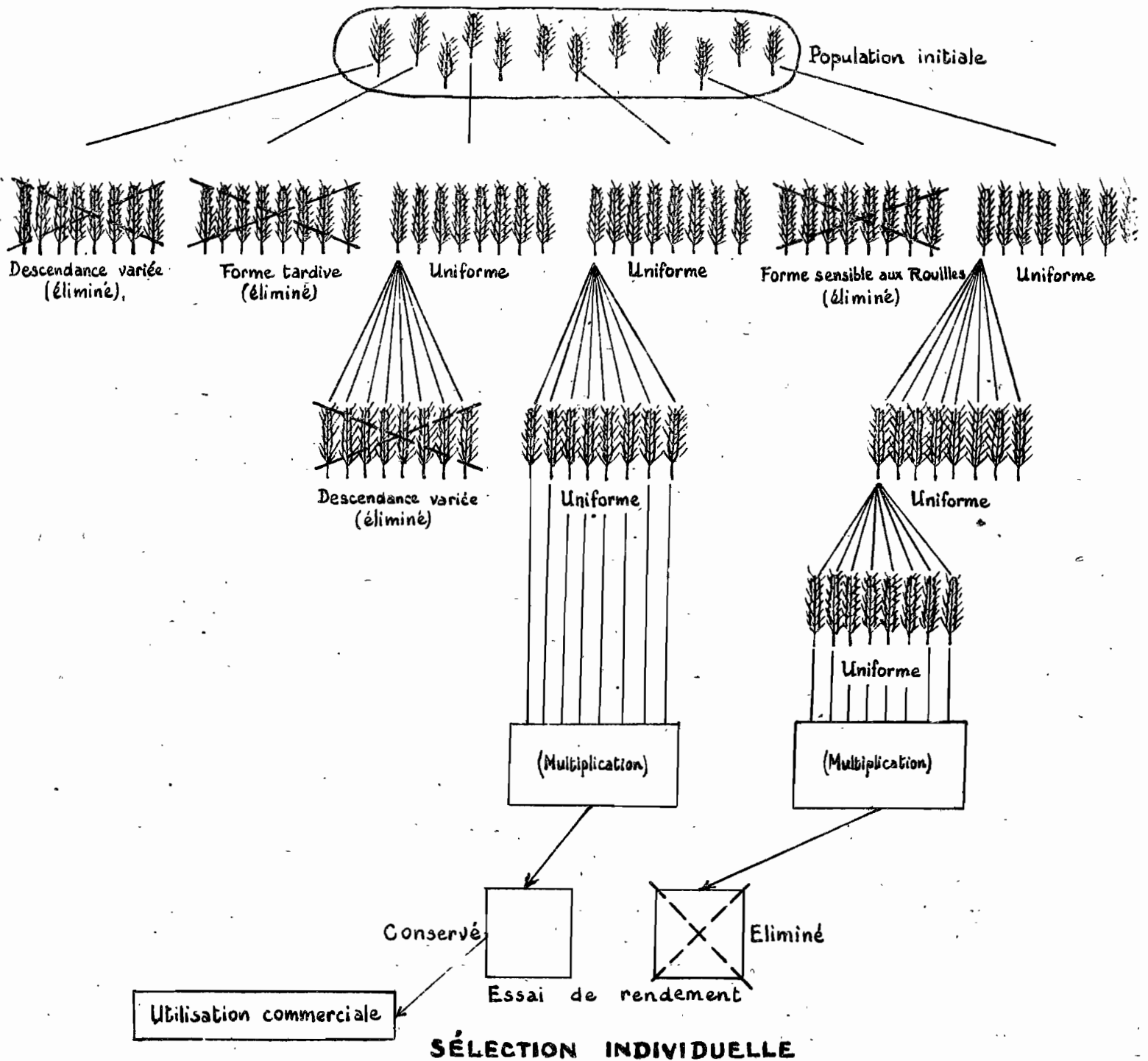
Dans chacune de ces lignées retenues, on prélèvera un certain nombre de plantes; On recueillera leurs graines et on les sèmera afin d'obtenir la génération suivante. Celle-ci sera, en général, constituée d'individus tous semblables, ce qui montre qu'on est bien en présence d'une lignée pure.

Parfois, une ségrégation tardive pourra se produire et l'on obtiendra une population hétérogène qu'il faudra le bien éliminer, ou bien soumettre de nouveau à la sélection. Parfois, des caractères defectueux demeurés inaperçus se manifesteront au cours de ces cultures successives et amèneront à supprimer certaines lignées. En répétant ces opérations pendant quelques années, on parviendra à isoler des types stables et pourvus des caractères recherchés.

Pour finir, on devra alors procéder à des essais comparatifs de rendement.

Le principe de ces essais de rendement est très simple. Ils consistent à ensemençer chacune des formes à comparer dans une parcelle de terrain, en veillant à ce que les conditions de culture soient rigoureusement identiques dans toutes les parcelles, puis à évaluer l'importance de la récolte obtenue dans chacune d'elles.

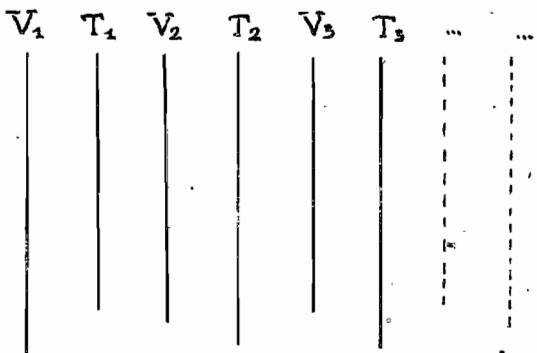
Mais, en pratique, la réalisation de ces expériences est très délicate, car il est difficile d'obtenir des conditions uniformes pour tous les individus cultivés. En effet, une parcelle de terrain constitue un milieu relativement hétérogène, car malgré toutes les précautions qui peuvent être prises, il est impossible d'assurer une répartition parfaitement régulière des engrais et de l'eau. D'autre part, l'insolation plus ou moins forte, l'intervention de parasites et de mauvaises herbes trouble la marche régulière des expériences.



Des études nombreuses ont permis de mettre en évidence ces irrégularités inévitables. Nous allons en citer une à titre d'exemple. Supposons que l'on enseme sse du Blé dans un champ de 50 ares, préalablement divisé en parcelles de 5 m² et qu'on compare les récoltes obtenues dans chaque parcelle ; on constatera que le poids de la gerbe obtenue pour chaque parcelle de 5m²

varie par exemple de 735 grs à 2 kgs 675. Ces variations accidentelles des récoltes sont évidemment considérables, et si l'on veut comparer deux variétés distinctes, on peut craindre qu'elles ne masquent complètement les écarts réels que doivent présenter les rendements des variétés considérées.

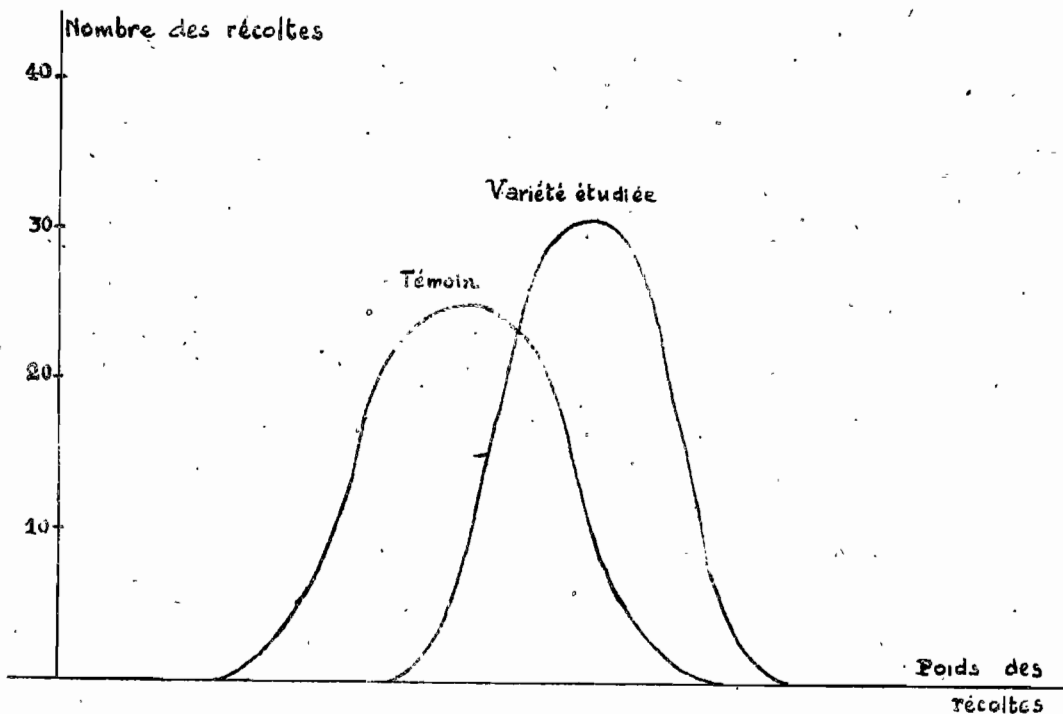
Les essais comparatifs doivent donc être réalisés dans des conditions permettant de réduire les erreurs dues à ces fluctuations. On procède en pratique de la manière suivante. La variété à étudier, v , est semée sur des lignes parallèles entre lesquelles on intercale



une variété-témoin T , dont le rendement est bien connu. Les récoltes obtenues sur chaque ligne V_1 , V_2 , V_3 , de la variété à étudier sont alors comparées aux récoltes correspondantes T_1 , T_2 , T_3 , du témoin.

En raison des variations individuelles, les différentes récoltes V_1 , V_2 , V_3 , etc ... de la variété à étudier ne sont pas égales entre elles, mais leurs valeurs se répartissent sur une courbe de fluctuation dont nous avons déjà parlé à propos des variations fluctuantes (voir fascicule I, page 33).

Si l'on disposait d'un très grand nombre de récoltes, on pourrait dresser effectivement cette courbe de fréquence en portant en abscisse le poids des récoltes et en ordonnée le nombre de récoltes de chaque poids.



On pourrait réaliser une courbe analogue pour le témoin et, en comparant les deux courbes, on saurait immédiatement si la variété v a un rendement supérieur ou inférieur à celui du témoin T .

Mais, en pratique, le nombre des expériences

est insuffisant pour permettre de dresser ces courbes. On parvient cependant à obtenir une approximation suffisante en appliquant des méthodes de calcul statistique, qui permettent d'obtenir, à défaut de résultats certains, des résultats dont la probabilité est connue, ce qui, en pratique, est satisfaisant.

Lorsque les essais de rendement ont été réalisés, on dispose alors de tous les éléments nécessaires au choix définitif et la lignée retenue est multipliée en vue de son exploitation commerciale.

De cette manière, on obtient des populations parfaitement homogènes, dont les individus sont tous semblables. C'est par l'usage de semences sélectionnées que l'on obtient les beaux champs de Blé dont les chaumes ont la même hauteur et qui mûrissent leurs épis au même moment.

L'exemple que nous avons choisi ne représente naturellement qu'un schéma de principe, car il existe une foule de méthodes de sélection, qui diffèrent les unes des autres par certains détails; toutefois, le but commun à toutes ces méthodes est l'isolement d'une lignée pure, présentant des caractères convenablement choisis.

Ainsi que nous l'avons signalé précédemment, le résultat auquel aboutit la sélection est définitivement acquis dans le cas des plantes autogames, tandis que, dans le cas des plantes allogames, ses effets disparaissent rapidement si bien qu'en doit précéder à une sélection continue qu'on peut appeler sélection conservatrice.

Nous donnerons bientôt un exemple concret de sélection conservatrice.

B) Amélioration par hybridation

I°) Généralités

A une époque à laquelle les lois de l'hérédité étaient encore inconnues, de nombreux horticulteurs avaient déjà imaginé qu'en croisant des plantes différentes, il serait possible d'obtenir des formes intermédiaires ou des types entièrement nouveaux, doués de particularités intéressantes?

C'est ainsi que les anciens auteurs d'horticulture citent de nombreux hybrides artificiels d'oeillets, d'Iris, de Tulipes, etc ... en s'abstenant d'ailleurs d'indiquer leur origine.

Dès la fin du XVIII^{ème} siècle, des chercheurs britanniques réalisèrent une foule d'hybrides de plantes à fleurs, de légumes et d'arbres fruitiers. Malgré leurs caractères empiriques et disparates, ces études anciennes aboutirent à des résultats.

Mais, au début du XX^{ème} siècle, après que les Biologistes eurent compris toute la portée des lois de Mendel, il devint possible de diriger avec précision les phénomènes d'hybridation et d'obtenir ainsi des formes présentant tel ou tel caractère désiré.

Après ces brèves notions historiques, nous allons définir les genres d'amélioration que l'hybridation permet d'obtenir.

2°) Différents types d'améliorations obtenus par hybridation

Ces améliorations peuvent être :

- soit quantitatives
- soit qualitatives.

Nous allons examiner ces deux catégories.

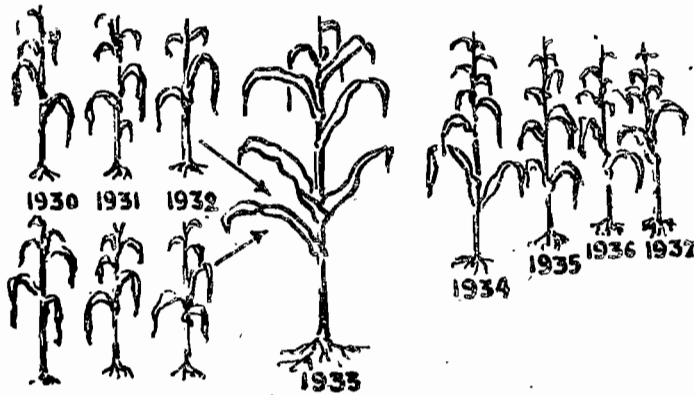
a) Améliorations quantitatives : Hétérosis

En étudiant les phénomènes d'hybridation interspécifique, nous avons indiqué (voir fascicule I, page 120) que le produit obtenu en croisant deux espèces différentes possède fréquemment une vigueur supérieure à celle des formes parentales; cette vigueur provient d'une stimulation du développement à laquelle on donne le nom d'hétérosis. Il en résulte une augmentation de rendement que l'on peut considérer comme une amélioration quantitative.

Les phénomènes d'hétérosis ne se manifestent d'ailleurs pas seulement à l'occasion du croisement d'espèces distinctes, mais s'observent également dans le cas des hybrides intraspécifiques.

Si l'on croise par exemple deux lignées pures de Maïs, on constate que l'hybride obtenu est beaucoup plus vigoureux que les parents, et produit des graines plus nombreuses. C'est ainsi qu'en croisant deux variétés produisant respectivement 7 et 8 quintaux à l'hectare, on peut obtenir un hybride qui fournit environ 40 quintaux à l'hectare, ce qui représente 5 fois le rendement primitif. Si l'on observe la descendance que produit l'hybride par autoféconda-

tion, on constate que la luxuriance s'atténue fortement dès la seconde génération, puis, plus faiblement dans les générations suivantes et finit par se stabiliser. Si l'on réalise alors un nouveau croisement, la luxuriance maximum est recouvrée immédiatement.



Phénomène d'hétérosis

Chanvre, des Salades, du Tabac, etc ... Nous reviendrons plus loin sur ce point à propos de l'amélioration de la Betterave.

b) Amélioration qualitative

Les améliorations qualitatives que l'on peut obtenir par hybridation consistent

soit dans la création de formes entièrement nouvelles (cas des hybrides interspécifiques), soit dans la réunion, dans un même individu, de caractères primitivement séparés. (cas des hybrides mendéliens).

Avant d'étudier la réalisation pratique de ces améliorations, nous allons examiner très brièvement les résultats obtenus. Nous considérerons successivement le cas des Céréales, des plantes fruitières, maraîchères et potagères, puis, celui des plantes ornementales et enfin celui des espèces coloniales.

Céréales

Les céréales ont fait l'objet d'hybridations nombreuses. Grâce à des croisements judicieux, on a pu associer, dans un même génotype des caractères multiples appartenant à des formes distinctes et souvent réparties dans des centres éloignés: parmi ces caractères intéressants, citons la résistance aux rouilles, la richesse en gluten, la solidité du chaume, le haut rendement, etc ...

Les types nouveaux et parfaitement stables qui furent ainsi créés constituent un progrès considérable par rapport aux formes primitives.

Les études de génétique appliquée réalisées sur le Blé ont été poussées si loin que l'on dispose actuellement de formes adaptées à chaque genre de terrain et à chaque climat. A la suite de ces travaux, on est même parvenu à cultiver le Blé dans des régions où sa culture était jadis impraticable.

Plantes fruitières

Les plantes fruitières ont également bénéficié des recherches poursuivies par les généticiens.

L'exemple le plus connu est celui de la Vigne, qui fit l'objet de recherches remarquables à la suite de l'épidémie de phylloxera survenue à la fin du siècle dernier.

Chacun sait que cet insecte, originaire d'Amérique, fut introduit en France vers 1860 où il se développa avec une vigueur exceptionnelle et exerça des ravages terribles entre 1873 et 1879.

Etant donné qu'il s'attaque aux racines, on tenta de sauver le vignoble français, en greffant nos cépages de haute qualité sur des plants américains de valeur médiocre, mais capables de résister au parasite.

Dans certains cas, les résultats furent excellents. Mais, d'autres fois, les plants américains ne purent s'acclimater en France. Certains se montrèrent nettement incapables de subsister en terrain calcaire. D'autres souffrirent pendant l'été et se desséchèrent. Les viticulteurs recherchèrent alors une autre solution au problème du phylloxera et tentèrent d'obtenir des porte-greffes résistants au parasite et cependant capables de subsister en Europe. Pour cela, ils s'adressèrent à l'hybridation, et réalisèrent des hybrides entre diverses vignes américaines ou, plus souvent entre la vigne française (*V. vinifera*) qui est sensible au phylloxera et certaines espèces américaines (*V. riparia*, *V. rupestris*, etc ...)

Ces hybrides ont fourni des porte-greffes résistants au phylloxera et bien adaptés au sol européen; leur multiplication par voie végétative a permis d'en obtenir un nombre illimité.

Enfin, dans le but d'éviter les inconvénients du greffage, on a réalisé

des hybrides résistants au phylloxera et produisant des fruits de qualité convenable. Ces hybrides dont on utilise directement les fruits sont appelés des producteurs directs.

Signalons, pour finir, que l'hybridation a non seulement permis de lutter contre le phylloxera, mais aussi contre les maladies cryptogamiques, notamment contre le Mildiou.

L'hybridation a été utilisée dans des cas nombreux pour augmenter la qualité ou la variété des productions fruitières. C'est ainsi qu'en croisant diverses espèces de Citrus, on a pu obtenir des formes intermédiaires entre le Mandariner et le Pamplemoussier, le Citronnier et le Limettier.

Signalons enfin que c'est par hybridation qu'on a pu obtenir de nombreuses variétés de Fraisier à gros fruits, de Pruniers, etc ...

Plantes maraîchères et potagères

Les plantes maraîchères et potagères ont également été améliorées par hybridation. C'est ainsi que certains Haricots et la plupart des Pommes de terre sont des hybrides. Ces dernières ont fait l'objet de recherches étendues dont le but était d'obtenir des formes résistantes aux maladies, notamment au Mildiou, qui, dans certains pays, cause des ravages importants. Par des croisements judicieux, des savants allemands sont parvenus à obtenir des hybrides résistants qu'il a été possible d'exploiter commercialement. Etant donné que la culture de la pomme de terre ne fait intervenir que la multiplication végétative, il est inutile de se préoccuper de la stabilité des hybrides obtenus. Cette particularité facilite évidemment le travail des généticiens. On a récemment essayé d'obtenir des hybrides de pommes de terre résistants au Doryphore, en croisant le Solanum demissum, espèce résistante mais ne produisant que des tubercules minuscules avec le Solanum tuberosum qui est très sensible, mais produit des tubercules volumineux. Les études réalisées dans cette voie par TROUVELOT ont abouti à des résultats encourageants, mais étant donné que les hybrides obtenus jusqu'à présent ne produisent pas de gros tubercules, on ne peut songer à les exploiter commercialement.

Les quelques exemples que nous venons de mentionner montrent que la pratique des hybridations a permis une amélioration fréquente des plantes alimentaires.

Plantes à fleurs et plantes ornementales.

Mais c'est surtout dans le domaine des espèces ornementales que l'hybridation a reçu des applications nombreuses.

Signalons, par exemple, que certaines formes de Magnolias, de Lilas, de Marronniers, de Tilleuls, de Seringas, de Platanes, de Rhododendrons, d'Azalées, d'Iris, etc ... ont une origine hybride qui leur confère certaines qualités intéressantes et aussi un hétérosis marqué, auquel ils doivent leur fréquente exubérance. Les Roses ont notamment fait l'objet de travaux innombrables dont les plus importants furent réalisés au XIXème siècle. Les Horticulteurs ont croisé, non seulement des formes ayant la même origine géographique, mais aussi des espèces de Roses provenant de contrées très éloignées les unes des autres, Europe, Asie Mineure, Inde, Chine, etc ... C'est de cette manière que furent réalisées un grand nombre des roses délicates que l'on admire dans les roseraies.

Citons également les Orchidées, chez lesquelles l'hybridation interspécifique

et même intergénérique s'obtient avec une facilité remarquable. Dès le milieu du XIXème siècle, une firme britannique créa de remarquables hybrides d'Orchidées, pourvus de fleurs d'une grande beauté. Ces premières études furent reprises par de nombreux horticulteurs qui créèrent une multitude d'hybrides intergénériques d'Orchidées, dont la plupart sont actuellement cultivés d'une manière courante.

Plantes coloniales

Pour terminer, nous devons indiquer que certaines plantes coloniales, le Cotonnier, le Caféier, la Canne à sucre, etc ... ont pu être améliorées grâce à des hybridations convenables. Signalons, par exemple qu'en croisant le Gossypium Indicum "Karangani", qui est un cotonnier peu productif, pourvu de capsules petites, difficiles à cueillir, mais muni de longues fibres, avec le Gossypium cernuum "Garre-Hills", qui est très productif, pourvu de capsules faciles à cueillir, mais muni de fibres courtes, on a pu obtenir un hybride appelé G.Budi, qui réunit les avantages des formes parentales, c'est-à-dire qu'il est très productif, possède des capsules faciles à cueillir, et est, enfin, muni de longues fibres.

La canne à sucre a été également améliorée par des essais d'hybridation.

Ce bref aperçu des résultats pratiques que l'on a obtenus grâce à l'hybridation, montre que cette méthode occupe une place de premier plan en génétique appliquée.

3°) Pratique de l'amélioration par hybridation: Association de l'hybridation et de la sélection

Jusqu'à présent, nous avons examiné les grandes lignes des résultats qu'il est possible d'obtenir au moyen des méthodes d'hybridation. Pour que notre exposé soit complet, il convient que nous envisagions aussi les moyens pratiques mis en œuvre par les généticiens.

Ces moyens sont assez complexes, car, le plus souvent, la réalisation de croisements ne peut suffire à provoquer une amélioration, mais il est presque toujours indispensable que l'hybridation soit accompagnée de sélections qui, seules, permettent d'isoler les formes intéressantes auxquelles les croisements donnent naissance. L'amélioration par hybridation résulte donc de l'association judicieuse de croisements et de sélections.

Pour nous rendre compte du mécanisme d'une semblable amélioration, il est nécessaire que nous considérions des exemples concrets. Nous envisagerons deux types d'études bien différents: l'un concernant le Blé, l'autre la Betterave sucrière.

a) Amélioration du Blé

Dans les régions tempérées, le Blé, ainsi que nous l'avons déjà signalé, est un autogame, c'est-à-dire qu'il se reproduit constamment par autofécondation.

Cette particularité est très précieuse pour l'hybrideur, car elle lui donne l'assurance de pouvoir travailler sur des lignées pures et d'éviter toute hybridation accidentelle.

En réalisant des hybrides de Blé, les généticiens se proposent habituellement de réunir, dans une même forme, des qualités primitivement séparées dans

des variétés distinctes.

Si l'on dispose, par exemple, d'une forme pourvue de tiges grêles et d'épis longs et d'un second type muni de tiges trapues et d'épis courts, on peut chercher à obtenir un Blé à tige trapue et à épis longs. Si ces deux variétés ne diffèrent que par les deux caractères que nous venons de mentionner, leur croisement doit conduire à un simple cas de dihybridisme et l'on recueillera donc en F_2 des homozygotes pourvus de tiges trapues et d'épis allongés, dans la proportion de 1/16.

Mais en général, les deux formes initiales diffèrent par toute une série de facteurs, si bien qu'on se trouve en présence de phénomènes de polyhybridisme parfois fort complexes. Il faut alors analyser méthodiquement la descendance de l'hybride afin d'en séparer les formes stables dans lesquelles les caractères désirés sont réunis. Cette analyse exige de recourir à des sélections.

Après avoir défini les lignes essentielles de ces essais d'amélioration par hybridation, nous allons envisager comment l'on opère en pratique. La réalisation d'un nouveau type, par hybridation, comporte, ainsi que nous venons de l'indiquer, une hybridation suivie d'un travail de sélection.

Examinons ces deux opérations.

Hybridation

L'hybridation est assez délicate à réaliser chez le Blé. Pour éviter les risques d'autofécondation, il faut enlever toutes les étamines de la variété choisie comme type maternel, avant qu'elles ne soient parvenues à maturité. Puis, lorsque les ovaires sont mûrs, on saupoudre les stigmates avec du pollen provenant de la variété paternelle.

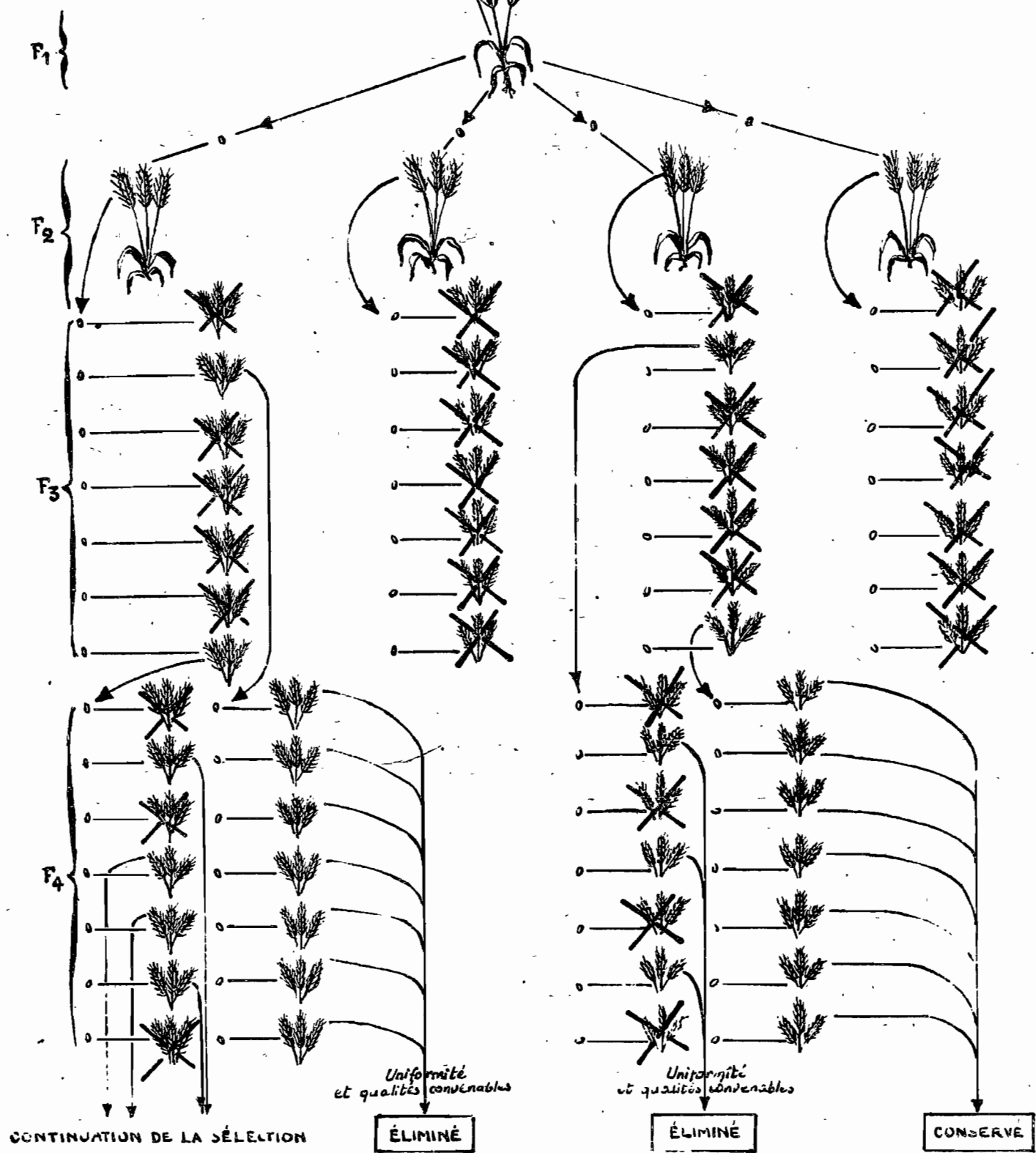
Après cette opération, on enferme chaque épi ainsi pollinisé dans un sac en papier, ce qui évite toute introduction ultérieure de pollen étranger.

Les graines issues du croisement sont soigneusement récoltées, et, l'année suivante, on les fait germer. Les plantes que l'on obtient alors sont des hybrides de première génération (F_1) dont les caractères sont évidemment uniformes. On laisse ces hybrides se reproduire par autofécondation; dans leur descendance, on voit alors manifester des phénomènes de ségrégation qui, grâce à une sélection convenable, conduisent à l'isolement de types stables possédant les caractères désirés.

Sélection

La sélection des formes intéressantes qui apparaissent dans la descendance de l'hybride se fait habituellement en suivant la méthode de GREPIN, dont voici le principe: on fait germer séparément les graines récoltées sur les hybrides de première génération. Les plantes de seconde génération, que l'on obtient ainsi, sont en général, très diverses, surtout lorsque les formes parentales diffèrent par de nombreux caractères. (La planche située en regard de la page 130, fascicule I montre quelle peut être la variété des plantes obtenues en F_2). On prélève alors deux épis sur chaque plante; l'un est mis en réserve, afin de ne pas perdre par accident le fruit de nombreuses années de travail; les graines du second sont semées sur une ligne et fournissent des plantes de troisième génération (F_3). Ces plantes sont examinées attentivement et l'on ne conserve que celles qui présentent des caractères intéressants. La sélection est poursuivie pendant les générations ultérieures selon les principes décrits précédemment, c'est à dire qu'on récolte deux

Formes initiales



Essai de rendement

EXEMPLE D'AMÉLIORATION DU BLÉ PAR HYBRIDATION ET SÉLECTION

épis sur chaque plante conservée et qu'on fait germer les graines de l'un d'eux.

En suivant ainsi les formes intéressantes de génération en génération, on constate qu'au bout de quelque temps, par exemple en F₅, certains individus fournissent une descendance uniforme constituée de plantes toutes semblables, dont les caractères se conservent par la suite. A ce moment, on peut conclure que l'on est parvenu à isoler des formes stables, c'est-à-dire des homozygotes.

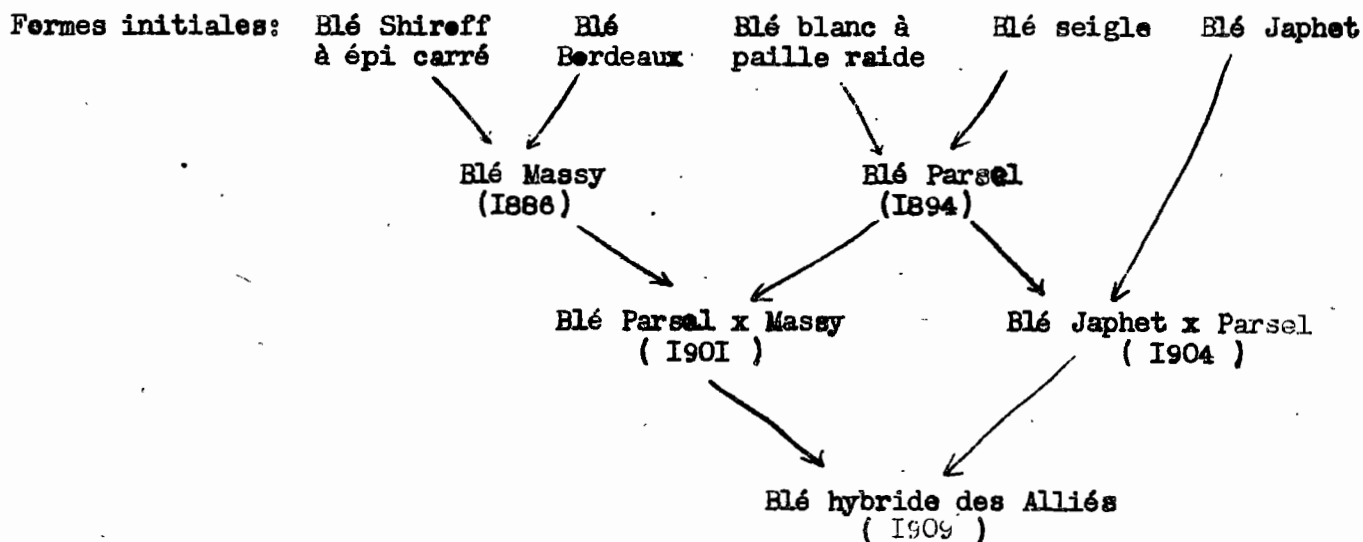
On fait alors une comparaison minutieuse des lignées conservées en considérant, non seulement leurs caractères apparents, longueur des tiges, dimension des épis, etc ..., mais aussi certaines qualités particulières telles que leur valeur boulangère.

A la suite de cette comparaison, on élimine certaines lignées; celles que l'on conserve sont enfin soumises à des essais de rendement qui permettent de faire un choix définitif.

On voit donc que la création d'une nouvelle forme de Blé exige un travail très important, échelonné sur plusieurs années. C'est ainsi que le Blé Vilmerin 27 dérive d'un croisement réalisé en 1910 et ne fut mis dans le commerce que 17 ans plus tard.

Signalons, pour finir, que les variétés de Blé cultivées actuellement résultent pour la plupart d'hybridations successives dont chacune perfectionna les résultats obtenus précédemment. L'examen du tableau ci-dessus qui représente la généalogie complète de l'hybride des Alliés, créé par la Maison Vilmerin, montre quelle longue série de croisements il a fallu pour aboutir à ce type définitivement adopté.

GÉNÉALOGIE DU BLÉ HYBRIDE DES ALLIÉS (VILMERIN)



b) Amélioration de la Betterave à sucre

La betterave est une plante allogame, c'est-à-dire qu'elle se reproduit normalement par fécondation croisée. Cette particularité résulte de ce que les fleurs mûrissent d'abord leurs anthères, puis leurs ovaires, si bien que

l'autofécondation est impossible. La lignée pure n'existe donc pratiquement pas dans cette espèce, et la plupart des individus sont des hétérozygotes, ce qui complique beaucoup les tentatives d'amélioration.

L'amélioration de la betterave consiste, comme c'est le cas pour les autres plantes à accentuer ses qualités économiques et à augmenter son rendement. Or, la principale qualité que l'on recherche dans une betterave à sucre est la richesse en saccharose. Cette richesse est un caractère héréditaire qui, selon les types, varie, depuis moins de 7 % à plus de 20 %. Mais, si l'on abandonne à lui-même un pied de Betterave dont la racine possède une teneur élevée en saccharose, ses fleurs sont fécondées par les pollens de diverses provenances; le type initial ne se maintient donc pas, et les graines que l'on récolte produisent des plantes dont la richesse en sucre est très diverse; enfin, le rendement à l'hectare est également fort variable. Il en résulte que les cultivateurs ne peuvent songer à récolter eux-mêmes leurs semences sous peine d'obtenir des résultats déplorables. Ils sont donc obligés d'utiliser pour chaque emblavure des graines sélectionnées par des spécialistes, susceptibles de fournir des plantes à grosses racines et à teneur glucidique élevée.

Nous allons examiner comment les producteurs de semences ont pu satisfaire ces conditions.



Stade mâle

Stade femelle

Fleurs de Betterave

Comme dans le cas du Blé, l'améliorateur procède par hybridation et sélection.

La première opération que l'on réalise est une sélection dont le but est d'obtenir des formes riches en sucre. L'hybridation que l'on effectue ensuite a pour effet de rendre les plantes plus luxuriantes

et d'augmenter ainsi leur rendement. On termine enfin les opérations par une sélection complémentaire ayant pour objet d'éliminer les formes médiocres qui prennent parfois naissance à la suite de l'hybridation. Nous allons examiner ces différentes phases de l'amélioration.

I) Première sélection

On choisit un certain nombre de betteraves de forme et de grosseur convenables; on prélève sur chacune d'elles un fragment de racine et l'on dose le sucre qu'il renferme. Les pieds dont la richesse glucidique est insuffisante sont éliminés. Ceux que l'on retient sont alors mis en végétation; mais, afin d'éviter toute intervention de pollen étranger et d'obliger l'autofécondation à se produire, on isole chaque pied sous une cage en toile. Les plantes ainsi enfermées sont évidemment dans des conditions fort précaires. Elles fleurissent peu et l'on ne récolte finalement qu'un petit nombre de graines. Etant donné que les individus primitifs sont nécessairement des hybrides, les graines que l'on recueille ont aussi, dans la plupart des cas, une nature hybride; toutefois, les plantes auxquelles elles donnent naissance présentent constamment une teneur élevée en sucre.

L'année suivante, on fait germer ces graines en groupant celles qui

proviennent d'une même plante. Les diverses familles sont séparées les unes des autres par des arbres ou des bâtiments, ce qui évite tout apport de pollen étranger. Cette opération n'assure pas une autofécondation comme c'est le cas pour l'isolement sous toile, mais elle évite les hybridations massives, puisque la fécondation croisée se fait presque uniquement entre les plantes issues d'une seule racine. Les graines de seconde génération provenant de chaque famille sont alors cultivées dans un champ d'expérience, et l'on compare les plantes auxquelles elles donnent naissance, au point de vue de leur uniformité, de leur richesse en sucre, de la forme de leur racine, etc ... Les familles qui ne sont pas satisfaisantes sont alors éliminées tandis que celles dont les qualités sont jugées convenables sont conservées en culture.

Les opérations que nous venons de décrire empêchent ou tout au moins réduisent considérablement les possibilités d'hybridation. Grâce à elles, les formes primitives, qui étaient des hybrides, subissent des phénomènes de disjonction qui, s'ils n'aboutissent à la réalisation de véritables homozygotes diminuent cependant l'hétérogénéité des génotypes des individus. On constate que ce retour partiel à la lignée pure s'accompagne d'une diminution de luxuriance, tandis que la richesse en sucre est conservée. Pour retrouver la luxuriance initiale, il convient alors de réaliser des hybrides en vue de faire apparaître un phénomène d'hétérosis.

2) Hybridation

L'hybridation, dont nous venons d'indiquer la nécessité, est réalisée entre des plantes appartenant à des familles différentes, dont la richesse en sucre et les caractères morphologiques ont paru satisfaisants. Les graines que l'on récolte sur ces hybrides fournissent des plantes bien plus vigoureuses que celles provenant des familles-sélectionnées.

3) Seconde sélection

Les lots de plantes ainsi obtenus sont alors examinés avec soin et l'on élimine les types qui ont tendance à produire des graines la première année; on rejette aussi les individus dont les racines ont une forme défectueuse (racines fourchues ou difficiles à arracher) ou qui se montrent sensibles aux maladies. On abandonne enfin les hybrides dont la richesse en sucre ou le rendement sont insuffisants.

Finalement, les lots les meilleurs sont retenus et les graines qu'ils produisent livrées au commerce.

Les deux exemples d'amélioration que nous venons de considérer montrent combien les recherches de génétique appliquée sont longues et difficiles. Il n'existe en réalité aucune méthode vraiment générale; mais, chaque cas particulier pose de nouveaux problèmes dont la solution exige de longs tâtonnements.

C) Amélioration par mutation

I°) Principes généraux

Les horticulteurs ont mis à profit les phénomènes de mutation bien avant que leur signification ne soit clairement élucidée. Lorsqu'ils remarquaient, par exemple, l'apparition d'un rameau de type nouveau pourvu, soit de feuilles anormales, soit de fleurs dont la forme et la coloration étaient inconnues auparavant, ils tentaient d'en garder les caractères, soit au moyen de semences, soit par bouturage. De même, lorsqu'ils observaient, dans des semis, un individu

aberrant présentant des particularités intéressantes, ils l'isolaient et recueillaient ses graines afin de pouvoir réaliser sa culture à volonté. De cette manière, de nombreux mutants se sont perpétués sans que l'on ait toujours pu saisir leur origine. Mais, depuis l'avènement de la génétique moderne, les horticulteurs et les établissements spécialisés dans la production des semences ont étudié d'une manière systématique les phénomènes de mutation et ils ont isolé de nombreuses variétés horticoles.

Avant d'envisager les grandes lignes des résultats obtenus dans cette voie, nous devons faire remarquer que les chercheurs se sont en général contentés de tirer parti de mutations naturelles, sans essayer de réaliser des mutations expérimentales. Les mutations provoquées par les Rayons X ne sont, en effet, pas encore entrées dans le domaine pratique; quant aux phénomènes de polyploidie obtenus par la Colchicine, ils sont trop peu réguliers pour que leur exploitation commerciale soit facile. Toutefois, les méthodes actuelles seront vraisemblablement perfectionnées par la suite et l'on a de bonnes raisons de croire qu'il deviendra possible de tirer parti des mutations expérimentales.

2°) Exemples d'amélioration par mutation

Après avoir exposé ces notions générales, nous allons examiner maintenant la part qui revient aux phénomènes de mutation dans l'amélioration des plantes cultivées. Nous considérerons successivement les céréales, les plantes potagères et maraîchères, puis les plantes fruitières, les plantes ornementales et enfin les espèces coloniales.

Céréales

Contrairement aux phénomènes d'hybridation qui, comme nous l'avons constaté, jouent un rôle de premier plan dans l'amélioration des céréales, les mutations présentées par les végétaux de ce groupe n'ont reçu que peu d'applications.

Signalons cependant une mutation intéressante de l'Orge, caractérisée par l'absence de dents, sur les barbes. Ces formes d'Orge sont précieuses, car leurs barbes, après avoir été isolées par le vannage, peuvent servir de nourriture aux bestiaux.

Plantes potagères et maraîchères

Les plantes potagères et maraîchères ont fait l'objet d'un grand nombre de mutations, dont certaines présentent un intérêt pratique. Citons, par exemple, certains mutants de Pois, dont la cosse est charnue ou dépourvue de parchemin. Citons également la variété "Poposa", du Pois, que l'on a obtenue en Russie, à la fin du siècle dernier, et dont la graine possède la particularité d'avoir un tégument très adhérent aux cotylédons et qui, pour cette raison, ne se ride pas à la suite d'un séjour dans l'eau.

Le Haricot a fait également l'objet de mutations intéressantes. En particulier, les variétés "beurre" et "sans fil" qui comptent parmi les plus appréciées, sont des mutants. Signalons également comme mutant de haricot, le "flagolet à graines vertes" qui a été obtenu pour la première fois, par un cultivateur de Brétigny et que l'on exploite universellement.

On connaît aussi plusieurs mutants de Tomate, dont quelques-uns ont un intérêt pratique. Tel est notamment le cas de la variété "Globe" qui est presque complètement dépourvue de graines. La Femme de terre présente également des

mutations intéressantes. Certaines de ces mutations sont d'ordre physiologique et se traduisent par un ralentissement de la maturation conduisant à la création de formes tardives douées d'une vigueur plus grande que les formes précoces; d'autres portent sur la couleur des tubercules. La plupart de ces variations sont des mutations de bourgeons dont le caractère germinal n'est pas toujours établi; mais, comme la Pomme de terre se multiplie par voie asexuée, les particularités acquises par les mutations se perpétuent sans difficulté.

Plantes fruitières

De nombreuses variétés intéressantes de plantes fruitières ont été obtenues par mutation. C'est ainsi que chez le Pommier, on a observé diverses mutations, dont la plupart ont affecté la coloration des fruits. Les mutants à fruit rouge vif, appelés "Astrakan rouge" et "Lénagère" sont particulièrement recherchés. D'autres mutations ont porté sur la dimension des fruits et se sont traduites par la formation de fruits géants. Toutes ces variétés résultent de mutations de bourgeons et l'on a pu les conserver par greffage.

Le Poirier et le Prunier ont fait également l'objet de mutations intéressantes. Le Brugnion, cette sorte de pêche à peau lisse, que certains ouvrages considèrent comme un hybride de Pêcher et de Prunier, provient en réalité d'une mutation du Pêcher ordinaire.

Diverses variétés de Vignes produisent également de mutations. Tel est notamment le cas de la variété produisant le raisin de Corinthe noir, et de certaines formes à grains géants et sans pépins.

Signalons enfin des mutants intéressants ont été observés chez le Fraisier; c'est en effet par mutation que sont apparus le Fraisier de Gaillon sans filets et le Fraisier des quatre-Saisons, ainsi nommé parce qu'il possède la faculté de fructifier pendant toute la durée de la belle saison.

Plantes ornementales et plantes à fleurs

C'est surtout dans le cas des plantes ornementales et des plantes à fleurs que les phénomènes de mutations ont abouti à la création de types intéressants. Signalons par exemple le cas des Roses, chez lesquelles on a observé des mutations portant sur la couleur, et d'autres se traduisant par la production de rameaux grimpants.

Les phénomènes de mutation ont joué un grand rôle dans la diversification des Dahlias, des Chrysanthèmes et des Zinnias. Les diverses colorations que l'on rencontre chez les Oeillets résultent également de mutations. Chez le Pelargonium, c'est au contraire le feuillage qui est modifié par les mutations. On a observé par exemple des mutants à feuilles panachées ou bordées de blanc. Signalons aussi que par mutation d'une Capucine ordinaire, on a obtenu une race à fleurs doubles. Cette race présente en outre une odeur agréable, alors que le type ordinaire possède une odeur repoussante.

Mentionnons également que la Primevère de Chine et le Cyclamen ont muté pour donner des formes à fleurs frangées recherchées. La célèbre Primevère de Kew est aussi un mutant qui, comme nous l'avons montré, est un allopolyploïde issu du croisement de *P. floribunda* et *P. verticillata*. Une des plus célèbres mutations de plantes à fleurs est celle signalée en 1886 par E. ANDRÉ à propos du *Sarothamus scoparius*. Cet auteur observa, dans un champ de genêt à balai, un individu singulier, dont les fleurs possédaient des ailes et un calice de couleur cranioisie, alors que les autres pièces florales étaient jaune d'or.

comme dans la fleur normale. Cette forme, que l'on cultive, fréquemment dans les parterres est appelée le genêt d'André. Elle a elle-même subi des mutations ultérieures.

Signalons enfin que le Narcisse, la Tulipe, l'Anémone, la Campanule, la Digitale, etc ... comportent divers mutants que l'on a retenus pour la beauté de leurs fleurs.

Les plantes ornementales que l'on cultive pour leur feuillage ont subi, elles aussi, de nombreuses mutations intéressantes. Certaines se sont traduites par une simplification de la feuille, par exemple, par la production de types monophylles, à partir de variétés à feuilles composées. Ce genre de mutations s'est recentré notamment chez le Frêne et le Robinier.

La variation inverse, c'est-à-dire la production de feuilles laciniées s'observe chez le Sureau, le Noyer, l'Erable japonais, l'Orme, etc D'autres mutants très beaux sont caractérisés par des feuilles crispées; tel est le cas de certains Saules et Lauriers-cerises.

Signalons également des mutations se traduisant par la formation de feuilles pourpres. Chacun connaît les magnifiques variétés pourpres de Hêtre de Noisetier et d'Erable japonais, qui, toutes, sont des mutants.

C'est enfin par mutation que sont apparues de nombreuses variétés à feuilles panachées d'Acer negundo, de Euis, de Houx, d'Iris, d'Aucuba, etc ...

En résumé, les phénomènes de mutation jouent un rôle important dans la création de nouvelles variétés de plantes cultivées; mais l'expérimentation tient peu de place dans ce domaine, car les horticulteurs se bornent à isoler et à conserver les mutants spontanés, grâce à la sélection et à diverses pratiques culturales. Rappelons cependant que l'état actuel des recherches que l'on poursuit sur les mutations expérimentales, permet de penser qu'à l'avenir les horticulteurs et les producteurs de semences tireront parti de ces études qui, jusqu'à présent, demeurent théoriques.

A P P E N D I C E

NOTIONS SUR LA PALEONTOLOGIE VEGETALE

Ainsi que nous l'avons indiqué précédemment, la notion d'évolution s'appuie sur les résultats de la paléontologie. Etant donné que celle-ci n'a que des rapports très lointains avec la génétique, nous avons négligé d'en parler au cours de notre exposé.

Mais, à présent, nous croyons utile de rappeler les caractères généraux de l'histoire du règne végétal, à l'intention des lecteurs, peu familiarisés avec cette question.

Nous indiquerons tout d'abord ce que représentent les fossiles; puis nous définirons les grandes époques géologiques et, pour finir, nous retracerons les lignes essentielles de la paléobotanique.

A) Généralités: les Fossiles

1) Formation des fossiles

Les cadavres des animaux et des végétaux sont en général rapidement détruits, car leurs parties molles sont dissociées par les bactéries ou les Champignons et leurs squelettes désagrégés par les eaux.

Mais, dans certains cas, cette destruction n'est pas complète et certaines parties d'organismes se conservent indéfiniment. C'est ainsi que les revêtements des Crustacés et des Mollusques ou les squelettes des Algues calcaires et siliceuses résistent souvent aux agents destructeurs et s'accumulent au fond des mers constituant ainsi des dépôts parfois énormes. Il peut aussi arriver que des cadavres soient enrobés rapidement dans des sédiments d'origine inorganique qui les soustraient à l'action dissolvante des eaux. Leurs parties molles disparaissent mais leurs squelettes sont conservés. Ou bien, les parties molles des organismes sont remplacées progressivement par des substances minérales telles que de la silice ou du calcaire. De cette manière, leur forme et leur structure sont conservées. D'autres fois encore, les cadavres emprisonnés dans des sédiments sont dissociés peu à peu, mais laissent leur empreinte dans la roche.

Enfin, lorsqu'un cadavre est enrobé dans de la glace, comme c'est le cas dans les régions polaires, ou englué par de l'asphalte, il se conserve presque intact.

En résumé, il peut arriver que des êtres vivants laissent après leur mort des vestiges divers qui peuvent être retrouvés, en fouillant l'écorce terrestre. A ces vestiges, dont l'étude permet de reconstituer l'histoire biologique de la terre, on donne le nom de fossiles.

2°) L'âge des fossiles

Lorsqu'un paléontologiste se trouve en présence d'un fossile, il doit, en premier lieu, s'efforcer de déterminer son ancienneté.

C'est là un problème difficile. Jadis, on évaluait l'âge des fossiles en

tenant compte de l'épaisseur des sédiments qui les recouvraient. Mais cette méthode se révéla médiocre car l'épaisseur des dépôts n'est pas forcément fonction de leur ancienneté. Par la suite l'étude de la radio-activité des roches, a fourni des précisions bien supérieures.

Voici le principe de cette méthode:

Lors de leur formation, certains sédiments emprisonnent des composés radio-actifs par exemple des sels d'Uranium. Par la suite, l'Uranium se désintègre en Hélium et en Plomb.

Étant donné que les physiciens connaissent la vitesse de cette désintégration, il est possible d'évaluer l'ancienneté d'une roche en dosant le Plomb et l'Uranium qu'elle renferme; c'est ainsi qu'une roche dans laquelle la proportion de Plomb par rapport à l'Uranium est égale à 1,3 % date d'environ 100 millions d'années; une proportion de l'ordre de 12 % indique un âge de l'ordre d'un milliard d'années; par voie de conséquence, on connaît l'âge des fossiles présents dans cette roche.

B) Les Époques géologiques

L'étude des roches et l'examen des fossiles qu'elles renferment permettent de retracer l'histoire de la terre.

Mais il n'est pas possible de connaître les premières phases de cette histoire, car les fossiles les plus anciens ont été détruits par les facteurs du métamorphisme (chaleur, pressions, etc ...). Les plus vieilles roches sédimentaires qu'il nous soit permis d'observer datent d'environ 1.750 millions d'années. L'énorme intervalle de temps qui s'étend entre cette limite extrême de l'histoire de la terre et la période actuelle a été divisé par les géologues en 4 grandes époques que l'on appelle des ères.

L'ère primaire commença il y a 1.750 millions d'années et sa fin remonte à 230 millions d'années. Cette ère, la plus longue de toutes, est caractérisée par une épaisseur considérable de sédiments, atteignant par endroits plusieurs milliers de mètres.

L'ère secondaire, qui suivit, ne dura que 150 millions d'années.

L'ère tertiaire et l'ère quaternaire, qui dure encore, furent encore plus courtes. On peut les évaluer chacune à 40 millions d'années.

Ces chiffres n'ont naturellement qu'une valeur très approximative.

Les ères se subdivisent elles-mêmes en périodes.

C) Les Grandes lignes de la paléontologie végétale.

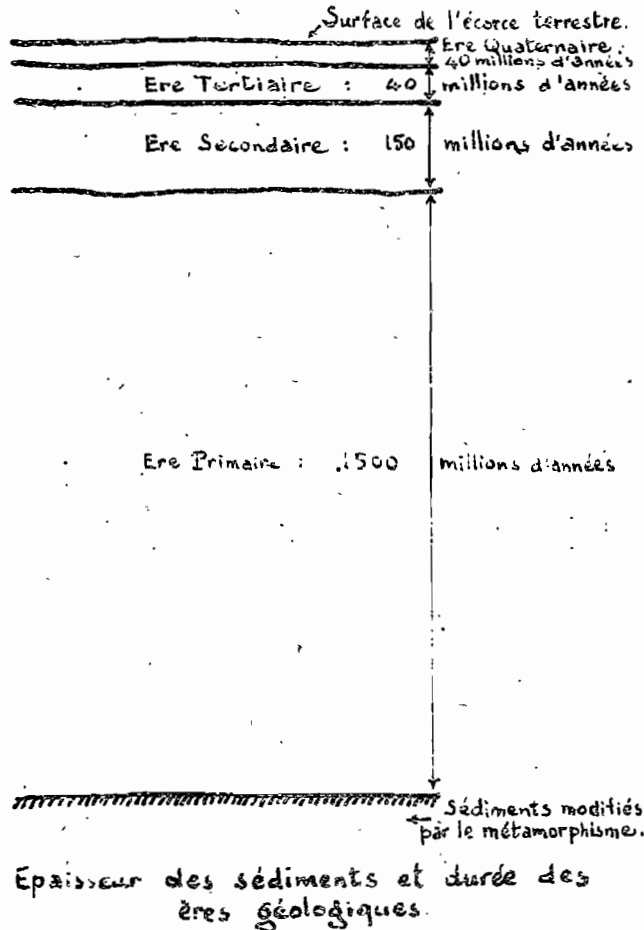
I°) l'Ère primaire

Elle se divise en cinq périodes, qui sont:

- le précambrien
- le cambrien
- le silurien
- le dévonien
- l'anthracolithique

Nous allons examiner les caractéristiques de la flore de ces différentes époques.

a) Préambrien et Cambrien



Les sédiments très anciens ont, pour la plupart, subi l'action de hautes pressions, de températures élevées, de vapeurs réductrices, etc... Ces divers facteurs provoquent leur transformation en roches métamorphiques; les fossiles qu'ils pouvaient éventuellement renfermer furent donc détruits, mais en laissant parfois des traces charbonneuses qui témoignent de leur existence.

Il faut donc renoncer à l'espoir de retrouver les vestiges des premiers êtres qui peuplèrent la terre... En particulier, l'origine de la vie est incalifiable et nous sommes réduits à l'imaginer par de simples hypothèses.

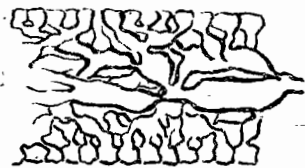
Les sédiments du Préambrien inférieur et du Préambrien moyen ne montrent pas de fossiles végétaux; mais, déjà, on y trouve des squelettes de Radiolaires, de Coelentérés et des restes de Mollusques. Il devait donc exister à cette époque des végétaux autotrophes, puisque la vie animale ne peut se maintenir en l'absence de plantes vertes.

Les roches du Préambrien supérieur, qui datent 700 millions d'années, ne renferment pas non plus de vestiges indiscutables de végétaux. On a signalé l'existence d'Algues dans les sédiments de cette époque, mais sans en apporter la preuve formelle. Les roches cambriennes renferment les premiers restes végétaux importants. On y trouve des Algues et des spores cutinisées, qui proviennent sans doute de Pteridophytes

b) Silurien



Aspect du thalle



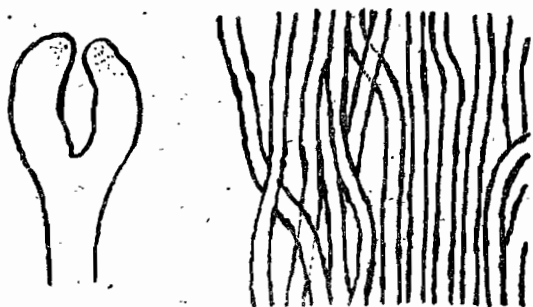
Structure du thalle

Codium tomentosum
(Algue Verte Siphonée)

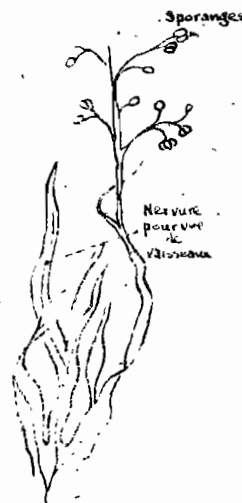
L'époque silurienne fut marquée par la diversification des Algues, l'apparition des Champignons et surtout par celle des premières plantes vasculaires.

Ces premières plantes vasculaires, auxquelles on donne le nom de Nématophytes présentèrent un aspect inattendu. En effet, leur appareil végétatif rappelait celui de certaines Algues siphonnées, notamment du *Codium*. Pourtant, ces végétaux étaient bien des Ptéridophytes, car ils possédaient des spores cutinisées.

Les roches siluriennes renferment aussi des vestiges d'autres Cryptogames vasculaires, également semblables à des Algues. On y trouve par exemple l'*Haliserites* qui est constitué par une sorte de thalle aplati, parcouru par une nervure munie de vaisseaux et dont les rameaux terminaux sont garnis de sporanges groupés en bouquets.



Aspect général et structure des Nématophytes



Haliserites

au vaste groupe des Psilephytinées qui se diversifia plus tard au Dévonien.

Signalons enfin que la flore silurienne comportait déjà quelques lycopodiées.

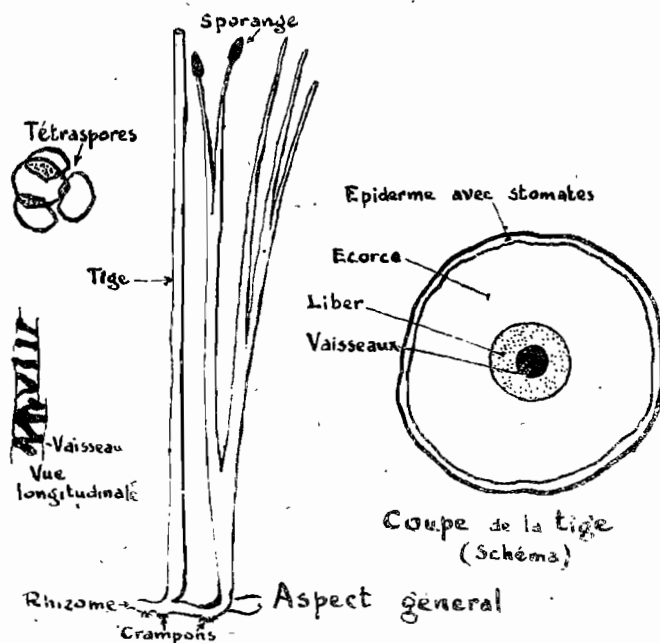
c) Dévonien

L'époque dévonienne fut marquée par la diversification des Psilophytinées qui s'étaient manifestées discrètement pendant le Silurien, et par l'apparition de types nouveaux.

Examinons d'abord les Psilophytinées.

Ces premières cryptogames vasculaires avaient une morphologie encore très rudimentaire. L'une des plus caractéristiques, le Rhynia, ne possédait ni racines, ni feuilles. Son appareil végétatif comportait un rhizome fixé au sol par des crampons et portant des tiges ramifiées par dichotomie, à l'extrémité desquelles se trouvaient des sporanges. La structure de la tige de Rhynia était fort simple. Elle comportait un épiderme cutinisé pourvu de stomates

(ce qui montre qu'il s'agissait de plantes terrestres), une écorce abondante et enfin une sorte de cylindre central constitué par un massif de vaisseaux entouré de liber.



Rhynia

Il existait un grand nombre d'autres Psilophytinées. Leur organisation générale était assez uniforme, mais certaines, notamment l'Asteroxylon, possédaient de petites feuilles écailleuses.

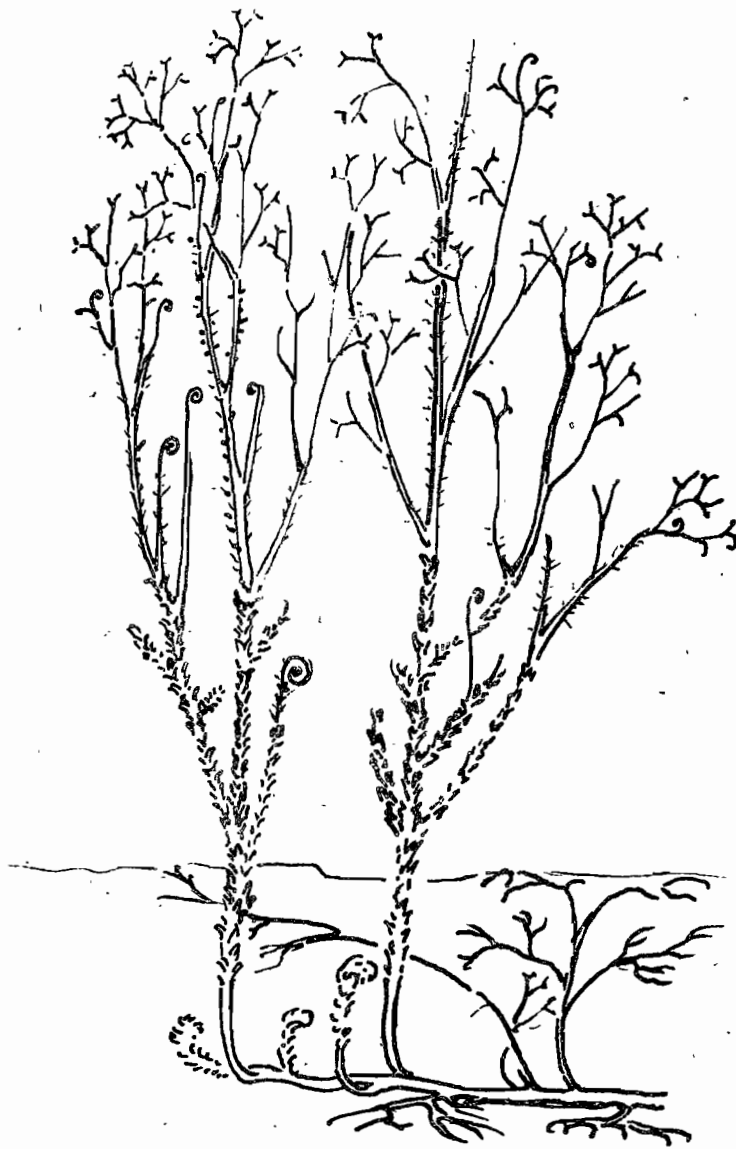
Les caractères de l'organisation des Psilophytinées présentent un grand intérêt général,

car ils permettent d'affirmer que chez les plantes vasculaires, la tige est l'organe primitif, tandis que les autres organes, racines et feuilles, ne se sont différenciés que secondairement.

La durée de ces premières plantes vasculaires fut relativement brève, car la plupart disparurent complètement au Dévonien supérieur;

Par contre, les Lycopodiinées s'affirmèrent pendant cette période, atteignant ainsi le puissant développement qu'elles devaient manifester pendant l'Anthracolithique.

D'autres types de Cryptogames vasculaires apparurent discrètement, préparant ainsi l'exubérance de ce groupe durant la période suivante. Citons comme exemple les Sphenophyllum, pourvus de tiges articulées portant



Astenoxyloides elberfeldense

des verticilles de
feuilles en forme de
languettes, et qui
appartiennent à la
vaste classe des Pté-
ridophytes articulées.

Les Filicinées
apparaissent également
pendant le Dévonien.
Certaines de ces Feu-
gères archaïques é-
taient déjà pourvues,
comme celles qui vi-
vent encore, des lar-
ges frondes foliacées
qui confèrent aux plan-
tes de ce groupe leur
aspect caractéristique;
citons comme exemple
l'*Archæopteris*, dont
les folioles obtuses
ressemblent à celles
de certains *Aspleniums*
actuels.

Les frondes de cer-
taines de ces filicinées
fossiles montrent des
speranges, ce qui prou-
ve indiscutablement
qu'il s'agit de Ptéride-
phytes. Mais, d'autres
ne présentent jamais de
fructifications de ce
genre.

Or, on a constaté



Sphenophyllum

que ces frondes apparemment stériles étaient parfois mêlées à de petits corpuscules dont la signification demeura longtemps inconnue et qu'on considéra tout d'abord comme des graines d'une Phanérogame vivante à côté de la Fougère et dont l'appareil végétatif n'aurait pas été conservé.

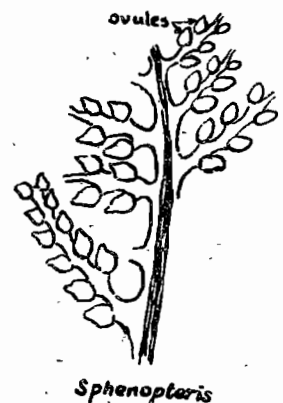
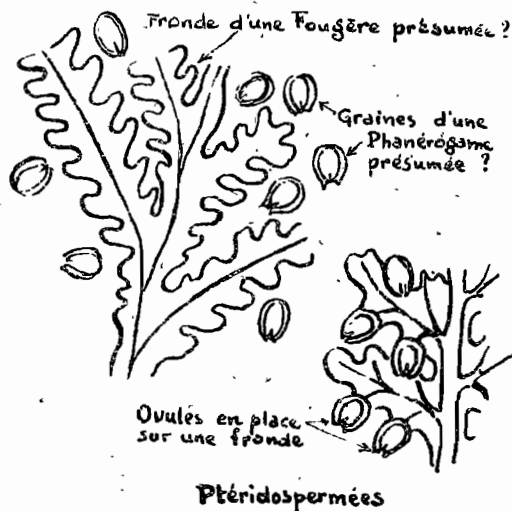


Frondes d'*Archaeopteris*

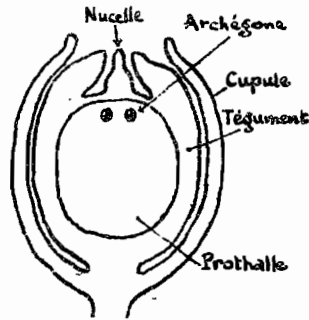
On ne tarda pas à constater que certaines de ces graines présumées étaient en réalité attachées aux frondes. Dès lors les paléo-botanistes furent obligés d'admettre que ce qu'ils prenaient pour des Fougères représentait des plantes à graines, c'est-à-dire des Phanérogames. On leur donna le nom de Ptéridospermées, qui veut dire Fougères à graines.

Citons comme exemple de Ptéridospermée dévénienne le *Sphenopteris*, dont les folioles aplaties portent une double rangée de "graines" présumées.

Mais, par la suite, cette interprétation fut mise en doute, car on n'observa jamais d'embryon dans la prétendue graine des Ptéridospermées.



Pour cette raison, certains auteurs estiment que ces formations ne sont pas des graines mais de simples ovules du type orthotrope.



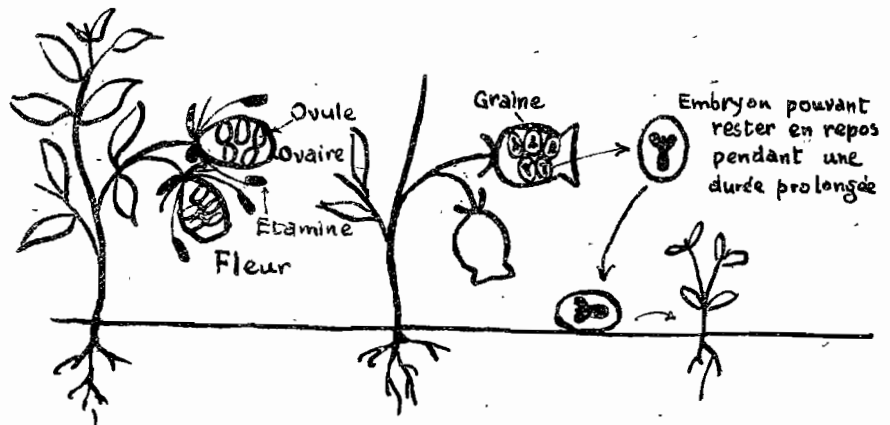
Ovule de Pteridospermée

On sait qu'une graine est un ovule fécondé dans lequel l'oeuf a proliféré pour donner une plantule qui demeure à l'état de vie ralentie protégée par des téguments souvent épais. Or, la prétendue graine des Pteridospermées ne montre rien de tel. C'est en réalité un simple ovule dépourvu d'embryon.

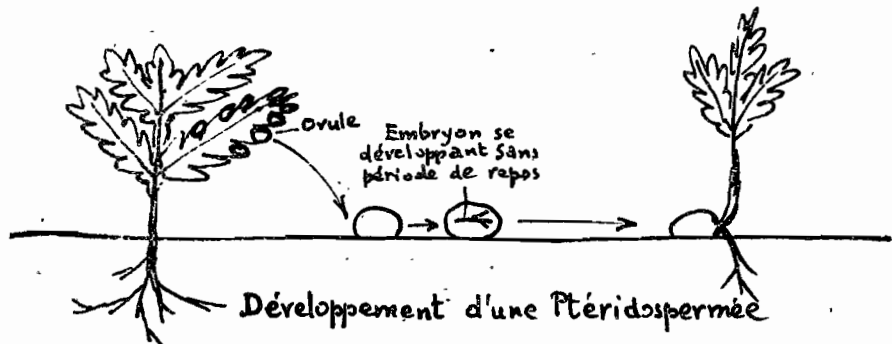
Les ovules des Pteridospermées étaient, semble-t-il, disséminés directement aussitôt après la fécondation ou même avant, et ce n'est que plus tard que dans chacun d'eux un embryon se développait d'une manière continue, sans aucune période de repos végétatif, pour donner une nouvelle plante.

La position systématique des Pteridospermées n'est donc pas facile à fixer. Si l'on admet, conformément à l'opinion classique que les corpuscules que l'on voit sur les frondes des Pteridospermées étaient des graines, c'est-à-dire qu'ils renfermaient un embryon

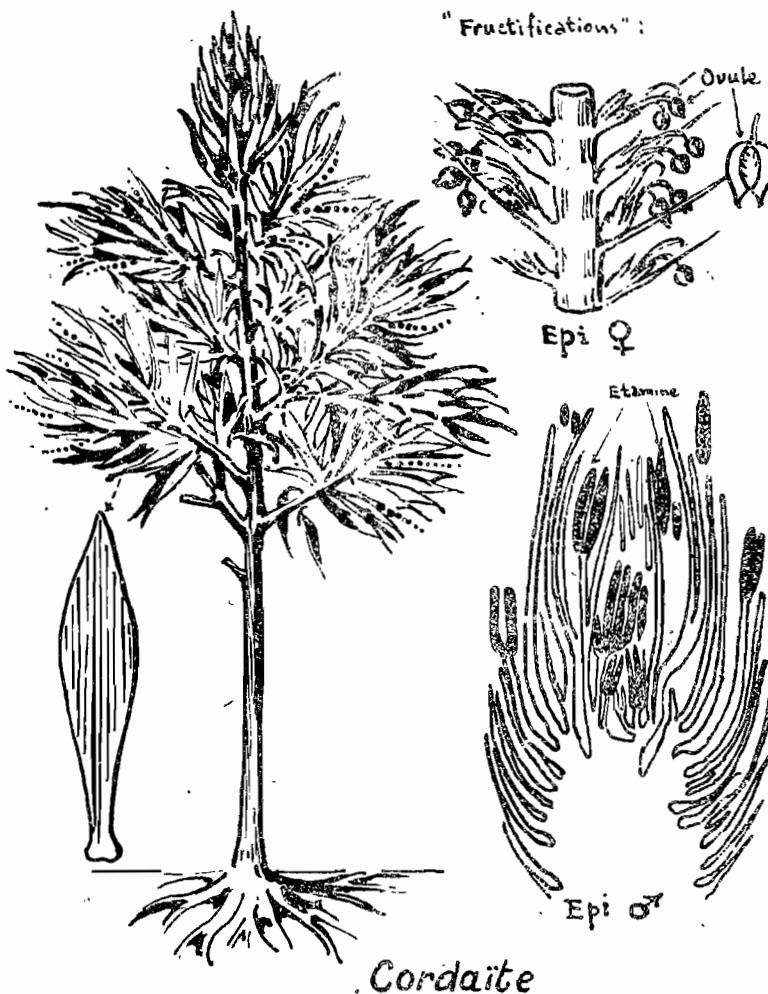
dent le développement était momentanément suspendu, on doit considérer ces plantes comme des Phanérogames Gymnospermes, puisque ces graines étaient nues. Si, au contraire, comme tout semble le prouver, les prétendues graines des Pteridospermées n'étaient que des ovules, on doit considérer ces végétaux comme des



Développement d'une Phanérogame



Développement d'une Pteridospermée



intermédiaires entre les Pteridophytes et les Phanérogames, et leur donner, avec EMBERGER le nom de Préphanérogames.

Les sédiments dévonienens renferment, outre les Pteridospermes d'autres Préphanérogames bien différentes, dont l'appareil végétatif ressemble à celui de certaines Monocotylédones actuelles et dont on a fait le groupe des Cordaitales. Ces Cordaitales étaient représentées par de grands arbres dont l'aspect rappelait celui des Dracaena actuels. Leur tronc massif, terminé vers le bas par un puissant appareil racinaire portait à son sommet des feuilles rubanées analogues à celles des Bambous; ces feuilles étaient mêlées d'épis fructifères; certains épis étaient uniquement mâles et constitués par de simples étamines fourchues. D'autres étaient exclusivement

femelles et portaient des ovules orthotropes pédicellés que l'on a pris à tort pour des graines.

En résumé, le Dévonien marqua une orientation décisive de la flore terrestre. Cette période fut en effet caractérisée par un puissant développement des Cryptogames vasculaires et par l'apparition des Préphanérogames qui représentent un type intermédiaire entre les Pteridophytes et les Phanérogames.

On peut donc dire qu'à ce moment les lignes fondamentales de la flore actuelle étaient déjà esquissées.

d) 1^o Anthracolithique

La période anthracolithique comporte deux subdivisions:

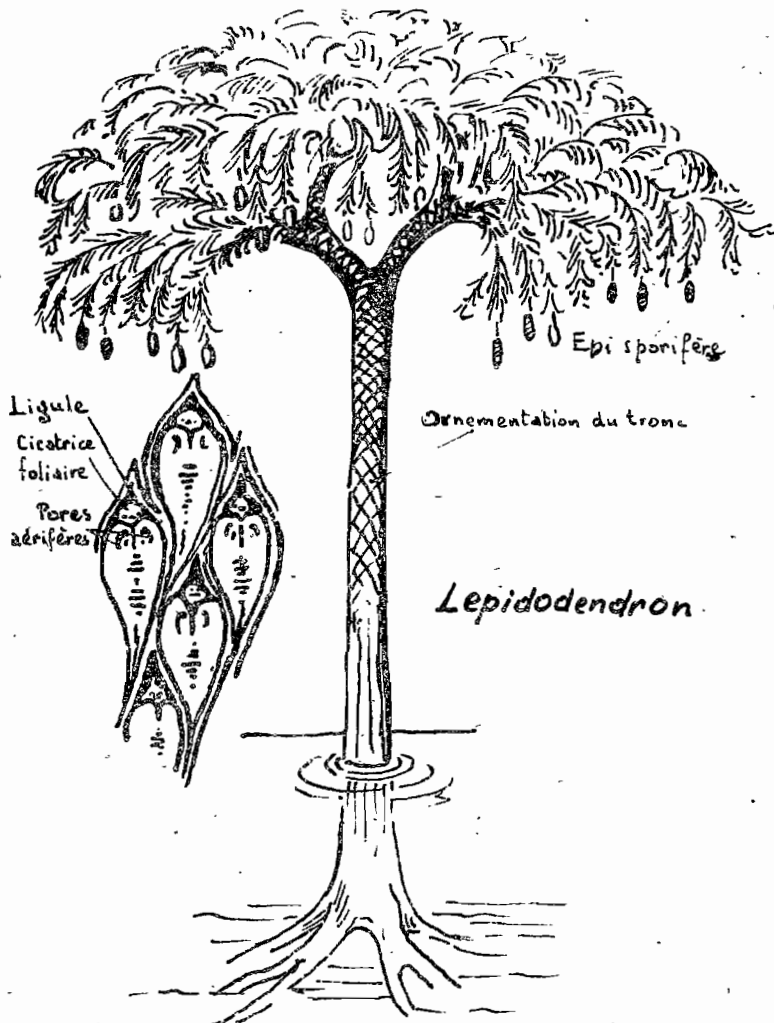
- le Carbonifère
- le Permien

Au seuil des âges carbonifères, les tendances dévoniennes s'accrochèrent. Les Cryptogames vasculaires archaïques, c'est-à-dire les Psilophytinées avaient déjà disparu. Mais, en revanche, les groupes qui avaient subsisté se diversifièrent puissamment. Le Carbonifère fut en effet caractérisé par un extraordinaire développement des Lycopodiées, des Articulées et des Filicinées, dont les restes, admirablement conservés, se retrouvent en abondance dans la houille.

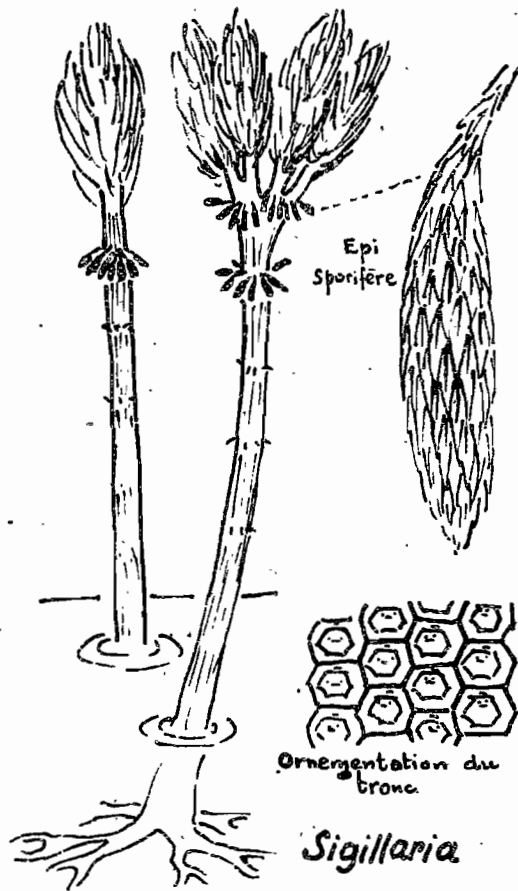
Les Lycopodiées de cette époque étaient pour la plupart de grands arbres vivant dans des marécages. Les deux types principaux étaient les Lépidodendrons et les Sigillaires.

Chez les premiers, le tronc s'épanouissait en parasol à la partie supérieure pour donner un grand nombre de rameaux feuillés à l'extrémité desquels pendaient de volumineux épis sporifères. La surface du tronc était divisée en losanges possédant une structure complexe; chacun d'eux comportait des pores aëri-fères, une cicatrice foliaire et une ligule.

Les Sigillaires étaient moins ramifiées que les Lépidodendrons. Leur tronc possédait également des ornements caractéristiques. Mais celles-ci, au lieu d'être losangiques, comme dans le cas du Lépidodendron, avaient la forme de sceaux, d'où le nom de Sigillaria (Sigillum = sceau).



Les Articulées manifestèrent également une remarquable exubérance pendant le Carbonifère. On retrouve dans les sédiments de cette époque, des formes



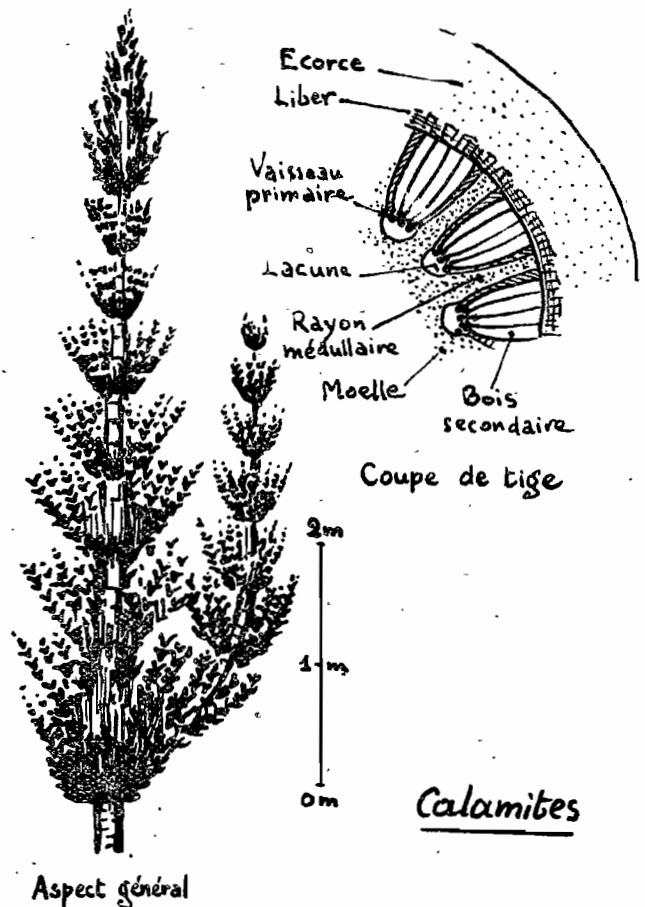
de celle que l'on rencontre dans les types actuels. En effet, ces tiges comportaient des zones génératrices libéro-ligneuses produisant des formations secondaires très abondantes, ce qui explique qu'elles aient pu s'épaissir considérablement.

Enfin, le dernier grand groupe des Cryptogames vasculaires, celui des Filicinaées, était également largement représenté au Carbonifère. Les Fougères qui vivent actuellement dans les forêts équatoriales ne

analogues à celles du Dévonien, notamment divers *Sphenophyllum*, auxquelles s'ajoutèrent d'autres types.

Les plus connus sont les Calamites, sortes de prêles géantes, mesurant jusqu'à 10 m. de hauteur, et dans lesquelles on trouvait déjà les caractères si particuliers des Prêles actuelles: rameaux placés en verticilles, feuilles filiformes ou soudées en lames cylindriques.

La structure anatomique des tiges de ces Articulées archaïques, de même que celle des Lycopédiées, était très différente



donnent qu'une idée bien faible de ce qu'étaient les Filicinées du Carbonifère.



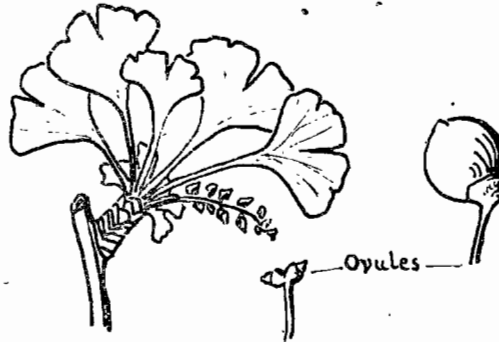
Il existait à cette époque une foule de formes arborescentes et herbacées que l'on a groupées en familles nombreuses dont certaines sont encore représentées actuellement, mais dont beaucoup ont entièrement disparu.

Il faut d'ailleurs signaler que des erreurs ont été commises dans la détermination des Fougères fossiles.

Certaines frondes, notamment celles de Pecopteris, que l'on attribua longtemps à des fougères furent reconnues par la suite comme appartenant à des Pteridospermées, c'est-à-dire à des Préphanérogames. Ce dernier groupe qui apparut au Dévonien, se développa considérablement pendant le Carbonifère et présente une

GINKGOALES

Rameau de
Ginkgo biloba L
(Actuel)



feuille d'espèces dont la plupart ressemblaient étonnamment à des fougères. Dans les sédiments de cette époque, on a découvert, non seulement des rameaux partant des ovules, mais aussi des rameaux mâles pourvus de microspores, généralement groupés en faisceaux. Les Cordaitales, héritage du Dévonien, s'épanouirent aussi durant le Carbonifère.

GINKGOALES FOSSILES ;

Permien



Jurassique



Pliocène



Enfin, il apparut à cette époque un nouveau type de Préphanérogames constituant l'ordre des Ginkgoales. Les Ginkgoales étaient des arbres à feuilles curieuses, analogues à celles de certaines fougères du genre

Ginkgoites

Adiantum. Apparues au Carbonifère, les Ginkgoales se sont diversifiées au début de l'ère secondaire, puis elles sont entrées en régression, mais sans disparaître complètement, car il reste encore un unique représentant de ce groupe, le Ginkgo Bileba, que DARWIN appelait un "fossile vivant". L'appareil végétatif du Ginkgo biloba est tout à fait semblable à celui des Ginkgoales fossiles. En étudiant sa reproduction, on peut constater qu'effectivement, cette plante ne produit pas de graines, mais que ce qu'on appelle ainsi est en réalité l'ovule qui se détache après avoir été fécondé et dans lequel se développe bien plus tard un embryon qui germe sans aucune phase de repos végétatif.

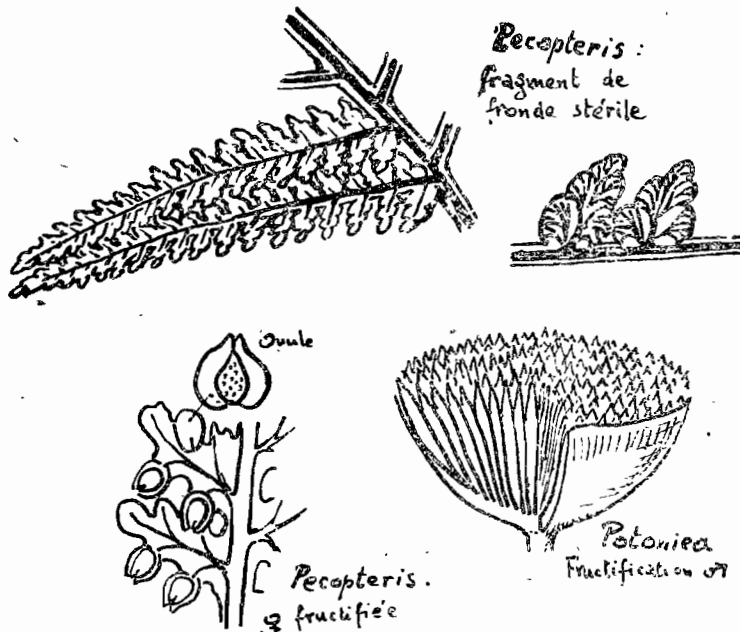
C'est donc à tort qu'on place le Ginkgo dans les Phanérogames Gymnospermes. C'est en réalité une relique du vaste groupe des Préphanérogames qui prospéra à la fin de l'ère primaire.

Les différents types que nous venons d'étudier, Lycopodiées, Articulées, Filicinées, Préphanérogames, existaient déjà au Dévonien; mais le Carbonifère fut aussi marqué par l'apparition de formes vraiment nouvelles, dont les plus importantes étaient de véritables Phanérogames ou Spermaphytes; c'est-à-dire des plantes produisant des graines qui, au moment de leur dissémination, renfermaient un embryon en état de repos végétatif.

Les plus anciennes des Phanérogames sont des Gymnospermes, c'est-à-dire des Phanérogames pourvues d'ovules et de graines nus; citons comme type de Gymnosperme de la période carbonifère le *Lebachia*; c'était un arbre à feuilles écailleuses rappelant l'*Araucaria* actuel. Il produisait des cônes fusiformes analogues à ceux des Conifères modernes.

Pour compléter ce bref tableau de la flore carbonifère, signalons enfin que les Mousses sont apparues à cette époque.

Ainsi, dès cette époque, les principaux types actuels étaient représentés. En effet, le règne végétal comportait déjà ses 4 embranchements.



La fin de la période anthracolithique ou Permien n'apporta aucune nouveauté essentielle, mais fut caractérisée par de simples modifications de l'équilibre des groupes déjà existants; les Cryptogames vasculaires qui avaient dominé le Carbonifère, entrèrent en régression, ainsi que la plupart des Préphanérogames, notamment les Pteridospermes, et les Cordaites.

Par contre, les Gymnospermes, qui devaient dominer l'ère secondaire, commencèrent déjà à s'affirmer à la fin de l'ère primaire.

2°) L'ère secondaire

L'ère secondaire est subdivisée en trois périodes:

- Trias
- Jurassique et
- Crétacé

Pteridospermes

a) Trias

La période triasique fut caractérisée par un climat aride, qui provoqua, semble-t-il, un appauvrissement général de la flore. Des groupes entiers de Cryptogames vasculaires (Calamites, Sphénophyllales, Lépidodendracées, etc ...) disparurent complètement; il en fut de même des Cordaïtes et des Ptéridospermées, dont seuls quelques types subsistèrent.

Par contre, les Ginkgoales et les Cénifères, qui s'étaient manifestées discrètement à la fin de l'ère primaire s'épanouirent au début de l'ère secondaire.

Enfin, des types nouveaux remplacèrent les groupes éteints. Il apparut, en effet, pendant le Trias, de nouvelles formes de Préphanérogames constituant le groupe des Cayteniales, et de nouveaux types de Gymnospermes, les Cycadales et les Bennettiales.

b) Jurassique

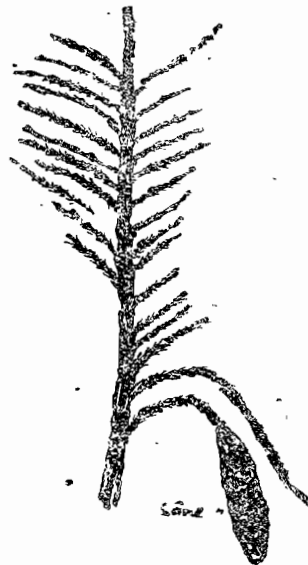
Le Jurassique confirma dans l'ensemble les tendances amorcées précédemment, car les groupes apparus pendant la période précédente, Cayteniales, Bennettiales, s'affirmèrent puissamment au cours du Jurassique.

Les Cayteniales étaient de curieuses Préphanérogames qui manifestaient une tendance à l'angiospermie. Leurs fleurs femelles étaient très particulières; chacune d'elles était constituée par une feuille ovulifère repliée sur sa face fertile formant ainsi une sorte d'ovaire muni d'un orifice assurant la pénétration des tubes polliniques. Leurs fleurs mâles ne possédaient par contre aucun caractère particulier; c'étaient de simples étamines groupées à l'extrémité de certains rameaux.

Malgré leur tendance à l'angiospermie, ces végétaux doivent être considérés comme des Préphanérogames, car ils ne produisaient pas de graines, mais seulement des ovules. Les ovules des Cayteniales étaient orthotropes comme chez les autres Préphanérogames.

Les Cycadales, qui apparurent au début de l'ère secondaire étaient à leur apogée pendant le Jurassique.

Citons comme exemple le *Palaeocycas* constitué par un tronc massif portant à sa partie supérieure des feuilles rubannées entre lesquelles se trouvaient, chez les individus mâles, des feuilles stériles, et chez les individus femelles, des feuilles ovulifères pourvues d'une double rangée d'ovules

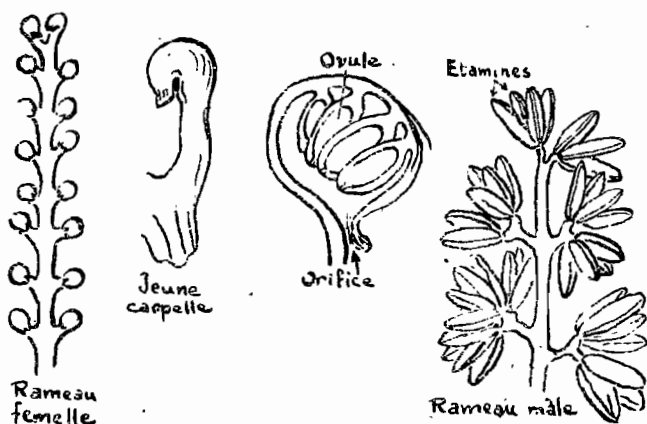


Rameau de *Palaeocycas*

arthéropes.

Les Cycadales du Jurassique étaient incontestablement des Phanérogames, car elles produisaient des graines analogues à celles que l'on peut recueillir actuellement sur les rares représentants de ce groupe qui vivent encore :

Le groupe le plus caractéristique de la période jurassique est manifestement celui des Bennettiales car il domina par son importan-

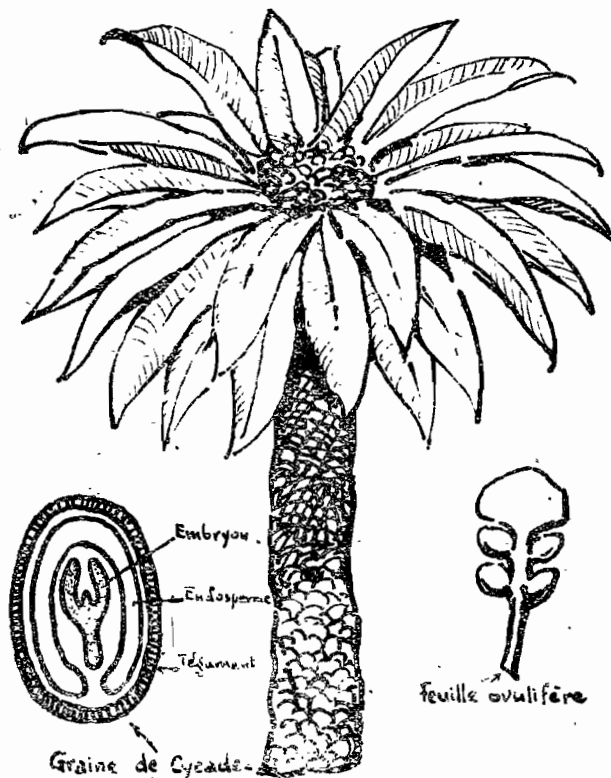


Caytoniales

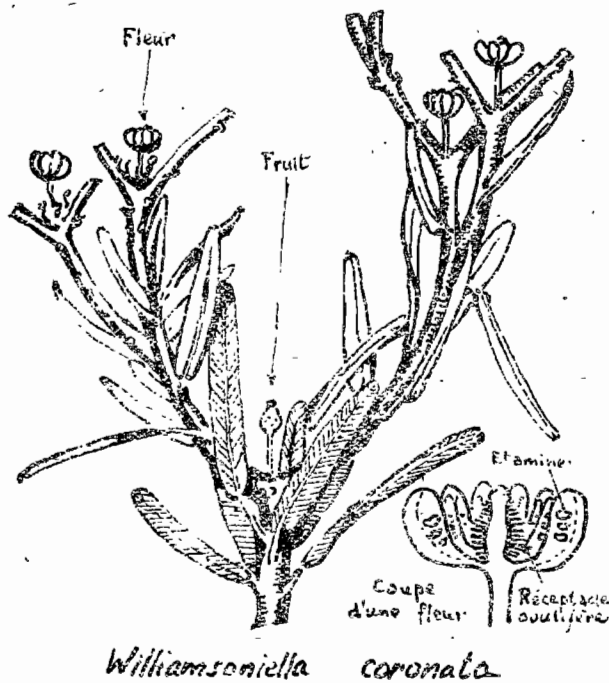
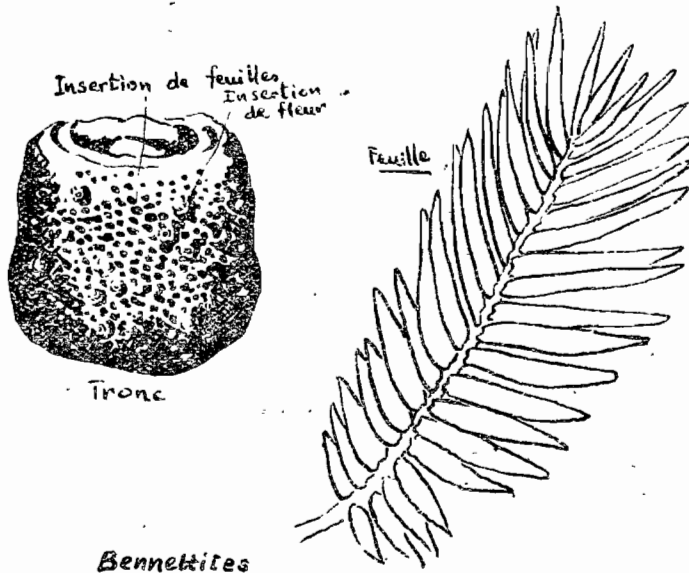
ce tous les autres.

On a dénombré en effet, plus de 30.000 formes de Bennettiales Jurassiques. Nous n'étudierons que deux d'entre elles: Bennettites et Williamsoniella.

Les Bennettites possédaient des troncs massifs, très courts, portant de nombreuses feuilles insérées en hélice, dont les pétioles se cassaient au moment de la fossilisation, si bien que l'on ne trouve plus que leurs bases. Sur les troncs, conservés dans les sédiments; on connaît toutefois les feuilles, car on les rencontre mêlées aux troncs. La feuille des Bennettites était du type composé et ressemblait à celle



Palaeocycas



de certains Palmiers actuels. Entre les feuilles, étaient insérées de nombreuses fleurs portées par des pédoncules très courts. Certaines espèces possédaient des fleurs unisexuées, tandis que d'autres étaient pourvues de fleurs hermaphrodites.

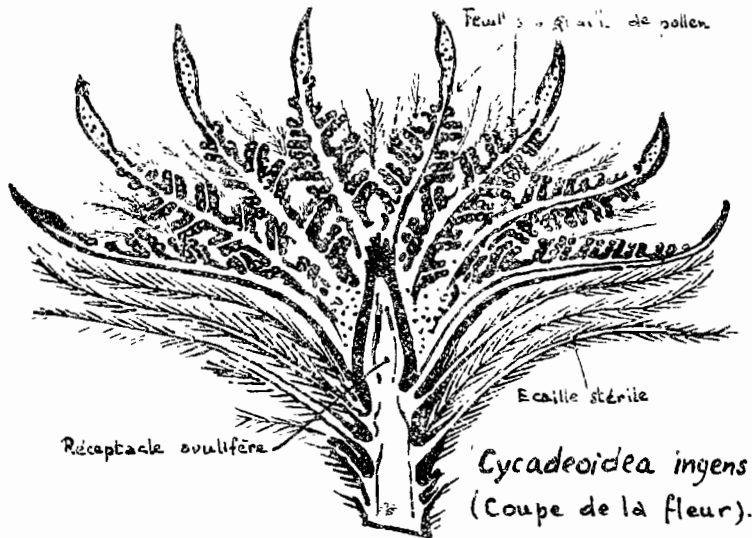
Williamsoniella étaient constituées en général par un axe court que terminait un réceptacle ovulifère portant de nombreux ovules longuement pédicellés, séparés par des écailles stériles. Après fécondation, ces ovules se transformaient en graines. De part et d'autre de ce gynécée rudimentaire, se trouvaient des sortes d'étamines constituées par des feuilles incurvées dont la face concave était garnie de sacs polliniques. Enfin, la région inférieure de l'axe floral était munie de nombreuses pièces stériles. Cette disposition des pièces florales et surtout la présence de tissus protecteurs environnant les ovules indiquait une tendance à l'angiospermie.

Cette tendance s'accusait encore davantage dans le genre Williamsoniella. Cette Bennettitidée était un arbre, se rami-

fiant par dichotomie, et dont tout le tronc portait des feuilles entières en forme de languettes.

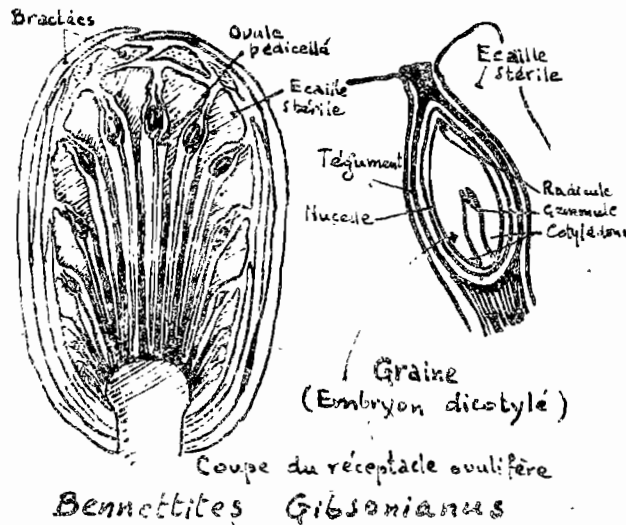
Entre les deux branches de chaque dichotomie s'insérait une fleur hermaphrodite portée par un long pédoncule. Cette fleur était constituée par un réceptacle ovulifère analogue à celui d'un Bennettites, qu'entourait plusieurs microsporophylles contenant des grains de pollen.

Les bennettitales représentaient l'élément dominant de la flore jurassique. Mais les autres groupes des Gymnospermes, notamment les Cycadales et les Conifères étaient aussi largement représentés, de même que certaines Préphanérogames les Ginkgoales et les Caytoniales.



La régression des Ptéridophytes, commencée dès la fin de l'ère primaire, était déjà très accentuée au Jurassique. En particulier les Articulées étaient devenues fort rares.

Il existait, par contre de nombreuses Fougères, parmi lesquelles figuraient des types analogues à ceux qui vivent actuellement. Enfin, s'ajoutant à ces formes héritées des précédentes, les premières Angiospermes firent leur apparition: ces Angiospermes archaïques étaient des plantes analogues aux Palmiers ou aux Cypéracées. Mais les vestiges de ce groupe sont très rares dans les sédiments jurassiques. Ainsi, à cette époque, la flore offrait un tableau complet du règne végétal, puisque tous les groupes étaient représentés.



c) Crétacé

La période qui suivit fut caractérisée par de simples modifications de l'importance relative de divers groupes, modifications qui

déjà annonçaient l'avènement de la flore moderne. Pendant le Crétacé, les Gymnospermes perdirent leur prépondérance; c'est ainsi que le vaste groupe des Bennettitées s'effondra totalement; les Cycadales et les Conifères déclinèrent également, à l'exception de quelques types. Les Préphanérogames disparurent également, à l'exception de quelques Ginkgoales. La régression des Cryptogames vasculaires, commencée dès la fin du Primaire, s'accrut encore, et seul, le groupe des Fougères continua à prospérer.

Par contre, ces régressions furent compensées par un puissant développement des Angiospermes. Dès le milieu du Crétacé, plus du tiers des plantes vasculaires appartenait à ce groupe.

Les sédiments de cette époque montrent de très nombreuses empreintes de tiges ou de feuilles appartenant à diverses familles de Dicotylédons ou de Monocotylédons modernes.

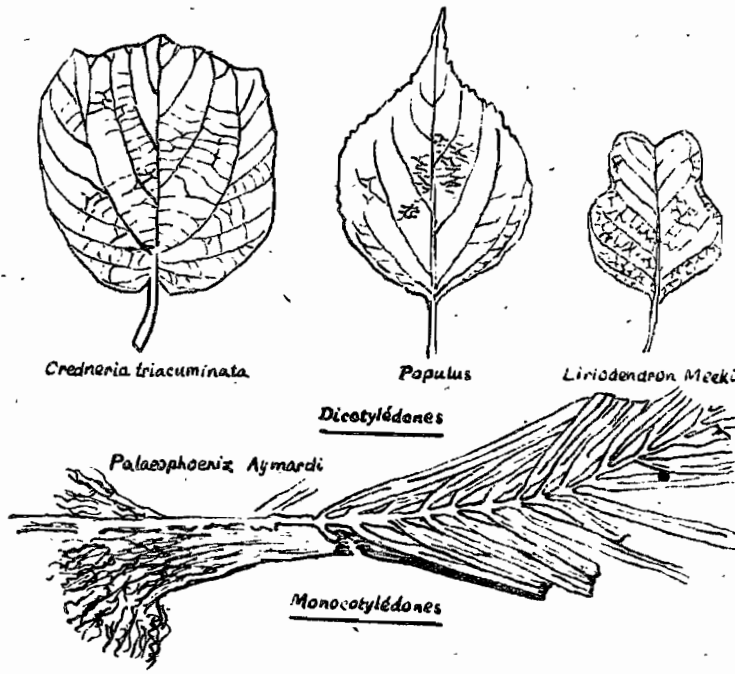
Il existait au Crétacé des Chênes, des Ormes, des Noyers, des Chaerophyllum, des Aubépinés, etc... analogues à ceux qui peuplent actuellement la surface de la terre.

Ainsi, dès le Crétacé, qui date de plus de 100 millions d'années, le règne végétal avait acquis sa physionomie actuelle.

3°) l'Ère tertiaire

Aucune nouveauté importante ne survint au cours des âges suivants, qui furent simplement caractérisés par la prépondérance grandissante des Angiospermes.

Pendant l'ère tertiaire, la répartition géographique des végétaux subit des modifications par suite de variations climatiques. C'est ainsi qu'au début de l'ère tertiaire (Éocène) l'hémisphère Nord devint très chaud, si bien qu'une flore tropicale put s'étendre jusqu'à la latitude de Londres tandis que, plus au nord, une flore tempérée se développa.



Quelques feuilles d'Angiospermes fossiles

Puis, au cours de l'Oligocène et du Miocène, un refroidissement général provoqua le reflux de la flore tropicale vers l'équateur. La période glaciaire qui suivit fut caractérisée par un développement exubérant du Bouleau, de

l'Épicéa, du Pin, etc ...

Enfin, pendant le Quaternaire, il survint des alternatives de réchauffement et de refroidissement qui modifièrent peu à peu la distribution des végétaux et donnèrent à la flore ses caractères actuels.