

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

TOME X

FASCICULE QUATRIÈME

CÉCILE SOSA-BOURDOUIL

HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES BIOCHIMIQUES
CHEZ LES VÉGÉTAUX

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e)

Mars 1939

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Les **Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle** paraissent sans périodicité fixe. Chaque volume est formé d'un nombre variable de fascicules, publiés isolément et ne contenant qu'un seul mémoire.

Les *Mémoires* sont destinés à la publication de travaux d'une certaine étendue concernant l'Histoire naturelle. Ceux qui doivent servir de thèses de doctorat peuvent être reçus aux mêmes conditions que les travaux ordinaires.

Les auteurs reçoivent 25 tirages à part de leurs travaux, brochés et sous couverture. Ils s'engagent à ne pas les mettre dans le commerce.

Les travaux destinés aux **Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle** doivent être remis à M. le D^r JEANNEL, 45 bis, rue de Buffon, Paris (5^e), ou à tout autre professeur du Muséum. Dans tous les cas, leur publication est subordonnée à une décision de l'Assemblée des Professeurs.

Le prix de l'abonnement, pour un volume, est de 200 francs.

Le montant des abonnements et les demandes de fascicules doivent être adressés au *Muséum national d'Histoire naturelle, service des ventes*, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5^e).

Compte chèques postaux : Paris 124-03.

HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES BIOCHIMIQUES CHEZ LES VÉGÉTAUX

PAR

CÉCILE SOSA-BOURDOUIL

INTRODUCTION

Depuis les recherches de MENDEL sur le Pois, aboutissant à la découverte des lois de l'Hérédité, de nombreux travaux se sont succédé. Les uns, basés sur la transmission des caractères de morphologie extérieure, sont la descendance directe de ceux de MENDEL ; tels sont ceux de DE VRIES, CORRENS, TSCHERMAK, BATESON.

A la suite des progrès de la cytologie, d'autres problèmes ont surgi et de nouvelles observations nous ont renseigné sur les phénomènes liés à la cellule germinale et particulièrement à la constitution de son noyau. L'examen des chromosomes a conduit à toute une série de découvertes, éclairant d'un jour nouveau les phénomènes si complexes de la transmission des caractères, telles sont celles de MORGAN pour les animaux et de BLAKESLEE pour les végétaux.

Un troisième moyen d'investigation nous est fourni par la physiologie et la physico-chimie

Si les deux premières techniques ont atteint une grande extension et sont aujourd'hui classiques pour le génétiste, il n'en est pas de même pour la troisième, entravée par des difficultés d'analyse. Certes, ces recherches sont nombreuses ; elles sont nées de la préoccupation des agriculteurs d'obtenir des plantes ayant des qualités alimentaires et industrielles déterminées avec la variété employée et d'améliorer ces qualités non plus seulement par la culture mais aussi par le croisement des lignées et la sélection. Mais souvent les résultats obtenus par le praticien n'ont pu être utilisés par le génétiste à la compréhension des processus de l'Hérédité. D'autre part, il faut tenir compte des difficultés du physico-

chimiste pour entreprendre une étude qui sous-entend des connaissances sur le chimisme particulier à chaque espèce que nous sommes loin d'avoir acquises.

De ce chimisme nous ne saisissons souvent que le reflet, par la présence, chez certains groupes végétaux, de substances particulières, ne rentrant qu'occasionnellement dans le métabolisme général (essences, hétérosides, alcaloïdes) et par l'existence de réactions au milieu extérieur propres à quelques-uns de ces groupes. Mais nous savons peu de choses sur le véritable support de la spécificité, cytoplasme et noyau, et nous sommes loin de connaître la nature, les proportions, l'équilibre des matériaux, leur agencement, et surtout leur dynamisme et leurs interactions qui font que deux protoplasmes ne sont pas identiques, mais seulement plus ou moins semblables suivant le groupe et la parenté.

Tout d'abord, peut-on étudier l'hérédité des caractères chimiques comme on étudie l'hérédité des caractères morphologiques ?

Un argument en faveur de ce point de vue est immédiatement donné par l'observation de la couleur des fleurs. Nous savons en effet que cette couleur provenant de la présence de pigments de compositions diverses est la base même d'un grand nombre de travaux sur l'hérédité. Il est donc certain que la connaissance approfondie de la constitution de ces pigments, de leur genèse chez les parents et les descendants peut nous faire connaître du seul point de vue de l'hérédité quelque chose de plus que ne le fait la simple observation de la couleur. Si cela est vrai pour les pigments, nous pouvons penser dès l'abord que l'analyse de substances dont la présence ne se manifeste pas directement à notre vue peut donner sur le mécanisme de l'hérédité des renseignements précieux.

Cette brochure est une introduction à l'étude biochimique de l'hérédité. L'index bibliographique est seulement relatif aux auteurs cités dans le texte et non à l'ensemble des travaux parus sur la question.

LES MÉTHODES CHIMIQUES ET L'ÉTUDE DE L'HÉRÉDITÉ.

Avant d'étudier l'Hérédité des caractères biochimiques il est nécessaire de définir exactement l'objet de cette étude. Pour cela je rappellerai le passage suivant de CUÉNOT : « Tous les caractères des êtres vivants sont la résultante de la constitution physico-chimique de l'œuf fécondé ou germe qui donnera naissance à un nouvel individu, évoluant dans un milieu définissable pour chaque espèce. »

Cette phrase met en évidence les deux éléments qui collaborent à la réalisation de l'être : la cellule germinale d'une part, le milieu d'autre part. Le premier, qui constitue le conditionnement interne, résulte de l'accumulation des propriétés acquises et conservées le long des générations successives ; le deuxième permettra à cette cellule le développement dynamique de cette potentialité.

Il serait donc vain de se limiter exclusivement à l'étude du germe sans se préoccuper des variations que peut introduire le milieu, ces deux éléments agissant continuellement en collaboration intime et interférant d'une façon qu'il reste à déterminer. Il est nécessaire de se rendre compte dans quelle mesure interviennent milieu et germe pour la réalisation de l'individu.

Etant donné une constitution héréditaire déterminée, il existe pour cet individu des possibilités d'équilibres différents suivant le milieu sans que pour cela change la constitution du germe. Ces possibilités sont décelées par des variations de forme et de composition de la partie somatique. Tel est le cas des plantes de plaine transportées en montagne qui, cultivées à nouveau dans la plaine, reprennent la forme initiale qu'elles avaient fortement modifiée à grande altitude ; tel est le cas des œillets rouges qui transportés à l'obscurité donnent des fleurs blanches ne produisant plus d'anthocyane et reprennent leur couleur rouge lorsqu'on les expose à nouveau à la lumière.

Si, par suite de certaines circonstances, le germe lui-même subit des modifications, le patrimoine héréditaire peut être soudainement altéré et nous avons affaire à des mutations. Ces mutations peuvent avoir des origines différentes :

1° Les conditions externes n'étant pas modifiées, il est possible que l'accumulation de propriétés, d'énergie p. ex., non décelées par nos moyens actuels, amène la cellule à un seuil qui fait brusquement varier à nos yeux les qualités héréditaires que nous avons l'habitude de lui trouver. La mutation est dans ce cas déterminée par le dynamisme propre de la lignée et appartient au développement de l'espèce.

2° L'action directe du milieu sur la cellule germinale peut aussi provoquer des modifications héréditaires.

Tel est le cas des agents physiques et chimiques (rayons X, chaleur, alcaloïdes, etc.) que l'on emploie actuellement pour provoquer de telles variations.

3° Il est aussi possible que le milieu, agissant sur le soma, fasse varier les conditions dans lesquelles se développe le germe et entraîne ainsi d'une manière indirecte des modifications dans le patrimoine héréditaire.

Les différences constatées entre les diverses espèces sont probablement dues en partie à des mutations. Il faut aussi admettre la possibilité de variations lentes et progressives.

Pour étudier la transmission des caractères biochimiques, il est nécessaire de tenir compte des variations dues au milieu pour pouvoir interpréter correctement les résultats. Même en plaçant les plantes étudiées dans des conditions de milieu comparables, quelles sont les variations que nous ne pouvons éliminer ? Si ces variations sont négligeables par rapport aux différences de composition constatées entre les lignées en expériences, nous aurons un bon matériel pour l'étude de l'Hérédité. On pourra donc, en croisant entre elles des plantes différant par un ou plusieurs caractères chimiques, examiner chez les descendants la transmission de ces caractères. Dans ce qui va suivre on étudiera d'abord les variations de composition d'une même lignée, on définira ensuite ce qui constitue les caractères biochimiques héréditaires et leur mode de transmission.

CHAP. I. — LES VARIATIONS DE COMPOSITION

COMPOSITION CHIMIQUE ET FLUCTUATIONS.

Si l'on examine la composition de la plante, on constate que cette composition loin d'être constante, varie suivant son état de développement et suivant les conditions extérieures. L'ensemble des variations n'intéressant pas le patrimoine héréditaire constitue ce qu'on appelle des fluctuations.

Les fluctuations que peut subir la composition de la plante sont parfois très étendues et il est souvent nécessaire de les étudier pour délimiter le domaine héréditaire.

On sait par exemple que les fleurs de Primevère (*Primula sinensis*) de la variété rouge, restent blanches si elles se développent au-dessus de 20°. Si l'on replace la même plante dans les conditions initiales, c'est-à-dire à une température inférieure à 20°, les fleurs se pigmentent à nouveau.

La possibilité de produire de l'anthocyane dans des conditions déterminées constitue une des propriétés héréditaires de cette lignée de primevères, génétiquement distincte d'une lignée dont les fleurs restent blanches quelle que soit la température.

Le problème est d'atteindre la propriété héréditaire, gène ou facteur, à travers le caractère qui n'est que la manifestation temporaire dans un milieu donné d'une possibilité constante. L'étude des fluctuations est donc nécessaire lorsqu'on ne peut réaliser pour toutes les expériences un milieu identique.

Le *Phaseolus lunatus* à l'état sauvage et dans son pays d'origine contient des quantités notables d'acide cyanhydrique ; cultivé en France il perd souvent la propriété de donner ce composé.

L'*Aspergillus niger* qui, normalement, ne contient pas d'amidon, fait la synthèse de cette substance cultivé à 30°-40° en milieu surnitraté, aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité (TANRET, 1897). Le même champignon peut sécréter des diastases plus ou moins actives ou même différentes de celles qu'il contient normalement dans divers milieux. La criste-marine (*Crithmum maritimum*) possède une essence de composition distincte suivant qu'on la récolte dans des régions de climat différent. Par exemple, l'essence des ombelles récoltées dans la région méditerranéenne contient 8 % d'apiol d'aneth, celle de Batz 28 %, celle de l'Artois 40 % (DELÉPINE et DE BELZUNCE, 1918). On sait que la sélection relative à la teneur en azote de certaines races de céréales est très difficile à cause des fluctuations très importantes qu'elle subit, etc.

On a étudié systématiquement les fluctuations de la teneur en azote des graines de Fève (*Vicia faba*) d'une même lignée (SOSA-BOURDOUIL, 1935) ; ces fluctuations sont assez étendues puisqu'elles peuvent atteindre 20 % de l'azote de la graine, comme on peut le voir dans le tableau suivant :

TENEUR EN AZOTE POUR 100 DE SUBSTANCE SÈCHE CHEZ LA FÈVE

I. — Graines prélevées sur le même étage de gousses.

Première plante : groupe de 3 gousses.

1 ^{re} GOUSSE (BASE)		2 ^e GOUSSE		3 ^e GOUSSE (SOMMET)	
1 ^{re} graine	4,51	1 ^{re} graine	4,32	1 ^{re} graine	4,3
2 ^e —	4,68	2 ^e —	4,44	2 ^e —	4,22
3 ^e —	4,57	3 ^e —	4,43	3 ^e —	4,34

Deuxième plante : groupe de 4 gousses.

1 ^{re} GOUSSE (BASE)		2 ^e GOUSSE		3 ^e GOUSSE		4 ^e GOUSSE	
1 ^{re} graine..	4,36	1 ^{re} graine..	4,24	1 ^{re} graine..	3,35	1 ^{re} graine..	3,94
2 ^e — ..		2 ^e — ..	4,17			2 ^e — ..	3,87

II. — Graines prélevées sur la même plante à des étages différents.

	BASE	MILIEU	SOMMET
3 ^e plante.....	4,98	4,9	4,68
4 ^e plante.....	4,61	4,36	4,24

Ici les fluctuations suivent une règle qui paraît déterminée par la position de la graine sur la plante.

On peut constater des fluctuations de même ordre pour l'activité de la sucrase et de la maltase du maïs (*Zea Mays*) (SOSA-BOURDOUIL, 1937). Des grains broyés mis en présence d'une solution de saccharose et placés dans les mêmes conditions ont hydrolysé ce sucre avec des vitesses différentes comme on peut le constater par les chiffres suivants (le sucreréducteur est exprimé en grammes de glucose formé au bout de trois jours) :

GRAINS PRÉLEVÉS :

A la base de l'épi	au milieu	au sommet.
—	—	—
0,251	0,177	0,220
0,243	0,189	0,171
0,293	0,213	0,182
0,279	0,207	0,186
0,240	0,209	0,187

Là aussi, il apparaît que cette activité est en partie fonction de la position de la graine sur l'épi.

Mais on ne trouve pas toujours une règle aussi simple pour expliquer de telles variations.

Donc, une même plante, provenant d'une lignée pure ne produit pas forcément des graines de composition identique, du moins quantitativement. L'étendue des variations sera plus grande si l'on considère l'ensemble de plusieurs individus ou de toute la lignée cultivés dans les mêmes conditions de milieu.

Il est par conséquent nécessaire, avant toute étude génétique, de se rendre compte des fluctuations possibles dans les conditions de l'expérience pour le caractère étudié. La difficulté d'une telle étude est sa longueur, car il faut effectuer un grand nombre d'analyses avant de pouvoir construire une courbe de fluctuations suivant la méthode statistique couramment employée en génétique. On peut prévoir que la courbe fournie par une même lignée pure sera une courbe en cloche comme pour les autres caractères quantitatifs étudiés jusqu'à présent.

VARIATIONS DE COMPOSITION AU COURS DU DÉVELOPPEMENT.

Il est également utile de connaître les variations de composition au cours du développement pour pouvoir comparer des plantes appartenant à diverses lignées, à des stades semblables.

La plante poursuit au cours de son développement un cycle chimique que nous n'avons aucune raison de supposer différent pour chaque individu d'une même lignée, stable, croissant dans des conditions de milieu identiques.

Ce cycle est généralement marqué par d'importantes transformations de matière au moment du déclenchement des principales fonctions physiologiques telles que la germination, la floraison, la fructification. A côté de ce cycle général, on peut envisager le cycle particulier de chaque organe qui se répète pour des organes semblables (feuille, fleur, fruit, graine, etc.). Bien que ces transformations aient des analogies profondes dans tous les groupes de végétaux, elles diffèrent pour chaque groupe par quelques particularités que notre connaissance actuelle du chimisme de la plante n'est pas toujours susceptible de mettre en évidence, mais qui pourra servir un jour à différencier les divers groupes de végétaux.

EXAMEN DES COURBES DE CROISSANCE ET DE TRANSFORMATION.

Une première précision sur ce point nous est fournie par l'examen de la courbe de croissance. La croissance en hauteur et en poids des plantes a lieu d'après certaines normes bien définies par les physiologistes. La croissance en poids notamment a un intérêt évident au point de vue biochimique, puisqu'elle indique l'augmentation, au cours du développement, de l'ensemble des constituants du végétal.

ROBERTSON (1923) a représenté le processus de croissance par une corrélation mathématique, et, pour l'établissement de son équation, il part de la formule habituelle de la vitesse d'une réaction chimique monomoléculaire et autocatalysée. La mesure de la croissance en hauteur et en poids des plantes a souvent conduit à la constatation d'une coïncidence entre les données calculées et celles obtenues par l'expérience. Cette coïncidence est curieuse et laisse entrevoir une explication du développement par les lois connues de la chimie.

Cette formule est la suivante :

$\frac{dx}{dt} = Kx(a-x)$ par l'intégration de laquelle on arrive à l'équation :

$$\log \frac{x}{A-x} = K(t-t_1)$$

dans laquelle :

x représente l'inconnue (hauteur, poids) ;

A , la hauteur ou le poids maximum à la fin du phénomène de croissance ;

t , le temps ;

t_1 , le temps au bout duquel la croissance a atteint sa moitié ;

K , la vitesse de croissance.

L'allure de ces courbes se retrouve non seulement pour la croissance générale de la plante, mais aussi pour la croissance de chaque organe en particulier (feuilles, fruits, etc.).

La vitesse de croissance K varie suivant le milieu et suivant l'espèce (DELEANO et VLADESCU, 1937).

Dans un milieu donné, K est constant pour une espèce déterminée. Cette constante K est donc susceptible, dans la mesure où l'équation de ROBERTSON est vérifiée, de représenter une donnée biochimique de la spécificité.

Nous pouvons donc espérer, par l'étude des courbes de croissance et de transformations chimiques de la plante, pouvoir caractériser une espèce déterminée, autrement dit : si l'on cultive diverses lignées dans des milieux semblables, la courbe des variations chimiques pendant le développement rendra compte des différences spécifiques qui séparent ces lignées.

Nous allons examiner, à présent, les diverses causes pouvant altérer le cycle chimique de la plante (v. NILOV, 1935).

On peut considérer ces causes suivant leurs effets plus ou moins profonds.

INFLUENCE DES DIVERS AGENTS SUR LE CYCLE CHIMIQUE.

Certains agents influent seulement sur la vitesse du cycle, c'est-à-dire que la courbe des transformations conserve la même allure ; d'autres sur la quantité ou la proportion des produits formés, les processus de transformation restent alors semblables mais l'équilibre est distinct, enfin d'autres agents peuvent changer non seulement les proportions des constituants mais aussi leur nature ; dans ce cas, la courbe de transformation sera nettement différente de la courbe initiale.

PRÉCOCITÉ ET TARDIVITÉ.

A la première catégorie semblent se rapporter plus particulièrement les phénomènes de précocité et de tardivité. Tels paraissent être les résultats de la vernalisation et du forçage.

Dans le cas du forçage par exemple, sous l'influence des vapeurs d'éther et de la température de serre, le développement de la plante se déclenche plus vite et s'effectue plus rapidement sans que le métabolisme paraisse profondément transformé. Dans le cas du muguet (*Convallaria maialis*) entre autres, si l'on compare le métabolisme de l'azote de la plante forcée à celui de la plante se développant normalement, on constate que l'accroissement d'azote soluble mis à part, le forçage ne modifie pas l'entrée en vie active, mais il intervient en déclenchant ce métabolisme avant la date normale et il en accélère les diverses phases qui se succèdent en un temps beaucoup moins long que le temps normal. On peut le constater d'après les chiffres suivants (QUETEL, 1936) :

Azote des plantes forcées

Date	Etat de la plante	Eau	N protéique	N soluble	$\frac{N \text{ protéique}}{N \text{ soluble}}$
12 décembre	Bourgeons normaux.	74,4	362	228	1,589
14 décembre	Après éthérisation.	74,7	337	201	1,693
18 décembre	Ecllosion des bourgeons.	75,9	317	217	1,465
22 décembre	Plantes de 4 cm.	82,7	320	242	1,326
24 décembre	— 6 cm. 5	86,5	389	324	1,198
26 décembre	— 7 cm. 5	87,8	72	380	0,977
5 janvier	Plantes fleuries.	87,5	588	819	0,717

Azote des plantes témoins en plein air.

3 janvier	Bourgeons normaux.	76,2	292	217	1,347
5 janvier		75,8	281	196	1,441
5 mars		74,9	304	227	1,339
15 avril	Ecllosion des bourgeons.	82,7	382	243	1,567
29 avril	Plantes de 11 cm.	88,6	858	654	1,320
13 mai	Plantes fleuries	87,7	1.312	1.176	1,115

Parallèlement à ce cas, on peut citer des modifications concernant cette fois-ci des facteurs héréditaires et non plus des modifications dues au changement de milieu.

Si l'on cultive dans les mêmes conditions des variétés hâtives et des variétés tardives de radis (*Raphanus raphanistrum*), l'activité diastasique observée au cours du développement peut être représentée par les valeurs suivantes :

qui sont les rapports trouvés pour la variété hâtive relativement à la variété tardive. C'est-à-dire $\frac{\text{activité de la variété hâtive}}{\text{activité de la variété tardive}}$:

Date de l'observation	Catalase		Saccharose		Amylase	
	Feuilles	Racines	Feuilles	Racines	Feuilles	Racines
20 juin.....	1,10	2,26	1,71	4,22	1,12	1,03
10 juillet.....	1,01	2,74	1,27	1,47	1,41	1,01
3 août.....	1,17	1,78	1,11	1,03	1,81	1,07
31 août.....	1,02	1,36	1,71	2,37	1,14	1,16
2 septembre.....	1,48	1,41	1,56	—	1,46	1,03

On remarque l'activité supérieure des trois diastases dans les feuilles et les racines chez la variété hâtive. Ceci est en rapport avec la rapidité d'accumulation des glucides supérieures chez la variété hâtive par rapport à la variété tardive (RUBIN et NAUMOVA, 1935).

Un exemple de modifications profondes dans le cycle chimique de la plante est fourni par le changement du milieu aérien en milieu aquatique chez *Veronica anagallis* (GERTRUDE, 1936). Dans cette espèce, on a pu constater que si la quantité de matière organique ne varie pas sensiblement en passant du milieu aérien au milieu aquatique, par contre, la photosynthèse est plus forte, la nutrition azotée et phosphorée est beaucoup plus active et l'on constate corrélativement une augmentation de l'azote protéique et soluble et du phosphore organique chez la plante placée en milieu aquatique. Il y a donc ici des modifications profondes de métabolisme avec les changements de milieu.

Des résultats de même ordre ayant pour origine des modifications héréditaires dues à des mutations ou à l'hybridation peuvent être prévus ou rencontrés.

MODIFICATIONS DUES AUX CROISEMENTS. HÉTÉROISIS.

Dans les croisements entre *Ocinum canum* et *Ocinum gratissimum* par exemple (SNEGIREV, 1936), on trouve chez certains hybrides F₂, une teneur de l'huile essentielle en eugénoï qui dépasse le double de la teneur du parent le plus riche en cette substance. Cette exaltation de la formation d'eugénoï apparaît donc ici comme un caractère nouveau chez l'hybride.

Une telle exaltation a été également trouvée en ce qui concerne l'activité de la sucrase chez les hybrides entre *Zea Mays* et *Euchlaena mexicana*, comme on peut le voir d'après les chiffres suivants (SOSA-BOURDOUIL, 1937).

(L'activité est mesurée par la formation de sucre réducteur dans une solution de saccharose au bout du même temps et dans les mêmes conditions).

Maïs	Euchlène	Maïs et Euchlène	—
268	140	150	367
277	104	160	380
262	187	252	358
230	160	314	

Pour l'hybride on trouve souvent des chiffres supérieurs à 277, valeur la plus élevée trouvée pour le maïs le plus actif des deux parents.

Mais ici cette augmentation du pouvoir diastasique chez l'hybride est corrélative du phénomène d'hétérosis. En effet, les hybrides analysés qui appartiennent à la 2^e et à la 3^e génération ont présenté une vigueur supérieure à celle des parents. On peut donc espérer, d'après cet exemple, trouver les conditions physico-chimiques de l'hétérosis.

ACTION DANS LE TEMPS DES DIVERS AGENTS QUI INFLUENT SUR LE DÉVELOPPEMENT

Si l'on envisage dans le temps, l'action des agents qui influent sur le développement, il est possible de discerner :

1^o Ceux dont l'influence est constante sur tout le cycle (dans un exemple précédent, la température de serre comparée à celle du dehors).

2^o Ceux qui agissent à un stade déterminé et dont l'action et l'effet cessent en même temps.

3^o Ceux qui agissent à un stade déterminé mais dont l'effet se fait encore sentir alors qu'ils ont cessé d'agir (action de l'éther avant la floraison sur le forçage du muguet).

4^o Ceux dont l'action se fait sentir non seulement sur la plante mais pendant plusieurs générations (par exemple action de l'altitude sur la pomme de terre ultérieurement retransplantée en plaine).

† Parmi ces derniers agents on peut distinguer ceux dont les effets sont réversibles, c'est-à-dire qu'il y a pour la plante possibilité de retourner à l'état initial et ceux dont les effets sont irréversibles, pour lesquels le cycle est changé d'une façon définitive (mutations chimiques).

MODIFICATIONS DUES A DES MUTATIONS

Les mutations chimiques obtenues expérimentalement sont encore peu connues chez les végétaux supérieurs. Mais on a pu trouver par exemple, parmi divers exemplaires d'*Eucalyptus dives*, de *Lavandula vera*, de *Foeniculum officinale*, de véritables races donnant des essences de composition distincte et pouvant être considérés comme de véritables mutants chimiques.

Chez les végétaux inférieurs où la même cellule constitue souvent à la fois le soma et le germen, et par conséquent où l'action du milieu a plus de prise sur

l'hérédité, on a pu provoquer un grand nombre de modifications chimiques héréditaires. Tci est le cas chez les Bactéries et les levures.

Chez ces dernières on a pu obtenir de nouvelles races stables par des moyens divers. C'est ce que Nadson appelle des « saltants » pour les distinguer des mutants, ces derniers se référant à des changements héréditaires chez les végétaux supérieurs en rapport avec les phénomènes de sexualité et de constitution chromosomique. A côté de caractères morphologiques nouveaux, on trouve des races provoquant une fermentation alcoolique dont l'énergie est différente, certaines races nouvelles sont capables de former des substances colorantes, tels les carotinoïdes que la race initiale ne produit pas ; ou bien inversement, on obtient des races incapables de former des matières colorantes, dites « leuco-races ».

Certaines forment beaucoup plus de graisses que la souche initiale.

De même les propriétés diastasiques de ces levures peuvent être héréditairement modifiées. Il peut s'agir tant de la perte que de l'acquisition de nouvelles diastases. Par exemple, toutes les races asporogènes de la levure *Nadsonia fulvescens*, obtenues par l'action des rayons X, se trouvent être dépourvues de la diastase protéolytique que possédait la souche initiale. De plus, cette dernière a la faculté de faire fermenter cinq sucres : glucose, lévulose, galactose, saccharose et maltose. Un de ses saltants ne fait fermenter que trois sucres : glucose, saccharose, maltose ; un autre saltant ne fait fermenter que le glucose ; un autre ne fait fermenter aucun des sucres cités.

Au contraire, il peut y avoir acquisition de nouvelles capacités fermentatives : le *Zygosaccharomyces mandshuricus* fait fermenter le glucose, le lévulose, le saccharose, alors qu'une race nouvelle fait fermenter, en plus de ces trois sucres, le maltose et le galactose. On peut obtenir de nouvelles races, non seulement sous l'action du radium, mais sous l'action d'autres facteurs physiques, tels que le froid ou la chaleur ; de facteurs chimiques tels que les sels de calcium, le chloroforme, le cyanure de potassium.

On peut remarquer que ces agents, pas plus que pour les mutations des végétaux supérieurs, ne paraissent avoir une action spécifique. C'est ainsi que BLAKESLEE par exemple a pu obtenir les mêmes mutants de *Datura Stramonium* par l'action des rayons X et de la colchicine [1937].

Pour en revenir aux saltants de levures, NADSON soupçonne que lors de l'action sur l'organisme de divers facteurs extérieurs les modes de réaction de celui-ci sont strictement limités. La réponse à divers agents ne peut se faire que dans une seule voie.

Ces agents ont d'ailleurs des effets distincts suivant le moment de leur intervention au cours du développement de la levure. Il apparaît donc que le moment de l'intervention a plus d'importance que la nature même de ces agents. (On sait que pour les végétaux supérieurs le maximum d'action est obtenu sur le pollen et les graines. Les actions sur la plante entièrement développée sont souvent d'ordre végétatif et non héréditaires.)

CHAP. II. COMPOSITION CHIMIQUE ET SPÉCIFICITÉ

L'étude des variations, dans la composition chimique des plantes, nous donne l'impression d'une certaine malléabilité et nous fait entrevoir les possibilités chimiques diverses d'une même lignée.

C'est en partie à cette malléabilité initiale que l'on peut hypothétiquement rattacher la diversité chimique des espèces actuelles.

Cette diversité est directement accessible à nos sens, puisque nous discernons le goût de chaque végétal entrant dans notre alimentation, et le parfum de diverses fleurs ; nous connaissons aussi l'action particulière de telle ou telle plante médicinale sur notre organisme, ces propriétés distinctes étant évidemment fonction de la composition de chaque espèce.

Darwin parle déjà, dans son œuvre fondamentale, du « chimisme de l'espèce ». Ce chimisme se manifeste à l'extérieur par un certain nombre de réactions dont on trouve en partie l'expression dans la distinction faite par les systématiciens de « races biologiques ». C'est ainsi que l'on a pu discerner, parmi les Rouilles, diverses races par le fait qu'elles attaquent des hôtes différents. Il en est de même chez le Gui (*Viscum*) pour lequel on a pu déterminer ainsi trois espèces presque identiques morphologiquement, l'une vivant sur des arbres à feuilles caduques, l'autre sur les Abies, la troisième sur des Pinus.

Ces faits ne sont d'ailleurs que des cas particuliers de la sélectivité de chaque groupe vis-à-vis de milieux déterminés. On connaît bien par exemple les espèces calcifuges et calcicoles, celles qui vivent de préférence à l'ombre et celles qui vivent en plein soleil, celles qui résistent aux basses températures et celles qui ne peuvent subsister dans les mêmes conditions, etc. Les agriculteurs ont depuis longtemps tiré parti de ces propriétés, et les systématiciens s'en servent pour définir l'habitat.

A ce groupe de réactions se rattachent celles utilisées par Mez, qui a différencié un grand nombre d'espèces de végétaux supérieurs par leurs propriétés sérologiques. Dans beaucoup de cas il a pu vérifier la parenté des organismes par des réactions de précipitines, résultats qui concordent souvent avec les données morphologiques.

Nous nous arrêterons seulement à l'aspect le plus direct du chimisme spécifique, c'est-à-dire celui qui se traduit par des différences de composition entre les divers groupes.

Armand GAUTHIER, analysant un certain nombre de plants de vigne, avait déjà constaté que chacun d'eux offre une constitution chimique différente suivant la variété, qui se révèle notamment par la nature spéciale de leurs tannoïdes.

MONTEVERDE analysant les Scrofulariacées les classe en trois groupes suivant leur composition. Celles qui contiennent de la mannite, celles qui contiennent de la dulcité et celles qui ne contiennent ni l'un ni l'autre.

Pour des raisons de même ordre, Tamme sépare des Dipsacés un genre *Morena* parce que ce genre manque du pigment caractéristique des autres

représentants de cette famille. D'autres auteurs ont utilisé les données chimiques pour la classification des végétaux, tels ROCHELEDER, HALLIER, GRAFFY, etc.

Cette notion de spécificité chimique s'est précisée de plus en plus grâce aux idées et aux travaux de H. COLIN, N. KOLTZOFF, NILOV, etc.

Il faut noter qu'à côté de très bonnes concordances avec la classification, un grand nombre de données chimiques ne peuvent être utilisées. Par exemple, si l'on constate la présence de certaines essences chez les Labiées, d'alcaloïdes du groupe de la morphine chez les Papavéracées, de glucosides du groupe de la saïne chez les Salicacées, on peut trouver du picéoside dans des groupes aussi éloignés que les Conifères, les Salicacées et les Rosacées (RABATÉ).

Mais chaque substance prise individuellement peut être ou non caractéristique. La difficulté est de même ordre en morphologie où l'on sait que certains dispositifs tels la forme de la feuille sont peu importants, alors que la forme de l'appareil reproducteur nous renseigne infiniment mieux sur la parenté des divers groupes.

De plus, nos renseignements d'ordre chimique sont beaucoup moins complets, à cause des difficultés de l'analyse, que les données morphologiques. Il faudrait connaître la constitution des protoplasmes et non pas seulement celle des produits plus ou moins immobilisés de leur métabolisme.

Il est certain que nous retrouverons chez tous les végétaux, pourvu que nous descendions assez bas dans l'échelle moléculaire, les mêmes constituants qui caractérisent en général la matière vivante ; mais la spécificité réside précisément dans leurs proportions, leur agencement, leurs particularités optiques ou colloïdales, leurs possibilités de polymérisation et d'isomérisation, la nature de leurs liaisons, etc...

Heureusement, il n'est pas indispensable de faire appel à l'extrême limite des complications de la chimie organique pour avoir une notion de cette spécificité.

L'analyse élémentaire même peut nous révéler des différences notables dans les proportions des éléments chez diverses espèces cultivées dans les mêmes conditions de milieu. Tel est le cas des résultats suivants obtenus par BERTRAND et GHITESCU (1934).

	Colza	Luzerne	Sarrasin	Avoine
Carbone.....	42,68	45,37	38,9	45,45
Hydrogène.....	5,44	5,54	4,65	5,48
Oxygène.....	40,10	41,32	43,87	40,15
Azote.....	4,24	3,30	3,94	3,01
Soufre.....	1,105	0,435	0,298	0,570
Phosphore.....	0,459	0,282	1,024	0,476
Calcium.....	2,733	2,310	3,150	0,732
Magnésium.....	0,366	0,329	1,221	0,333
Potassium.....	2,496	0,906	2,907	2,011
Sodium.....	0,354	0,157	0,011	0,566

	Colza	Luzerne	Sarrasin	Avoine
Silicium.....	0,0126	0,037	0,0121	1,269
Fer.....	0,0087	0,010	0,010	0,005
Manganèse.....	0,0046	0,0014	0,0014	0,0005
Zinc.....	0,0050	0,0014	0,0015	0,0025

Tel est le cas en ce qui concerne la teneur en iode chez les Algues, la teneur en Bore chez certains végétaux supérieurs.

On peut dire qu'à toutes les échelles de la complication organique, on risque de rencontrer un corps, ou plusieurs corps qui nous révèlent par leur présence, ou leur proportion, le chimisme particulier d'un groupe de plantes.

Un exemple précis nous est donné par l'examen de la composition des organes vivaces de diverses espèces d'*Iris* (bulbes, rhizomes). COLIN, AUGHEM et CARLES ont constaté que les bulbes contiennent tous beaucoup d'amidon accompagné de deux fructoholosides différents ; les rhizomes renferment presque toujours de l'amidon et souvent des fructoholosides en proportions diverses.

Il est possible de classer les différentes espèces d'*Iris* d'après la nature et la proportion de ces glucides de la façon suivante :

Classification des Iris d'après leur composition (d'après CARLES, 1935)

GROUPE CHIMIQUE	GROUPE	SECTION
	BOTANIQUES	
I. <i>Iris à irisine sans fructoholoside secondaire et sans amidon.</i>		
Groupe de l'IRIS PSEUDACORUS.	Laevigatae	Apogon
II. — <i>Iris à apogoholoside, fructoside secondaire et amidon.</i>		
a) Peu de fructoholoside et peu d'amidon.		
Groupe de l'IRIS SIBIRICA.	Sibiriacae	Apogon
	Longipetalae	»
	Rutheniaceae	»
	Ensatae	»
b) Beaucoup de fructoholoside secondaire et beaucoup d'amidon.		
Groupe de l'IRIS SPURIA.	Spuriae	Apogon
	Hexagonae	
Groupe de l'IRIS FOETIDISSIMA.	Foetidissimae	

III. — *Iris* à xiphioholoside, fructoholoside
secondaire et beaucoup d'amidon.

Groupe de l'IRIS XIPHIIUM. (Xiphium
reticulata)

IV. — *Iris* n'ayant guère de fructoholoside se-
condaire.

Groupe de l'IRIS JAPONICA. Evansia (en partie)

V. — *Iris* sans fructoholosides.

Groupe de l'IRIS GERMANICA, Vernae Apogon
onguiculares »
Pardanthopsis
Evansia (en partie)
Pogoniris
Regalia
Oncocyclus

Si l'on met en parallèle la classification botanique on peut apercevoir des corrélations très nettes avec la classification chimique, ce qui montre que l'on a bien étudié dans ce cas le groupe de substance (ici les glucides) susceptibles de mettre en valeur la spécificité chimique des divers *Iris* et même de préciser et de compléter la position systématique de ces plantes.

C'est ainsi que les *Iris* à xiphioholoside occupent une place à part qui vient en faveur du rétablissement du genre *Xiphium* de TOURNEFORT. On met plus nettement en évidence l'hétérogénéité de la section *Apogon* et *Evansia* admise par les botanistes. On rapproche des groupes comme *Pogoniris Regalia* et *Oncocyclus*, ce rapprochement correspond bien aux affinités botaniques de ces groupes.

De plus, la classification chimique respecte la délimitation des espèces basée sur l'impossibilité de croisement entre ces espèces, ce que ne fait pas toujours la classification botanique. En effet, toutes les tentatives effectuées pour croiser les *Iris* à glucides différents entre eux a échoué jusqu'à ce jour. Par contre, on connaît beaucoup d'hybrides entre les espèces possédant les mêmes glucides. (CARLES.) Sans aller jusqu'à dire que la composition ainsi définie détermine seule les affinités dans les croisements, on ne peut douter du rôle très important que joue le chimisme de la plante dans la réussite ou l'échec des divers croisements essayés.

Ainsi, dans ce cas particulier, les caractères chimiques se sont montrés, pour la classification, et l'hybridation, au moins aussi valables que les caractères morphologiques et cytologiques. S'ils ne peuvent servir actuellement de base à une classification, c'est parce qu'ils sont beaucoup moins connus que les caractères morphologiques directement accessibles à nos sens.

Un autre exemple de concordance avec la classification botanique peut être donné dans le cas des Renonculacées en s'adressant, cette fois-ci, à la composition du pollen (SOSA-BOURDOUIL, 1937). La teneur en azote des pollens des diverses Renonculacées examinées oscille autour de trois paliers bien distincts qui groupent diverses espèces de la façon suivante :

1° Les espèces du type *Aquilegia* possèdent une teneur en azote aux environs de 7 %. Ce sont par exemple :

Aquilegia chrysantha, *A. vulgaris*, *Delphinium formosum* ; *Aconitum napel*, *Eranthis hyematis*.

2° Les espèces du type *Clematis* ont une teneur en azote qui oscille autour de 5,5. Ce sont : *Clematis recta*, *Anemone coronaria*.

3° Les espèces du type *Ranunculus* dont la teneur en azote est voisine de 4,4 %. Ce sont : *Anemone canadensis*, *A. rupestris*, *Ranunculus bulbosus*, *R. ficaria*, *Thalictrum glaucum* et *Th. isopyroïdes*.

Dans l'ensemble, ces trois types concordent avec les subdivisions adoptées depuis longtemps par les botanistes : 1° Aquilégiées ; 2° Clématidées ; 3° Renonculées.

De plus, si l'on examine les diverses classifications, données par les botanistes, de cette famille hétérogène, on constate que les genres *Aquilegia*, *Delphinium*, *Aconitum* sont classés dans la même tribu. Le genre *Anemone* est classé soit parmi les Clématidées (LE MAOUT et DECAISNE), soit parmi les Renonculées (BAILLON, VAN TIEGHEM). Il est souvent considéré comme un terme de passage entre les deux tribus.

Or, *Anemone coronaria* se trouve classée du point de vue de la composition à côté de *Clematis*, et *Anemone canadensis* et *Anemone rupestris* se rapprochent du genre *Ranunculus*.

Le genre *Thalictrum*, dont la teneur en azote est voisine du genre *Ranunculus*, est classé soit parmi les Clématidées (LE MAOUT et DECAISNE, BAILLON), soit parmi les Renonculées (VAN TIEGHEM). Ces faits sont confirmés si l'on se rapporte à la teneur en azote protéique des mêmes pollens.

L'examen de la teneur en azote du pollen des Renonculacées souligne donc chez diverses espèces les différences et les affinités d'ordre morphologique.

Bien des faits pouvant se rapporter au chimisme spécifique et non utilisés à ces fins pourraient être recueillis dans la littérature et examinés avec fruit. Je citerai dans ce sens un travail de HUERRE sur la maltase qui date de 1910.

L'auteur a examiné l'activité de diverses maltases provenant de maïs de variétés différentes : maïs blanc des Landes, maïs jaune des Landes, Cuzco blanc et rouge, King Philipp. Ces diverses maltases, indépendamment du milieu dans lequel elles agissent, possèdent des propriétés distinctes mises en évidence par l'examen des températures optima, minima et maxima d'action.

	Température		
	optimum	minimum	maximum
Maïs blanc des Landes	40°	0°	60° +
— jaune des Landes	58°	20°	80° +
— King Philipp	48°		

Ces distinctions se maintiennent si l'on s'adresse à la maltase du grain germé. De plus, certaines variétés fournissent des diastases dont le maximum d'ac-

tivité s'exerce en milieu franchement alcalin, d'autres en milieu neutre ou légèrement acide. Le maïs jaune des Landes a son optimum en milieu légèrement alcalin, le maïs blanc des Landes en milieu franchement alcalin, le Cuzco a son optimum en milieu neutre ou légèrement acide.

L'auteur conclut à la pluralité des maltases.

Nous retiendrons seulement (et l'on pourrait multiplier les exemples) que des poudres diastasiques ayant en définitive la même action chimique (ici, dédoublement du maltose en glucose) ne sont pas forcément identiques mais peuvent différer suivant l'espèce qui a servi à leur préparation.

Nous croyons donc pouvoir dire que les préparations diastasiques conservent, au moins en partie, la marque de la spécificité du protoplasme dont elles proviennent.

Cette réflexion nous engage à étudier les diastases dans le but de mieux définir le chimisme de l'espèce.

Chez les champignons, l'examen du métabolisme purique et uréique a conduit récemment BRUNEL à préciser les affinités de divers groupes.

L'étude des caractères biochimiques ne permet pas seulement de compléter et de préciser la notion d'espèce, mais ces caractères se révèlent parfois si particuliers qu'ils ont pu permettre à eux seuls de discerner des races là où l'on ne voyait aucune différence d'ordre morphologique. C'est ainsi que chez l'*Eucalyptus dives* d'Australie on a trouvé des races qui diffèrent par leur teneur en pipéritone, produit utilisé pour la fabrication du thymol et du menthol, et en divers terpènes. La forme typique fournit une huile renfermant 40 à 50 % de pipéritone et 40 % de phellandrène, une variété A a beaucoup moins de pipéritone (5 à 15 %) et plus de phellandrène (60 à 80 %). Une variété B donne de 15 à 20 % de pipéritone et 25 à 50 % d'eucalyptol avec phellandrène; enfin, dans une variété C, l'huile contient moins de 5 % de pipéritone, peu ou point de phellandrène, 45 à 75 % d'eucalyptol. C'est en recevant une huile à faible teneur en pipéritone (la variété A) que les distillateurs ont soupçonné une fraude, ce qui a amené à découvrir ces races physiologiques.

Il en est de même pour d'autres espèces à essences, tels *Lavandula vera*, *Foeniculum officinale*. Pour ce dernier, on peut trouver dans la même plantation, des plantes donnant des teneurs en huile essentielle allant de 2,72 à 13,02 %; l'indice de réfraction de ces huiles varie de 0,9485 à 0,9756, ce qui indique évidemment des compositions différentes.

On peut donc discerner, au sein de l'espèce linéenne, une quantité de « petites espèces » qui diffèrent entre elles par la composition, ce sont de véritables jordanons que l'analyse chimique permet ainsi de mettre en évidence.

Nous rappellerons ici la notion de lignée définie au point de vue génétique : « C'est l'ensemble de tous les individus qui descendent d'un individu isolé absolument homozygote et autofécondé » (JOHANNSEN).

L'hérédité est uniforme à l'intérieur de chaque lignée pure. Toutes les plantes d'une telle lignée, placées dans les mêmes conditions, présentent un dévelop-

pement uniforme. Quand on examine un champ d'expériences où l'on a semé différentes lignées pures de lin par exemple, en rangées parallèles, on se rend compte du premier coup d'œil que les plantes sont, dans chaque lignée, à une hauteur uniforme et à un même degré de développement. Si nous examinons l'ensemble des transformations de matière que subissent les divers individus d'une même lignée placés dans les mêmes conditions, au cours du développement, et si nous l'exprimons par une courbe, nous constaterons que ces courbes sont superposables. C'est en raison de ces propriétés que les brasseurs désirent utiliser les lignées pures d'orge pour avoir une germination homogène au début du maltage et une composition chimique constante.

La lignée pure se caractérise donc, non seulement au point de vue morphologique mais aussi au point de vue biochimique. C'est pour cette raison que dans l'étude de l'hérédité des caractères biochimiques, comme dans l'étude des caractères morphologiques, nous devons nous efforcer de travailler sur des lignées pures, ce qui nous donnera le maximum de sécurité pour l'interprétation des résultats.

Il serait très utile de connaître le cycle chimique de chaque lignée en expérience. A défaut de cette connaissance on peut se contenter de comparer les lignées à un stade déterminé de leur développement.

Les stades les plus favorables sont évidemment ceux où les transformations de matière sont lentes ou même pratiquement nulles. Tel est le cas de la graine à l'état de semence, c'est-à-dire ayant atteint une maturité complète et une dessiccation avancée qui a pour effet de suspendre presque complètement les transformations de matière caractéristiques de la vie active. De plus, les graines représentent une plante complète, par conséquent une unité génétique. Le pollen est aussi un matériel de choix, car il représente la microspore, c'est-à-dire une étape génétique très importante de la vie de la plante qui englobe la préparation de l'élément sexuel ; il est aussi une unité indépendante comme la graine. Mais on peut également s'adresser à des parties de plantes telles que les tubercules et les bulbes à l'état de repos, des pétales ayant atteint leur maximum de développement, etc. Il peut arriver que même pendant les transformations rapides on trouve également un stade particulièrement caractéristique de la lignée. Pratiquement, si l'on ne peut connaître tout le cycle chimique de la plante, on doit bien entendu rechercher les étapes qui ont le plus de signification, quant au chimisme particulier de la lignée.

L'étude dynamique des transformations de matière pendant le développement et l'étude statique comparative de la composition des mêmes organes chez divers groupes végétaux nous conduisent à des notions qui nous serviront dans l'examen de la transmission des caractères biochimiques.

Ces notions sont les suivantes :

1° Toutes les plantes d'une même lignée pure et stable placées dans les mêmes conditions présentent parallèlement à un développement uniforme un cycle chimique semblable.

2° La comparaison des divers groupes végétaux met en évidence une diversité de composition qui provient de la diversité des génotypes, c'est-à-dire de leur constitution héréditaire.

CHAP. III. — VÉRIFICATION DES LOIS DE MENDEL

Nous avons mis en évidence, dans ce qui précède, des variations dues au milieu et des différences dues à l'hérédité. Or, milieu et hérédité interfèrent constamment et il est impossible d'éliminer l'une de ces conditions de tout être vivant pour étudier l'autre. Si nous voulons étudier l'action du milieu, nous placerons les divers individus issus d'une même lignée pure dans divers milieux. Nous nous proposons de comparer les caractères des diverses lignées et d'étudier leur mode de transmission en les croisant entre elles. Il est donc nécessaire de placer lignées pures et hybrides dans les mêmes conditions de milieu, les différences chimiques constatées seront alors attribuables aux différences de constitution héréditaire.

C'est en se rapprochant de ces conditions que l'on a pu vérifier chez le Pois (*Pisum sativum*), c'est-à-dire dans un matériel semblable à celui qu'employa Mendel pour sa découverte fondamentale, la validité de ces lois en ce qui concerne les caractères biochimiques (SOSA-BOURDOUIL, 1931 à 1934).

Si l'on fait l'analyse des grains de Pois à l'état de semence, d'une variété à graines rondes et d'une variété à graines ridées, on constate entre ces deux variétés des différences notables de composition, principalement en ce qui concerne la teneur en amidon. La variété à graines rondes donne des valeurs voisines de 34 %, la variété à graine ridée donne des valeurs voisines de 20 % (les différences constatées entre chaque graine de même lignée étant de l'ordre des erreurs d'expérience). Si l'on cultive ces pois dans les mêmes conditions de milieu en ayant soin de les mettre à l'abri des fécondations croisées (chez le Pois l'autofécondation est la règle, mais il peut y avoir des exceptions, dans les étés chauds les fleurs sont visitées par des bourdons), on constate que la variété à graine ronde donne des graines de même forme ayant une même teneur en amidon (34 %), cette teneur étant celle, à peu de choses près, de chaque graine analysée individuellement. La variété à graines ridées donne, dans les mêmes conditions, une teneur de 20 % d'amidon. Ces résultats n'ont pas sensiblement varié après 7 années de culture. Ces lignées offrent d'ailleurs peu de variations pour ce caractère, suivant le milieu; en effet, des plantes cultivées plusieurs années à Angers, Richelieu, Rabat, n'ont pas donné une composition notablement différente de celles cultivées sous le climat de Paris. Le taux d'amidon constitue donc, chez le Pois, un caractère héréditaire stable que nous pouvons étudier avec les méthodes de Mendel.

On a donc croisé entre elles des lignées de Pois à graines rondes R (contenant 34 % d'amidon) avec des lignées à graines ridées r (contenant 20 % d'amidon). En première génération F_1 , toutes les graines Rr sont rondes conformément à l'expérience de Mendel. Corrélativement, l'analyse globale aussi bien que

l'analyse individuelle effectuée pour les croisements directs et réciproques donne une teneur en amidon de 34 %. Le caractère, de taux d'amidon élevé, domine le caractère de taux d'amidon bas.

En deuxième génération F_2 (issue des graines F_1 par autofécondation) on observe la disjonction des formes, c'est-à-dire que les trois quarts des individus montrent le caractère dominant R graine ronde, et un quart présentent le caractère récessif ridé r suivant la formule :

$$F_2 \rightarrow RR + Rr + rR + rr$$

Rr et rR sont des graines rondes comme RR puisque ce caractère est dominant. Parallèlement l'analyse donne, dans les mêmes conditions que précédemment, une teneur en amidon de 34 %. Il n'est donc pas possible, d'après la teneur en amidon, pas plus que d'après la forme, de séparer les hétérozygotes Rr des homozygotes RR .

rr sont des graines ridées contenant 20 % d'amidon. C'est en F_3 que les graines Rr de F_2 révéleront leur nature hétérozygote en donnant à nouveau 3/4 de graines rondes contenant 34 % d'amidon et 1/4 de graines ridées contenant 20 % d'amidon.

Les formes récessives rr seront ridées et donneront indéfiniment la teneur de 20 % d'amidon.

Les graines RR de F_2 révèlent leur constitution en F_3 parce qu'elles donnent uniquement des graines rondes avec des teneurs en amidon de 34 %. Ces faits ont été vérifiés jusqu'à la 7^e génération.

En recroisant les hybrides avec les parents, on obtient également les résultats prévus par les règles de MENDEL aussi bien en ce qui concerne la forme des graines que leur teneur en amidon (V. Tableau). Dans tous les cas on obtient des taux de 34 ou 20 % à l'exclusion de tout intermédiaire. La disjonction très nette montre deux états distincts qui se transmettent comme s'ils étaient seuls, c'est-à-dire d'une manière indépendante.

Donc, si l'examen morphologique permet de vérifier les règles numériques de Mendel, l'examen biochimique permet également de vérifier ces règles. Dès lors, il est parfaitement légitime d'étudier avec les méthodes génétiques ordinaires l'hérédité des caractères biochimiques.

Une autre vérification des lois de Mendel a pu être faite à la fois à la phase haploïde et diploïde de la vie de la plante, chez le maïs (*Zea Mays*). Ici ce n'est pas le taux d'amidon qui a été étudié, mais la qualité de cet amidon, par la réaction qu'il donne avec l'iode en solution iodurée.

L'albumen des variétés du maïs dit cireux (« waxy ») donne, avec le réactif iodo-ioduré, une coloration rougeâtre tandis que les autres variétés (non cireuses, farineuses par exemple) donnent avec le même réactif la coloration bleue foncée, considérée typique de l'amidon. Les grains de pollen et les sacs embryonnaires de ces variétés donnent à l'iode une coloration semblable à celle de leur albumen. Si l'on croise une variété à grains « cireux » avec une variété à grains « non cireux », on obtient en première génération des étamines, dans lesquelles

Tableau I. — *Vérification biochimique des lois de Mendel chez le Pois.*

	Sub- stance sèche	Sucre réducteur			Ami- don	Imbi- bition		
		initial	après l'action de					
			l'inver- tine	l'émul- sine				
Parent à graines rondes R.....	84	0,0	3,2	7,5	34,6	1,8		
— — ridées r.....	84	0,15	8,3	13,4	19,8	2,4		
Première génération R × r rond...	82	0,0	2,8	6,7	35,1	1,8		
F ₁ r × R rond..	84	0,0	4,2	7,9	37,2	1,9		
Deuxième génération	Domi- nants	(25 % R × R rond)	85	0,0	3,6	6,7	35	1,9
		(25 % R × r rond)						
F ₂	récessifs	(25 % r × R rond)	85	0,2	7,7	13,1	19,5	2,4
<i>Recroisements (des hybrides F₁ avec les parents).</i>								
Première génération	rR × R	rond.....	85	0,0	3,2	5,7	34,8	1,8
		{ 50 % rond....	85	0,0	4,1	7,3	34	1,9
		{ 50 % ridé....	85	0,23	8,4	13,6	18,5	2,3
		{ 50 % rond....	85,4	0,0	3,9	6,8	33,1	1,9
Deuxième génération	r × rR	{ 50 % ridé....	85	0,2	7,5	12,9	19,2	2,4
		Graines rondes.....	86	0,0	8,2	13,4	33,9	1,8
		Graines ridées.....	86	0,21	7,3	12,8	19	2,3

(D'après C. Sosa-Bourdouil).

on peut constater après la réduction chromatique, c'est-à-dire au stade *n* chromosomes, dans les grains de pollen mûrs, la disjonction des deux types, c'est-à-dire 50 % des grains de pollen donnent la réaction bleue, alors que les autres 50 % donnent la réaction rouge. Si l'on effectue la même réaction sur les ovules, on constate dans les sacs embryonnaires une réaction rouge pour 50 % d'entre eux et une réaction bleue pour le reste, comme on peut le voir d'après les chiffres suivants obtenus par divers auteurs :

Réaction obtenue à l'aide du réactif iodo-ioduré, sur les amidons de maïs.

	Réaction bleue (maïs non cireux)	Réaction rougeâtre (maïs cireux)	
Pollens	3.437	3.482	(Demerec)
	493	501	—
	345	390	—
	1.066	1.050	—
	1.177	1.226	(Brink et Mac Gillvray)
	1.731	1.764	—
	1.985	2.008	—
	9.298	9.457	(Kiesselbach et Peterson)

La vérification plus délicate sur les sacs embryonnaires, a donné les chiffres suivants :

25 (réaction bleue), 5 (douteux), 20 (réaction rougeâtre) (Brink).

On saisit donc là, dans le sporophyte, stade très fugace maîtresimportant de la vie de la plante puisqu'il aboutit à la formation des éléments sexuels, la disjonction suivant les lois de MENDEL.

On a pu retrouver la même disjonction dans le pollen d'autres graminées, notamment dans le riz où elle fut découverte pour la première fois par PARNELL (1921) dans le Coix (LONGLEY) et le Sorgho (KARPER).

Les chiffres suivants ont été trouvés :

	Réaction bleue	Réaction rougeâtre	
Pollen de riz	3.179	3.151	(Lien Fan Tchao).
— de Sorgho	10.023	10.115	(Karper).

La valeur de ces expériences est d'autant plus grande que, même dans les observations d'ordre morphologique, il est rare de pouvoir constater directement la disjonction dans le gamétophyte. C'est précisément à une réaction d'ordre physico-chimique que l'on doit l'un des meilleurs arguments de la démonstration mendélienne à ce stade.

Nous pouvons conclure de ces études, que les lois de Mendel sont valables tant dans le domaine biochimique que dans le domaine morphologique ou cytologique, résultat auquel il était naturel de s'attendre.

ETUDE PHYSIOLOGIQUE.

Nous avons considéré les caractères biochimiques d'une façon statique pour dégager nettement la transmission mendélienne de ces caractères. Mais le problème ne s'arrête pas là et il serait utile de connaître la suite des transformations de matière qui conduisent à la manifestation d'un caractère à un moment donné du développement et quel en est le mécanisme.

Chez le Pois, pendant le développement de la graine l'amidon s'accumule au fur et à mesure de l'apport de glucides solubles par la sève. Chez le pois rond, cette accumulation s'effectue d'une manière plus intense que chez le pois ridé. A tous les stades étudiés du développement on constate, chez les deux variétés, en même temps que la présence d'amidon, la présence de saccharose et de glucose; le premier augmente, le 2^e diminue jusqu'à 0, le stachyose n'apparaît que vers la fin du développement et ne participe probablement pas à la synthèse de l'amidon. On n'a pas pu mettre en évidence le maltose qui ne semble pas par conséquent être une étape dans la synthèse de cet amidon pas plus d'ailleurs que les dextrines. Le pouvoir synthétisant supérieur du pois rond vis-à-vis de

l'amidon se manifeste par un taux supérieur en cette substance, à tous les stades de son développement.

A maturité, le pois ridé renferme beaucoup plus d'eau que le pois rond (70% au lieu de 50 %). S'il est plus riche en sucres solubles, il est beaucoup plus pauvre en amidon, cette pauvreté n'étant pas compensée et de beaucoup par l'excédent de sucres solubles.

Le pois ridé se caractérise donc par une déficience marquée vis-à-vis de la synthèse de l'amidon si on le compare au pois rond.

La teneur en eau, à la maturité, est en rapport avec la quantité de produits restants non insolubilisés. Chez le pois rond il y a accumulation intense de produits sous forme condensée et insoluble (amidon). Chez le pois ridé, la richesse en eau apparaît en rapport avec une incapacité partielle de condensation qui se manifeste notamment par une richesse en sucres solubles plus apparente que réelle. Telle est au moins l'explication plausible des résultats de l'analyse.

Si l'on mesure le pouvoir d'imbibition exprimé par le rapport entre le poids de la graine imbibée au maximum et son poids à l'état de semence (contenant 15 % d'eau environ), il apparaît des différences de même ordre que celles résultant de la mesure de teneur en eau à maturité avant dessiccation. On trouve une valeur de 2,4 pour la graine ridée et de 1,9 pour la graine ronde (V. tableau 1). Ces deux phénomènes sont évidemment corrélatifs et traduisent tous deux l'affinité pour l'eau des substances qui composent la graine.

La forme de la graine à l'état de semence est aussi en rapport avec la teneur en eau à maturité. La diminution de volume provoquée par l'évaporation est beaucoup plus forte chez la variété ridée que chez la variété ronde. Cette contraction exagérée étant évidemment favorable à la formation des rides que l'on observe sur les cotylédons et sur les téguments.

Ces quatre aspects ne sont pas les seuls qui soient physiologiquement liés (1).

Maige, étudiant au point de vue cytologique dans l'amyloplaste la formation de l'amidon chez le Pois, a dit notamment : « Si un même taux de sucre détermine dans des cellules différentes les deux réactions monoculaire et pluriloculaire, la réaction pluriloculaire est l'indice, pour les cellules qui la présentent, d'une excitabilité amylogène moindre ». Or chez le pois rond, les amyloplastes sont monoculaires et forment de gros grains d'amidon. Chez le pois ridé ils sont pluriloculaires et forment de petits grains d'amidon comme on peut s'en rendre compte par la photographie de coupes effectuées dans les cotylédons des deux variétés. (V. planche.)

La forme des amyloplastes et par conséquent des grains d'amidon apparaît donc liée chez le pois à l'activité synthétisante du plaste vis-à-vis de l'amidon.

Nous voyons donc au cours du développement de la graine les liaisons entre plusieurs phénomènes qui se traduisent en définitive sous quatre aspects différents résumés dans ce qui suit :

	Forme de la graine	
	<i>Graine ronde</i>	<i>Graine ridée</i>
Taux d'amidon	élevé	bas
Taux de glucides solubles	bas	élevé
Pouvoir d'imbibition	bas	élevé
Forme des grains d'amidon	simple	composée

Ces quatre aspects sont liés non seulement physiologiquement mais génétiquement. En effet, on n'a pas constaté jusqu'à ce jour, dans la descendance hybride, de disjonction pour l'une de ces propriétés ; tout cet ensemble se transmet en bloc et dépend, en conséquence, d'un même facteur. Chacun des aspects peut être examiné comme un caractère héréditaire et l'on trouvera la vérification des lois de Mendel pour chacun d'eux en particulier, mais on ne trouve pas dans la descendance d'autres combinaisons entre eux que celles qui se rencontrent chez les parents. Ce sont des caractères liés entre eux au maximum et dans le sens génétique du mot liaison (*linkage*) au moins pour les croisements étudiés.

On entrevoit par cet exemple l'aspect physiologique que peuvent revêtir les liaisons entre caractères.

Chez le maïs, BRINK et ses collaborateurs [1929] se sont efforcés de dégager, au cours du développement de la plante, les divers aspects dus à l'action du facteur responsable du caractère circux (*waxy*) de l'albumen.

Ce facteur, qui est à l'origine de la réaction particulière donnée par l'amidon de maïs sous l'action de l'iode ioduré comme nous l'avons vu précédemment, a été étudié par ses effets sur le gamétophyte et le sporophyte. On a d'abord essayé de déterminer les différences chimiques qui correspondent à la différence de réaction colorée entre les deux sortes d'amidon. Si, dans la masse amyliacée on compte comme dextrines la portion soluble dans l'alcool à 10 %, on constate que dans les grains de maïs à albumen circux et ceux à albumen farineux la réserve principale est l'amidon, les dextrines ne sont représentées que par 1 à 2 % du poids sec, l'amidon se trouvant dans la proportion de 60 %.

Chez le pollen, les différences de composition en ces substances sont assez faibles pour les deux variétés. Les différences paraissent donc d'ordre qualitatif plutôt que quantitatif. Effectivement, les deux sortes d'amidon, bien que donnant du maltose, puis du glucose comme terme final de l'hydrolyse ne sont pas identiques. Ces différences déjà mises en évidence par la réaction rouge ou bleue à l'iode, peuvent l'être également par l'action des diastases. Si l'on fait agir la même amylase sur l'amidon de maïs circux d'une part, et sur l'amidon d'un maïs non circux d'autre part, on constate des différences dans la marche de l'hydrolyse mises en évidence par les courbes suivantes (fig. 1 et 2) :

Les deux sortes d'amidon ne sont donc pas identiques. D'autre part des différences de teneur en phosphore peuvent également venir à l'appui de cette manière de voir, si l'on admet avec certains auteurs que certaines fonctions alcool de l'amidon sont estérifiées par l'acide phosphorique.

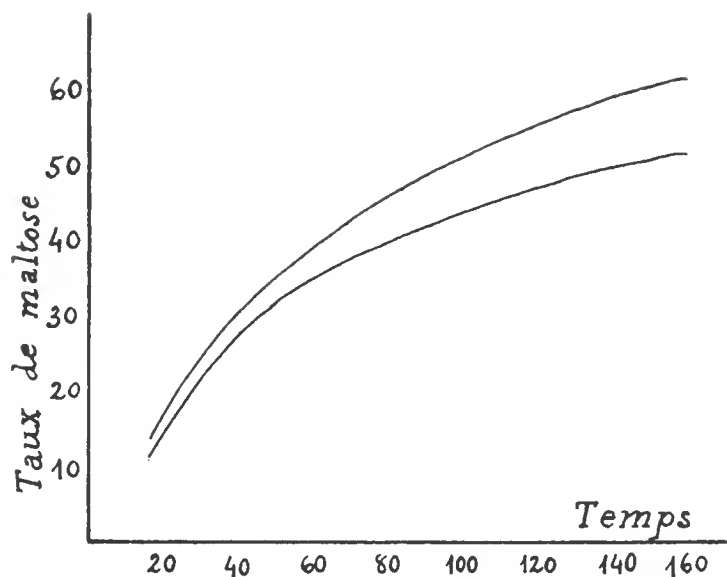


FIG. 1. — Taux de maltose formé à partir des amidons du type « cireux » et « non cireux » traités avec la même diastase.

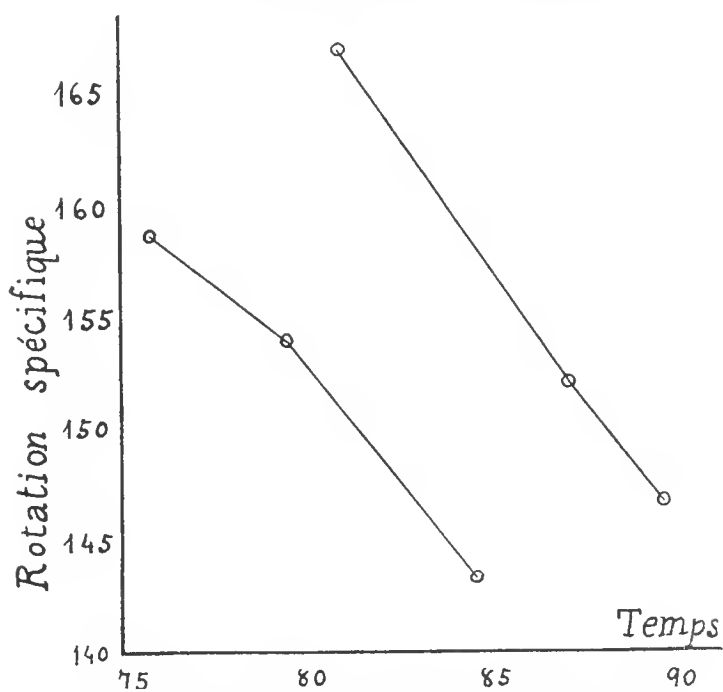


FIG. 2. — Rotation spécifique pendant l'hydrolyse.

FIG. 1 et 2. — Différences d'action de la maltase sur les amidons extraits respectivement de maïs à grains « cireux » et non « cireux ». (D'après R. A. Brink.)

Si l'on examine, par contre, l'action de l'amylase de chaque sorte de grains sur le même empoids d'amidon, on ne trouve pas de différences sensibles. Il apparaît donc que les différences entre les albumens se bornent à des différences dans la qualité de l'amidon.

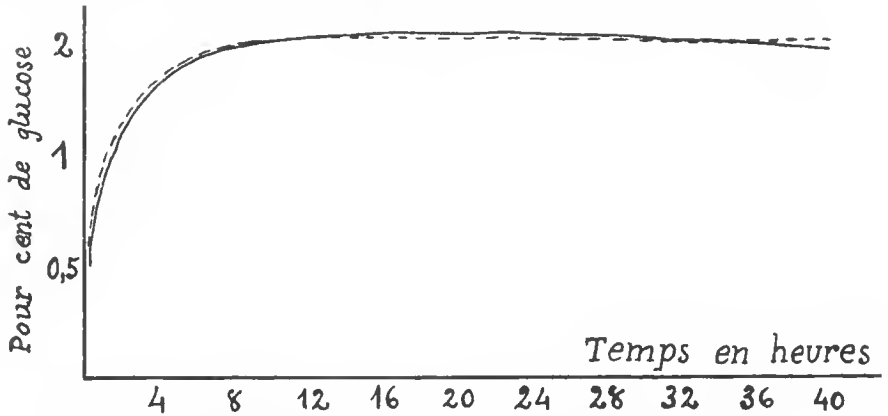


FIG. 3. — Taux de glucose formé par hydrolyse de l'empois d'amidon sous l'action d'extraits d'amylase de grains « cireux » et « non cireux ».

Mais il n'en est pas de même chez le pollen où Brink a trouvé des différences d'action diastasique entre les deux variétés comme on peut le voir par la courbe suivante :

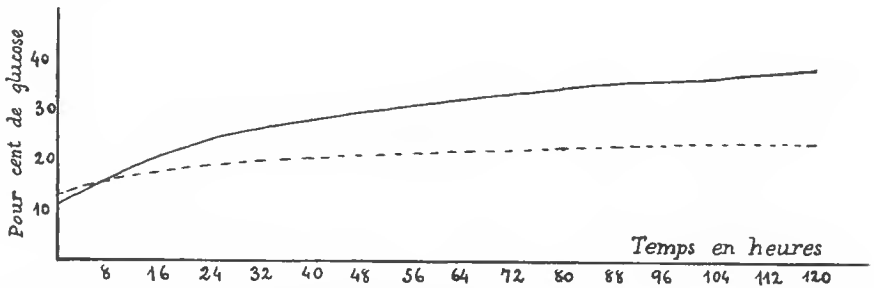


FIG. 4. — Action de l'amylase des pollens des variétés « cireuses » et « non cireuses » sur un même empoids d'amidon.

De plus, on a constaté que les tubes polliniques du maïs cireux croissent plus lentement que ceux des autres maïs, ce qui permet d'expliquer les proportions plus faibles vis-à-vis des prévisions mendéliennes, des albumens cireux par rapport aux albumens non cireux. Il existe donc, après les réductions de division qui conduisent à la formation du pollen, dans ce pollen mûr, une différence d'ordre diastasique que l'on a le droit de considérer comme étant à l'origine des différences entre les deux sortes d'amidon. Il est logique de penser que

la nature de l'amidon et l'activité de l'amylase ont une action retardatrice sur la germination du pollen du maïs creux et sur sa croissance. Après l'union des éléments sexuels on retrouve dans l'albumen un amidon de nature semblable à celle de l'amidon du pollen et des sacs embryonnaires. Pour des raisons purement physiologiques, on doit rapporter toutes ces actions à la même cause héréditaire, c'est-à-dire à l'action du facteur creux.

On a pu donc suivre l'effet de ce facteur depuis la formation du sporophyte jusqu'à celle de l'albumen, c'est-à-dire de l'équivalent cytologique de l'embryon. Mais nous pourrions aller plus loin dans l'explication génétique, si nos connaissances chimiques sur la constitution de l'amidon étaient plus approfondies.

Actuellement, comme l'a dit très justement SUTRA: « il n'existe pas de chimie proprement dite de l'amidon, mais une chimie de sa dégradation ». Cette dégradation produite *in vitro* par les acides et par les diastases nous conduit à des étapes telles que les dextrines, le maltose, le glucose. Mais les processus constatés *in vitro* de cette dégradation ne sont pas souvent identiques à ceux réalisés par la plante vivante. C'est ainsi que l'on a pu obtenir des dextrines différentes dans la dégradation par le *Bacillus macerans*, suivant le procédé de Schar-dinger. C'est ainsi que l'amidon de la banane se transforme pendant la maturation du fruit, non en maltose, mais en saccharose. Suivant même l'origine de la maltase qui agit *in vitro* on a pu obtenir soit le maltose α , soit le maltose β . Il est dès lors difficile de penser que les étapes trouvées pendant l'hydrolyse sont les mêmes que celles qui mènent à la synthèse, et si l'amidon est formé dans la plante à partir des sucres simples, nous ignorons de quelle façon, car on n'a pas saisi jusqu'à présent les étapes qui mènent de ces sucres solubles à la forme amidon condensée et insoluble. D'après les données physiologiques récentes, on peut croire que l'amidon se forme d'emblée à partir des sucres simples sans passer par des étapes intermédiaires. On peut penser que sa formation résulte de la soudure simultanée, d'un certain nombre n de molécules de glucose.

Ce nombre n est peut-être différent suivant les amidons, et la disposition stéréochimique des groupements $C_6H_{10}O_5$ n'est peut-être pas identique dans tous les cas.

Enfin, la conception suivant laquelle le phosphore fait partie intégrante de la molécule n'est peut-être pas à rejeter du fait que la teneur de l'amidon en cette substance n'est pas constante, si l'on admet que ce que l'on désigne sous le nom d'amidon est un groupe de corps et non pas une seule substance chimique.

LA NOTION DE FACTEUR ET LES CARACTÈRES BIOCHIMIQUES.

La nécessité de faire remonter la manifestation des caractères à leurs causes héréditaires s'est traduite depuis déjà longtemps par la notion de facteur. Ces facteurs de l'Hérédité rattachent les caractères visibles dans le phénotype à leur origine inscrite dans les gamètes. Bien que l'on identifie actuellement la notion de facteur avec celle de gène, il est intéressant de rappeler qu'à l'origine

la notion de facteur est purement abstraite ; en l'employant, on ne fait aucune hypothèse sur la nature des causes héréditaires qui déterminent l'éclosion des caractères ; on emploie seulement un langage commode, l'équivalent des inconnues $x y z$ en mathématiques sur lesquelles il est possible de raisonner et avec lesquelles on peut exprimer les résultats de l'analyse génétique.

La notion de gène a acquis une signification plus précise après les recherches de Morgan et de son école : c'est la particule matérielle localisée dans un chromosome, qui est responsable, en partie ou en totalité, de la manifestation de un ou de plusieurs caractères.

Aujourd'hui on emploie indifféremment les deux termes gène ou facteur.

Nous avons insisté, dès le début, pour les études génétiques ayant pour base l'hybridation, sur l'utilité de placer les lignées et les hybrides dans des conditions de milieu sinon identiques, du moins comparables. Cette condition est indispensable lorsque le phénotype varie facilement avec le milieu. Si nous traduisons en langage génétique, nous dirons que le même facteur peut donner des caractères apparemment différents suivant le milieu ; tel est le cas déjà cité de la primevère rouge cultivée à moins ou plus de 20° ; autrement dit, une même constitution génotypique peut donner des phénotypes distincts suivant les conditions extérieures.

De plus, nous avons vu, dans le cas du Pois, qu'un même facteur peut intervenir dans la réalisation de plusieurs caractères (forme de la graine et des grains d'amidon, taux d'amidon et de glucides solubles, imbibition). Inversement, un caractère peut être sous la dépendance de plusieurs facteurs, comme nous le verrons dans l'étude de la pigmentation des fleurs (voir chap. v).

FACTEURS MULTIPLES. — Dans l'étude de l'Hérédité de la pigmentation on a trouvé des cas où la disjonction ne se faisait pas suivant deux états bien tranchés, par exemple absence totale de pigment, présence d'une quantité X de pigment, la même pour tous les hétérozygotes ; mais on trouve des couleurs intermédiaires qui peuvent correspondre à des quantités $x, 2x, 3x, \dots, nx = X$ de pigment. Les types blancs (zéro x) et les types X (nx) se trouvent alors en F_2 dans des proportions qui ne correspondent pas à la disjonction d'un seul caractère mais de n caractères. C'est pour expliquer ces faits que l'on a créé la notion de facteurs multiples. Ces facteurs produisent des effets de même nature mais qui diffèrent par leur intensité. On dit alors que l'on a affaire à des facteurs disomiques, trisomiques, quadrisomiques, etc., suivant les doses de pigmentation qu'ils déterminent. Nous admettrons cette notion pour expliquer les résultats relatifs à la pigmentation, cas dans lesquels elle paraît souvent valable, ce qui ne semble pas toujours exact pour tous les cas où l'on a bien voulu l'employer.

CHAP. IV. — MÉCANISME DE LA DOMINANCE

Les lois de Mendel nous donnent du mécanisme de l'Hérédité, une représentation statistique qui nous permet de prévoir la répartition des caractères provenant des parents chez leurs descendants. Elles constatent, dans un certain nombre de cas, la dominance d'un caractère sur son allèle, mais elles ne l'expliquent pas. La cytologie nous renseigne sur l'organisation des cellules au moment de leur division. Avant la formation des éléments sexuels, les cellules qui leur donneront naissance subissent la réduction chromatique, c'est-à-dire qu'à partir de ce moment, on compte la moitié du nombre des chromosomes existant dans les cellules mères. Lors de la formation de l'œuf, les deux cellules sexuelles fusionnent, de telle sorte que le nombre des chromosomes sera, à la prochaine division, le double du nombre constaté dans chacun des gamètes mâle et femelle. C'est ainsi que se trouve représenté dans l'œuf, simultanément et par moitié, l'hérédité paternelle et l'hérédité maternelle. Les deux apports sont généralement équivalents et ce fait est prouvé par l'application de la 2^e loi de Mendel qui constate que les résultats de l'hybridation directe et réciproque sont semblables, c'est-à-dire dans le cas du Pois le pollen étant de la variété ronde, l'ovule de la variété ridée, on obtient le même résultat que si le pollen appartenait à la variété ridée et l'ovule à la variété ronde. Nous nous attendons par conséquent à retrouver dans l'œuf, les éléments qui ont servi sa constitution, de la même manière que nous retrouvons dans le deuxième membre d'une équation chimique les éléments que nous avons introduits dans le premier membre, Mais la cytologie laisse inexplicé le phénomène de la dominance.

Si l'on croise deux variétés dont l'une diffère de l'autre par la présence d'un certain caractère, on s'attend à retrouver chez l'hétérozygote le caractère introduit par l'un des parents. C'est effectivement ce que l'on constate dans bien des cas et qui justifie la théorie de Bateson et Punnett dite de *présence-absence* : Lorsqu'on croise un pois à fleurs rouges (contenant de l'anthocyane) avec un pois à fleurs blanches (ne contenant pas d'anthocyane), on obtient en première génération des pois à fleurs rouges (contenant de l'anthocyane). En 2^e génération 1/4 des pois sont homozygotes par rapport au caractère rouge (contenant par conséquent de l'anthocyane), 1/2 des pois sont hétérozygotes et possèdent donc aussi le caractère rouge (présence d'anthocyane), enfin 1/4 des pois ayant même constitution que le parent à fleurs blanches, sont blancs (absence d'anthocyane). On dit alors que le rouge domine le blanc, la présence d'anthocyane domine son absence.

Mais, s'il y a simple addition des propriétés héréditaires des parents, réparties par moitié chez les hétérozygotes, on pourrait s'attendre chez ceux-ci à une dilution du caractère positivement introduit par l'un des parents. C'est effectivement le cas d'un certain nombre de plantes, notamment de l'*Anlirrhinum majus*. En effet, un *Anlirrhinum* à fleurs rouges, croisé avec un *Anlirrhinum* à fleurs blanches donne des hybrides à fleurs roses et tous les hétérozy-

gotes de la descendance sont à fleurs roses, c'est-à-dire que la quantité d'anthocyane est intermédiaire de celle des parents. La théorie de BATESON et PUNNETT explique très bien ce cas, ainsi que les effets résultant de l'action d'un ferment sur un chromogène, par exemple la tyrosinase agissant sur un chromogène déterminé, il se forme un pigment mélanique. En l'absence de chromogène il n'y a pas de pigmentation pas plus qu'en l'absence de ferment. C'est ainsi que le croisement de deux variétés blanches, l'une contenant seulement le chromogène, l'autre seulement le ferment, peut donner naissance à des hétérozygotes colorés. Tel est le cas dans le croisement de *Pisum sativum* par *Pisum Jomardii*. Le premier a un tégument incolore, le deuxième un tégument vert uniforme. Les hétérozygotes sont piquetés de violet, caractère qui semble nouveau par rapport à ceux des parents.

Mais la théorie de BATESON et PUNNETT est insuffisante pour expliquer les cas de dominance complète, c'est-à-dire où le caractère dominant apparaît chez l'hétérozygote avec la même intensité que chez le parent qui est à son origine.

Nous allons donc rechercher parmi les mécanismes physiologiques ou biochimiques connus, ceux qui sont susceptibles d'apporter une solution au problème. La loi physiologique dite du *tout ou rien* peut expliquer un certain nombre de cas. Elle est basée sur l'existence d'un seuil au-dessous duquel une réaction ne peut se produire; ce seuil étant atteint, la réaction se produit avec la même force quelle que soit l'excitation. Suivant que l'on sera au-dessus ou au-dessous du seuil on obtiendra la dominance ou la récessivité. Par exemple, s'il faut et s'il suffit d'une dose X d'une substance pour déterminer un caractère, ce caractère existant chez l'un des parents AA, il suffira que l'hétérozygote Aa contienne une dose au moins égale à X, pour que le caractère se manifeste avec la même puissance que chez le parent AA.

Si la dose de l'hétérozygote n'atteint pas X, la dominance est renversée. C'est ainsi que l'on pourrait rendre compte de la dominance de la couleur blanche sur la couleur rouge chez quelques plantes.

Ce dernier cas peut aussi être expliqué par un autre mécanisme, celui de l'*inhibition* : la présence d'une certaine substance peut empêcher la manifestation d'un caractère déterminé. Si l'un des parents diffère de l'autre par la présence de ce caractère, et que l'autre parent introduise un inhibiteur de ce caractère, le caractère n'apparaît pas chez l'hétérozygote et la dominance peut paraître également renversée. De tels phénomènes sont connus dans la pigmentation des fleurs de *Dahlia* par exemple.

Un autre mécanisme, susceptible d'expliquer le phénomène de dominance, nous est fourni par l'exemple des *réactions diastasiques*.

L'intervention des diastases dans les processus héréditaires est d'ailleurs suffisamment démontrée par les faits de l'ordre de ceux décrits précédemment pour le maïs.

C'est CUÉNOT qui le premier (1903) introduisit cette notion dans l'explication des processus héréditaires à propos des caractères de couleur chez la souris,

il pensa que cette couleur était en partie déterminée et contrôlée par des diastases spécifiques.

Cette notion généralisée apparaît dans *Mendels' Principles of Heredity* où BATESON exprime notamment : « En ce qui concerne la nature physique de ces unités (facteurs héréditaires), elles peuvent être dans beaucoup de cas comparées aux effets produits par les ferments ; pour ceux-ci nous admettrons avec une certaine sécurité que les processus sont essentiellement provoqués par la formation de substances définies agissant comme ferments. »

De là sont nées les théories qui ont tendance à identifier les gènes avec des diastases, telle celle de DRIESCH, BEYERINK, GOLDSCHMIDT et HAGEDOORN, etc.

En dehors de ces vues hypothétiques on connaît actuellement le rôle joué par les oxydases de la peau des mammifères pour l'apparition de certains caractères (ONSLow, SCHULTZ, KRONING, KOLLER, etc.). Chez les Lépidoptères, GOLDSCHMIDT a établi que des différences de caractères héréditaires avaient pour origine, au cours de l'histoire embryogénique, des différences dans le taux d'une réaction placée sous le contrôle diastasique. FORD et HUXLEY ont mis en évidence l'importance du temps sur le taux de la réaction diastasique dans le déterminisme de la couleur de l'œil chez le *Gammarus* (1927). On a vu le cas du maïs et chez le Pois on a pu expliquer la dominance du taux le plus élevé d'amidon sur le taux le plus faible à la lumière du mécanisme diastasique (SOSA-BOURDOUIL, 1933 et 1934). Enfin une généralisation de la théorie mathématique de la loi d'action de masse vérifiée en chimie et des actions diastases en particulier, a été donnée par SEWAL WRIGHT pour l'explication des phénomènes héréditaires (1934).

Je me bornerai à exposer comment, dans un cas simple, celui d'une réaction pratiquement monoléculaire et s'effectuant en milieu homogène on peut appliquer les lois d'action diastasique à l'explication de la dominance.

On a comparé depuis longtemps les réactions diastases aux réactions catalytiques connues en chimie, parce que les diastases agissent comme les catalyseurs sur la vitesse des réactions. De plus, elles permettent à la matière vivante d'effectuer les transformations de matière à des températures beaucoup plus basses que celles employées au laboratoire. Plusieurs auteurs, notamment Victor Henri, ont démontré que la loi d'action de masse vérifiée en chimie s'applique aux réactions diastases dans certaines conditions. Cette loi exprime que la vitesse d'une réaction chimique est proportionnelle à la concentration des corps réagissants. BROWN (1902), puis COLIN et CHAUDUN (1918) ont précisé ces conditions, le premier en introduisant l'idée d'une combinaison entre le substrat et la diastase, les seconds en faisant intervenir le rapport entre la concentration du substrat et celle de l'enzyme. Dès lors, certaines exceptions trouvées à la loi d'action de masse s'expliquent, et une comparaison plus étroite est possible entre diastases et catalyseurs.

Ces lois, démontrées pour l'hydrolyse du saccharose, ont été vérifiées pour d'autres réactions ; ce sont les suivantes :

I. Si la substance à transformer (substrat) est en excès par rapport à la dias-

tase, le poids de substance transformée au temps t sera indépendant de la concentration initiale a en substrat et proportionnel à la quantité de diastase n .

II. Si la diastase est en excès par rapport au substrat de poids x , le produit transformé au temps t sera proportionnel à la concentration initiale du substrat a et indépendant de la quantité de diastase n .

L'allure de la transformation ne dépend donc pas de la valeur absolue de la teneur en substrat, mais du rapport des concentrations $\frac{a}{n}$ en substrat et en diastase.

Lorsque la diastase est en excès par rapport à la substance à transformer, la vitesse de réaction décroît dès le début ; lorsque c'est l'inverse, la vitesse se maintient constante tant que l'excès de produit n'est pas transformé.

Désignons par n_1 la quantité de diastase qui correspond exactement à la quantité de substrat a_1 .

Supposons que nous partions toujours d'une même concentration a_1 en substrat :

Si $n < n_1$, la vitesse initiale croît proportionnellement à la quantité de diastase n jusqu'à ce qu'il y ait assez de diastase, c'est-à-dire pour $n = n_1$.

Si $n \geq n_1$, la vitesse initiale de la transformation est maximum et reste la même quelle que soit la quantité de diastase ajoutée.

En admettant que ces lois ont une valeur générale, on peut se faire l'image suivante de la transmission héréditaire d'un caractère sous la dépendance d'une réaction diastasique :

Dans un *premier cas* nous supposons que la substance à transformer est en excès par rapport à la diastase. Le poids de la substance transformée au temps t est alors indépendant de la concentration initiale a en substance transformable et proportionnel à la quantité de diastase n . Le taux de la réaction dépend donc de l'activité de la diastase, ou ce qui revient au même, de la quantité de diastase. Supposons que l'on croise deux lignées différant seulement par la quantité de diastase, qu'elles contiennent, ces quantités étant susceptibles d'amener la transformation d'une substance à un taux déterminé ; le taux de substance transformée au temps t sera proportionnel dans chaque plante, à la quantité de diastase dont elle dispose. Si la transformation s'arrête au bout du même temps t chez les deux lignées, l'une contiendra une plus grande quantité de produit transformé que l'autre. Si l'on croise entre elles ces deux variétés, l'hétérozygote peut avoir une activité diastasique intermédiaire de celle des parents et présenter par conséquent un caractère intermédiaire en ce qui concerne le taux de substance transformée à la fin du processus.

Dans un *deuxième cas*, supposons que la diastase est en excès par rapport à la substance à transformer. Le produit transformé au temps t sera proportionnel à la concentration initiale en produit transformable et indépendant de la quantité de diastase. Dès lors, si la quantité de diastase est en excès chez les deux variétés de l'exemple précédent, on ne trouvera aucune différence de caractère entre elles ni avec les hybrides pour le taux de produit transformé.

Si l'un des parents se trouve au-dessus de la quantité critique de diastase, l'autre au-dessous, l'hétérozygote peut se trouver dans le 1^{er} cas ou dans le 2^e. Dans le 1^{er} cas il sera intermédiaire entre les parents, dans le 2^e cas nous observerons la dominance complète du taux le plus élevé de substance transformée.

D'une façon générale, la concentration du produit à transformer a_1 étant la même pour deux lignées, ainsi que le temps de transformation ; n_1 étant la quantité de diastase correspondant exactement à la transformation de a_1 avec le maximum de vitesse, N et n les quantités de diastase correspondant à l'apport de chacun des parents :

Soit $N + n$ la quantité de diastase de l'hétérozygote :

Si $N + n < n_1$, le caractère est intermédiaire (taux de substance transformée).

Si $N + n \geq n_1$, il y a dominance totale.

Nous avons cité pour exemple deux explications possibles de la dominance, mais il est probable que des mécanismes différents suivant les cas sont à l'origine du phénomène. Il est donc nécessaire d'examiner chacun de ces cas particuliers pour avoir une idée conforme à la réalité.

L'explication par le mécanisme diastasique convient particulièrement bien à la synthèse de l'amidon chez la graine de Pois. En effet, il s'agit d'un produit d'accumulation, l'amidon, dont le taux se trouve différent en fin de maturation, chez la variété à graines rondes et chez la variété à graines ridées. Il est de 34 % pour les graines rondes et de 20 % pour les graines ridées. On a vu que le caractère 34 % d'amidon domine son allèle 20 % d'amidon dans les croisements. Une plante hétérozygote donne simultanément des graines rondes à 34 % d'amidon et des graines ridées à 20 % d'amidon. Ces teneurs sont donc bien fonction de la constitution même de l'embryon, indépendamment de la nourriture fournie par la plante. La disjonction peut s'observer jusque dans la même gousse, qui réalise pour toutes les graines des conditions équivalentes (la position des graines rondes et ridées étant due au hasard de la fécondation). Ces graines ainsi placées dans les mêmes conditions achèvent leur maturation en même temps ; la sève fournit pour toutes les graines une même concentration en glucides. Seules diffèrent, dans ce cas, les propriétés catalytiques de l'embryon qui déterminent les caractères de la graine mûre. Ces propriétés catalytiques sont celles déterminées par l'hérédité lors de la formation de l'œuf, c'est-à-dire dans la fleur.

Les différences dans le taux de l'amidon proviennent essentiellement de la propriété que possède l'embryon de faire la synthèse de cet amidon ; de là à dire que cette synthèse est fonction de l'activité diastasique amylogène de cet embryon il n'y a qu'un pas. Dès lors, expliquer les différences de taux d'amidon constatées entre les deux types par le mécanisme connu des actions diastasiques est un autre pas que l'on peut franchir sans trop rester dans le domaine de l'hypothèse. On se trouve pour les Pois dans le 2^e cas décrit précédemment.

INDÉPENDANCE DES CARACTÈRES.

Il est significatif que, malgré la complexité de la composition de la graine, ainsi que des mécanismes physico-chimiques qui entrent en jeu pour réaliser son développement, une réaction, telle la synthèse de l'amidon, semble poursuivre son chemin comme si elle était seule. Le fait de pouvoir expliquer, par un mécanisme diastasique très simple relativement à cette complexité, la transmission héréditaire du taux de synthèse d'une substance déterminée, et ceci sans faire intervenir toutes les autres conditions indispensables au développement, nous permet de rechercher la signification de l'indépendance des caractères au point de vue biochimique, c'est-à-dire de rechercher en quoi une réaction peut être indépendante de toutes les autres dont la cellule vivante est le siège.

Pour qu'une réaction se produise, il faut mettre en présence les corps susceptibles de réagir. C'est ce que fait la plante en fournissant à l'embryon les matériaux nécessaires à son métabolisme, ici les glucides solubles. Il a donc fallu que la plante réalise cette première synthèse qui rendra possible la synthèse de l'amidon. Mais le fait que les matériaux sont en présence ne constitue qu'une possibilité de réaction. Le glucose pourrait être transformé en une tout autre substance que l'amidon. Il est transformé en amidon grâce à l'action catalytique spéciale de l'embryon de Pois. L'existence de ce catalyseur constitue la deuxième condition. Mais l'existence de ce catalyseur, intervenant avec son activité particulière, n'a été possible qu'à la suite de transformation de matières dont nous ignorons à peu près tout, mais qui dépendent du développement normal de l'embryon suivant l'impulsion donnée par sa constitution héréditaire. Dès lors, que signifie l'indépendance du caractère du taux d'amidon ? Il exprime seulement que, toutes les conditions nécessaires à la synthèse de l'amidon étant réalisées, la réaction se déroule comme si elle était seule, c'est-à-dire qu'elle n'est pas influencée par d'autres groupes de réactions s'effectuant simultanément dans la cellule.

Des caractères indépendants seraient donc des caractères résultant de processus ne s'influençant pas mutuellement dans les conditions de l'expérience, c'est-à-dire ici du croisement.

LA TRANSMISSION DE L'ACTIVITÉ VITAMINIQUE.

L'étude de la transmission héréditaire des catalyseurs biochimiques a commencé avec l'étude des diastases. Les premiers renseignements sur le comportement des vitamines qui elles aussi ont probablement des actions catalytiques dans le métabolisme, ont été donnés par Mangelsdorf et Fraps dans un travail sur le maïs.

Chez cette plante l'albumen résulte de l'union sexuelle de deux noyaux maternels avec un noyau pollinique. Il est donc triploïde dans sa constitution chromosomique.

Si l'on croise deux variétés différant par la couleur de l'albumen, par exemple un maïs blanc avec un maïs jaune (le jaune étant dominant), on peut prévoir d'après la nature triploïde de cet albumen 4 classes de semences contenant 0, 1, 2 ou 3 facteurs jaunes pour les cellules de l'albumen. Effectivement, on obtient des grains différant par la couleur : blanc, jaune pâle, jaune dilué, jaune foncé. Le facteur jaune apparaît donc trisomique.

De plus, si l'on dose dans l'albumen la quantité de vitamine A (carotène) qu'il contient par des moyens biologiques (activité sur des animaux carencés), on obtient les résultats suivants :

RELATION ENTRE LA TRIPLE FUSION NUCLÉAIRE, LA COULEUR JAUNE
ET L'ACTIVITÉ VITAMINIQUE CHEZ LE MAÏS

Nombre de facteurs pour le jaune	Composition factorielle de l'albumen	Unités de vitamine A par grain
0	y y y	0,05
1	y y Y	2,25
2	y Y Y	5,00
3	Y Y Y	7,50

Il apparaît donc ici une relation entre la triple fusion nucléaire, la couleur jaune et la teneur en vitamine A de l'albumen.

CHAP. V. — EFFETS CHIMIQUES DES FACTEURS MENDELIENS SUR LA COLORATION DES FLEURS

L'étude chimique de la pigmentation des fleurs a particulièrement bien servi l'immense documentation génétique que nous possédons sur la transmission héréditaire des caractères de coloration des fleurs. C'est que, dans ce cas, les différences de composition se manifestent d'une façon immédiate par des différences de coloration directement accessibles à nos sens ; de ce fait disparaît ici le problème de la transposition des unités génétiques dans le domaine biochimique. Il reste seulement à confronter les deux sortes de résultats pour obtenir une interprétation souvent satisfaisante des expériences.

La première, WHELEDALE a tenté une confrontation de cet ordre dans ses études sur l'*Antirrhinum majus* en 1913. Depuis, cet auteur a donné périodiquement une mise au point de ces recherches ; cet exemple a été suivi par R. SCOTT MONCRIEFF qui, après une importante étude sur le *Dahlia* effectuée en collaboration avec LAWRENCE (1935), donne une synthèse de nos connaissances sur ce sujet dans un récent mémoire dont nous nous efforcerons de résumer l'essentiel (1936).

Les résultats remarquables dans ce domaine sont plus particulièrement l'œuvre de l'école anglaise ; mais de nombreux chimistes et génétistes, travaillant indépendamment et plus récemment de concert, y ont participé, tels sont, en plus des auteurs déjà cités, WILLSTÄTTER, KARRER, ROBINSON, BUSTON, HAGIWARA, SMITH, ANDERSON et SANDO, etc.

Pour la compréhension de ce qui va suivre, on résumera quelques données chimiques relatives à la pigmentation des fleurs.

La couleur des pétales des fleurs est due à la présence, dans les cellules, de pigments dont certains sont localisés dans les plastes, tels les carotinoïdes et la xanthophylle ; d'autres dans les vacuoles et la sève, ce sont les anthocyanes et les flavones.

Les pigments plastidaux donnent des colorations allant du jaune à l'orange ; ils sont insolubles dans l'eau comme les carotinoïdes et la xanthophylle. Leur synthèse apparaît indépendante de celle des autres pigments et leur effet se borne à l'impression optique de la superposition des couleurs.

Les pigments vacuolaires et de la sève sont les suivants :

Les anthoxanthines qui comprennent flavones et flavonols donnent une couleur variant de l'ivoire pâle au jaune intense ; leur structure n'est pas très éloignée de celle des anthocyanines, la différence principale est due à la substitution d'un atome d'oxygène à un atome d'hydrogène en position 4 qui donne une γ pyrone à la place d'un noyau de γ pyrane.

Les flavonols diffèrent des flavones par le fait qu'un atome d'hydrogène du noyau pyrone est substitué par un hydroxyle.

Les anthoxanthines jouent un rôle important dans les variations de couleur

des fleurs non seulement par leurs effets de fonds, mais par leur effet copigment et leurs interactions avec les anthocyanines.

L'effet de *copigmentation* découvert par ROBINSON, consiste en une action de certaines substances appelées copigments sur la tonalité des anthocyanines. La coloration acquiert un ton plus bleuté lorsque l'on mélange les solutions des deux substances. On constate la même action *in vivo* lorsque l'on croise une variété possédant le copigment avec une variété possédant une anthocyane, l'hétézogygote acquiert une tonalité prononcée vers le bleu. Ces copigments sont de la nature des tannins et de certaines flavones et glucosides de flavones.

Les anthocyanines sont des glucosides donnant des colorations variant de l'écarlate au magenta en passant par le violet, le pourpre et allant jusqu'au bleu pur. Elles peuvent être classées suivant trois types :

- a) Celui de la pélargonidine ;
- b) Celui de la cyanidine ;
- c) Celui de la delphinidine,

différant l'un de l'autre par addition d'hydroxyles en 3' et 5' du côté du noyau phényle. Dans les fleurs on peut trouver une ou plusieurs anthocyanines.

Chaque groupe peut subir les variations suivantes :

- 1° Par méthylation de un ou plusieurs groupes hydroxyles se produisant en 3', 5' ou 7 ;
- 2° Quand la substitution ou l'élimination de l'hydroxyle se produit en position autre que 3' et 5' ;
- 3° Par introduction d'azote ;
- 4° Par changement de nature ou de position du résidu glucidique ;
- 5° Quand un acide organique est aussi incorporé à la molécule, donnant une anthocyanine acylée ou anthocyanine complexe.

Le résidu glucidique peut être soit un monose ou un biose en position 3.

Le pigment peut être un dimonoside avec une molécule d'hexose en 3 et en 5.

Le sucre peut être un glucose, un pentose ou un méthylpentose (rhamnosc).

Toutes les anthocyanes ont l'hydroxyle 3 substitué par un résidu glucidique.

La nature amphotérique des anthocyanines est reconnue *in vitro* par la formation de sels d'oxonium rouge ou cramoisi en combinaison avec un acide, de bases violettes ou pourpres en solution neutre, de phénates alcalins bleus ou prune à des pH plus élevés. *In vivo*, ces colorations n'impliquent pas forcément dans la sève une valeur correspondante du pH. Dans relativement peu de cas le virage bleu du ton est dû à un pH élevé, il peut être dû à l'effet copigment ou à l'effet *colloïdal*. Par exemple, les fleurs de bleuet de la variété bleue sont plus acides que celles de la variété rouge bien qu'elles contiennent le même pigment. ROBINSON a mis ce phénomène en rapport avec l'état colloïdal de la sève.

Au point de vue physiologique on ne sait pas d'une façon sûre, quelles sont les réactions chimiques au cours desquelles apparaissent dans l'organisme les anthocyanes et les flavones. Une telle connaissance éclairerait singulièrement les résultats génétiques.

D'après ROBINSON, les anthocyanosides proviennent de *leuco-anthocyanosides*. Effectivement, cet auteur a pu obtenir *in vitro* des anthocyanines par traitement à l'acide chlorhydrique d'extraits de plantes incolores. D'autre part, l'isolation de la première leuco-anthocyanine, le peltogynol et sa conversion en anthocyanidine (la peltogynidine) par un processus qui implique l'oxydation, et la conversion de la cyanomaelurine en cyanidine, confirment l'idée selon laquelle il existe des relations entre les flavones, les anthocyanines, les leuco-anthocyanines et les tannins.

ONSLow a suggéré que les anthocyanines proviennent de résidus d'acides aromatiques après désamination, la condensation se faisant sous l'influence d'une dessiccation relative. LAWRENCE et SCOTT-MONCRIEFF pensent qu'une même demi-molécule pourrait donner par condensation anthoxanthines et anthocyanines. D'après les recherches sur le *Dahlia*, la formation de ces pigments ne paraît pas indépendante mais ils semblent provenir d'une source commune et d'ailleurs limitée.

On voit que la formation de ces substances n'est pas simple, et il n'est pas impossible de trouver suivant les espèces des sources différentes pour les pigments de la fleur et par conséquent des processus différents de formation.

Après cette étude il est compréhensible que les résultats génétiques ne correspondent pas toujours à la juxtaposition de caractères indépendants suivant les règles de MENDEL, car il s'agit de l'effet de substances ayant entre elles des rapports quant à leur formation, et une fois formées des actions mutuelles ou *interactions*.

Il faut donc remonter des caractères aux facteurs qui les déterminent pour comprendre la transmission de ces caractères.

Je prendrai à titre d'exemple l'étude de LAWRENCE et SCOTT-MONCRIEFF sur le *Dahlia*.

Le *Dahlia variabilis* est un allo-octoploïde qui réunit la pigmentation orange due à la pélargonidine et à une flavone jaune, avec la pigmentation magenta due à la cyanine et à une flavone ivoire (apigénine). Ces deux colorations se trouvent séparément dans deux espèces allo-tétraploïdes qui sont probablement à l'origine du *Dahlia variabilis*. Ce dernier serait donc un hybride des deux premiers. Cinq facteurs tétrasomiques président à la coloration des fleurs.

B et A gouvernent la production générale d'anthocyanine, forte dans le premier cas, faible dans le deuxième.

Y et I produisent, le premier la flavone jaune, le deuxième la flavone ivoire.

H inhibe progressivement l'action de Y, B et Y sont complètement dominants sous la forme simplex, tandis que les autres sont plus ou moins cumulatifs.

La nature potentiellement cumulative de chacun d'eux est démontrée par les degrés d'interaction qui peuvent se produire entre eux.

Cette interaction entre les facteurs a pour résultat la suppression complète ou partielle d'apigénine par le facteur Y, ou bien celle des anthocyanines par l'une ou les deux anthoxanthines à la fois. L'idée qu'une *source commune* et

limitée se trouve à l'origine de tous ces pigments permet d'expliquer cette balance factorielle.

Au-dessus de cette limite, la production totale de pigment dépend de l'ensemble des facteurs.

Les proportions *actuelles* de pigment formé dépendent de la demande spécifique de chaque facteur entrant en compétition avec la source. La formation d'une anthocyanine déterminée n'est pas contrôlée par un facteur spécifique, mais par l'ensemble de tous les facteurs, chacun d'eux agissant suivant une valeur calculée d'après sa contribution relative et son pouvoir compétitif.

Quand la somme de ces contributions *potentielles* excède une certaine valeur critique, il y a production de pélagonine, avec ou à la place de cyanine.

Par exemple, les fleurs de formule $Bbb b I I i i$ qui sont au-dessous de la valeur critique, contiennent de la cyanine pure, alors que la pélagonine est présente dans les formes $B b b b I I i i$ et $B B b b I I i i$ qui se trouvent au-dessus de cette valeur.

Bien que l'on observe une corrélation inverse entre les quantités des diverses anthocyanines et anthoxanthines lorsqu'elles se présentent simultanément dans la même fleur, cela n'empêche pas que chacune d'elles peut être produite en l'absence de l'autre.

Les recherches génétiques et biochimiques de LAWRENCE et SCOTT-MONCRIEFF conduisent ces auteurs à proposer une explication relative à la formation des divers pigments chez le Dahlia.

Chaque pigment résulterait de la condensation de deux substances fournies par la plante.

L'un de ces précurseurs est strictement limité en quantité et est entièrement utilisé dans la synthèse de l'ensemble des pigments ; l'autre est illimité, et dépend de l'action spécifique des divers facteurs pour sa quantité, sa variation, et la nature de sa condensation avec le composé limité d'où dérive la flavone ou l'anthocyane.

Un certain excès du composé illimité sur le composé limité provoque la pigmentation par les glucosides de la pélagonidine au lieu des glucosides de la cyanidine, en même temps que l'inhibition de l'oxydation de la chaîne latérale en 3' du radical phényle.

La nature de cette *inhibition* et l'identité des deux précurseurs reste à déterminer. Une étude physiologique sur la genèse des divers pigments pourrait fournir la vérification de cette hypothèse.

D'après cette étude on peut voir qu'à un composé chimique déterminé ne correspond pas forcément un facteur indépendant. Un même facteur peut participer à la formation de un ou de plusieurs composés distincts.

Réciproquement, plusieurs facteurs peuvent être à l'origine d'un composé chimique déterminé. De plus, cette étude met en relief le rôle des facteurs inhibiteurs.

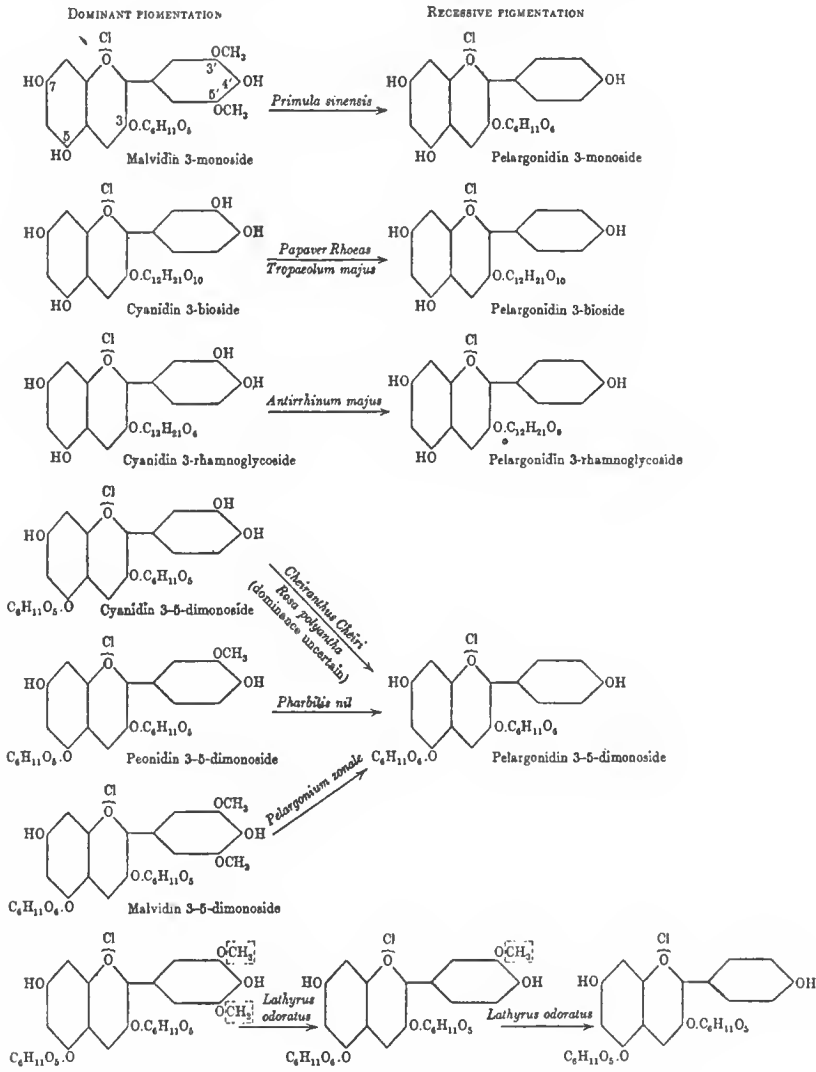
Des études de même ordre ont été faites sur d'autres espèces, notamment sur

TABLEAU 6. — Biochimie de la variation de couleur des fleurs

	VARIÉTÉS		
	Dominant	Récessif	Facteur
I. Production plasidale jaune.			
Cheirantus cheiri	Jaune Brun	Citron Pourpre	Y
II. Production d'anthoxanthine jaune			
Antirrhinum majus	Jaune Bronze	Blanc »	Y
Primula acaulis	Jaune	»	Y
Dahlia variabilis	Jaune Abricot Ecarlate	Blanc Magenta Pourpre	Y
III. Production de copigment (anthoxanthine ivoire)			
Primula sinensis	Magenta	Rouge	B
Primula acaulis	Bleu	Ardoise	W
Dahlia variabilis	Magenta bleu	Magenta rose	I
IV. Production générale d'anthocyanine			
Primula acaulis	Magenta	Ivoire ou jaune	B
Dahlia variabilis	Magenta Ecarlate	Ivoire Jaune	A B
Antirrhinum majus	Magenta ou rouge	Ivoire	L
Cheirantus cheiri	Brun Pourpre	Jaune Citron	(CR)
V. Production spécifique d'anthocyanine			
Primula sinensis	Orange	Corail	Dz
Papaver Rheas.	Magenta brillant Ecarlate cramoisi Ecarlate Rose cramoisi abricot Ecarlate	Magenta Ecarlate magenta Rose ou saumon Rose Rose ou saumon	T F
VI. Oxydation de l'aglycone de l'anthocyanine	Cyanidine	Pelargonidine	
Antirrhinum majus (3-rhamnoglucosides)	Magenta	Rouge	B
Papaver Rheas (3-biosides)	Rose ou cramoisi	Saumon	E
Cheiranthus Cheiri (3-5-dimonosides)	Pourpre	Rose	P
Dahlia variabilis (3-5-7-dimonosides)	Pourpre rosé	Pourpre (Balance factorielle générale)	
VII. Oxydation et méthylation de l'anthocyanine	Malvidine	Pélagonidine	
Primula sinensis (3-monosides)	Rouge	Corail	K
Pelargonium zonale. (3-5-dimonosides)	Rose	Saumon	X
Pharbitis nil	Peonidine Pourpre	Pélagonidine Rouge	Mg
VIII. Variation locale de pH			
Primula sinensis	Magenta	Bleu	R
Primula acaulis	Rouge	Ardoise	S
Papaver Rheas.	Ecarlate Rose	Bordeaux Mauve	P

(D'après Scott-Moncrieff et les travaux de Buston, de Winton, Haldane, Hagiwara, Lawrence, Scott-Moncrieff, Newton, Wheldale-Onslow, Philp, Punnett, Robinson, etc.).

TABLEAU 7. — Formule de quelques pigments bien étudiés au point de vue de leur constitution chimique et de leur transmission héréditaire.



(Les flèches indiquent le sens de la mutation.)

(D'après SCOTT-MONCRIEFF et les travaux de EVEREST, KARRER, WHELDAL-ONSLow, PERKIN, ROBINSON, SCHMIDT, WILLSTATTER, etc...).

la Primevère (*Primula sinensis*). Si l'on résume l'ensemble des résultats obtenus jusqu'à présent dans ces recherches, on peut en déduire un certain nombre de règles, qui président au mécanisme de la transmission des caractères de pigmentation chez les fleurs.

En ce qui concerne la dominance, ces règles sont les suivantes :

1° La présence de pigments plastidaux, de copigments, anthoxanthines et d'anthocyanines est en général dominante sur leur absence. (Quelquefois cependant on a pu invoquer l'action d'un facteur d'inhibition.)

2° Les formes les plus oxydées dominent les formes les moins oxydées.

3° Le 3-5-diglucoside et la forme acylée des anthocyanines dominent le type 3-monoglucoside et le type normal d'anthocyanine respectivement.

4° Un pH acide des pétales est dominant sur un pH moins acide.

Les faits relatifs à la constitution chimique des pigments en rapport avec la dominance sont résumés dans le tableau 6.

Les effets des facteurs mendéliens sur la couleur des fleurs peuvent se résumer de la façon suivante :

I. *Sur la pigmentation plastidale* : a) Production et effets de fonds; b) Inhibition.

II. *Sur la pigmentation de la sève* :

- a) Présence d'anthoxanthine (flavone ou flavonol) et d'anthocyanine.
- b) Présence d'anthoxanthine jaune. Effets de fonds et d'interaction.
- c) Présence d'anthoxanthine ivoire agissant comme copigment, effets d'interaction et effet copigment.
- d) Présence générale d'anthocyanine. Effets de fonds et interactions.
- e) Présence spécifique d'anthocyanine. Effets de fonds et interactions.

III. *Sur la régulation des pigments de la sève* :

- a) Intensification générale.
- b) Suppression générale.
- c) Intensification locale.
- d) Suppression locale.

IV. *Modifications des anthocyanines.*

- a) Oxydation de l'aglycone en 3' ou 3' et 5'.
- b) Oxydation et méthylation en 3' ou 3' et 5'.
- c) Méthylation de l'aglycone en 3' ou en 3' et 5'.
- d) Changement glucosidique du type 3 au type 3-5.
- e) Acylation.

V. *Action sur le pH local.*

On peut voir dans le tableau (7) quelques cas pour lesquels la constitution factorielle et la constitution chimique sont bien connues.

Ces règles comportent des exceptions qui peuvent être expliquées dans chaque cas particulier.

La production de pigment peut être *générale* ou *spécifique*.

En ce qui concerne les variations relatives au bleuissement de la tonalité chez les hybrides, on peut donner les règles suivantes :

1° Les dérivés de la delphinidine sont plus bleus que les dérivés correspondants de la cyanidine, ceux de la pélargonidine sont plus rouges que ceux de la cyanidine.

2° Les monoglucosides sont plus rouges que les pentosides correspondants ; les 3-biosides sont plus bleus, et les 3-5 diglucosides encore plus bleus.

3° La méthylation de l'anthocyanine tend à donner un ton moins bleu.

4° Avec l'accroissement de pH, toutes les anthocyanines donnent un ton plus bleu.

5° A un pH donné, les copigments bleussent le ton de la couleur, en fonction de leur action spécifique sur chaque anthocyane déterminée.

Les flavones et les tannins ont une action qui varie considérablement, le degré de leur action étant proportionnel au taux de copigment en présence.

Les dérivés de la delphinidine sont plus modifiés que ceux de la cyanidine ; ces derniers plus que ceux de la pelargonidine.

6° Le bleuissement de certaines variétés est probablement due à des effets colloïdaux.

Telles sont les principales règles énoncées dans le mémoire de SCOTT MONCRIEFF.

CONCLUSION

Dans le courant de cette étude, nous avons dégagé les notions suivantes :
Toutes les plantes d'une même lignée pure et stable, placées dans les mêmes conditions de milieu, présentent, parallèlement à un développement uniforme, un cycle chimique semblable.

La comparaison des divers groupes végétaux met en évidence une diversité de composition qui provient de la diversité des génotypes, c'est-à-dire de la constitution héréditaire.

La validité des lois de Mendel est de même ordre pour les caractères biochimiques qu'en ce qui concerne les caractères morphologiques.

L'examen biochimique permet d'expliquer d'une façon satisfaisante des résultats génétiques qui resteraient, sans cela, incompréhensibles. Il tend à combler le vide existant dans les conceptions actuelles, entre le gène et le caractère par une série de mécanismes connus.

Cette étude nous achemine vers une conception physico-chimique de l'hérédité. Dès à présent, on pourrait citer de nombreuses théories sur la nature et la constitution des gènes ; elles utilisent largement les notions de diastase, d'hormone, de radiation ; elles adaptent les lois de la chimie à l'explication des phénomènes héréditaires. Rien n'arrête l'imagination devant ce champ si vaste et à peine exploré.

Nous avons seulement voulu mettre en relief chez les végétaux les notions qui paraissent les plus solides, les plus proches de l'expérience. Nous avons négligé bien des faits pour la clarté de l'exposé. Notre but a été surtout d'introduire le lecteur en une étude qui promet pour l'avenir de fructueuses découvertes.

BIBLIOGRAPHIE

- BLAKESLEE (A.) et AVERY (A. G.), 1937, *Journ. of Heredity*, v. 28, p. 393.
- BLARINGHEM (L.), BRIDEL (M.) et BOURDOUIL (C.), *C. R. Ac. des Sc.* 1931, 193, p. 1153.
- BERTRAND (G.) et GHITESCU (V.), 1934, *C. R. Ac. des Sc.*, 199, p. 1272.
- BOURDOUIL (C.), 1929, *Bull. Soc. chim. biol.*, t. XI, p. 1129. — 1933, *Bull. Soc. Chim. biol.*
- BRINK (R. A.), 1929, *The Quart. Rev. of Biol.*, 4, p. 520.
- BROWN, 1902, *Journ. of Chem. Soc.*, p. 373.
- BRUNEL (A.), *Thèse Doct. ès Sc.* Paris, 1936, mém. muséum.
- CARLES (J.), 1935, *Rev. gen. Bot.* et *Thèse de Doct. ès Sc.* Paris.
- COLIN (H.) et CARLES (J.), 1934, *C. R. Ac. des Sc.*, 198, p. 1257.
- COLIN (H.) et CHAUDUN, 1918, *C. R. Ac. des Sc.*, 167, p. 208-338.
- CUÉNOT (L.), 1903, *Arch. Zool. exp. et Gén.* (4), 1, notes et revue, p. 33.
— 1936, L'espèce (*Encycl. sc.*, Doin).
- DELEANO (N. T.) et VLADESCU (I. D.), 1937, *Bull. Soc. chim. biol.*, XIX, p. 1508.
- DELÉPINE (M.) et DE BELZUNCE, 1918, *Bull. Soc. chim.*, 4, 23, p. 24.
- DEMEREC, 1933, *Journ. of Heredity*, XXIV, p. 368.
- FORD (F. B.) et HUXLEY (J. S.), 1927, *Brit. Journ. Exp. Biol.*, 5, p. 112.
- GOLDSCHMIDT (R.), 1927, *Physiologische Theorie der Vererbung* (Berlin, Julius Springer).
- GERTRUDE, 1936, *C. R. Ac. des Sc.*, 203, p. 680.
- HUERRE, 1910, *Thèse Doct. Sc.*, Paris.
- LAWRENCE et SCOTT-MONCRIEFF (R.), 1935, *Journ. of Gen.*, 30, p. 155.
- MAIGE (A.), 1928, *C. R. Ac. des Sc.*, 186, p. 1644.
- MANGELSDORF (P. G.) et FRAPS (C. S.), 1931, *Science*, p. 241.
- NADSON, 1937, *Actual. Sc. et ind.* (Hermann).
- NILOV, 1935, *Bull. appl. Bol. gen. and Plant breeding.* U. R. S. S.
- QUETEL (R.), 1936, *C. R. Ac. des Sc.*, 202, p. 2097.
- RABATÉ (J.), 1930, *Bull. Soc. Chim. biol.*, t. XII, p. 146.
- ROBERTSON (T. B.), 1923, *The chemical basis of growth and senescence* (Philadelphie).
- ROBINSON (R.) et ROBINSON (G. M.), 1935, *Nature*, London, 132, p. 626.
— 1935, *Journ. chem. Soc.*, p. 744.
- RUBIN et NAUMOVA, 1935, *C. R. Ac. des Sc. U. R. S. S.*, IV, f. 8-9, p. 341.
- SCOTT-MONCRIEFF, 1936, *Journ. of gen.*, XXXII, n° 1, p. 117.
- SEWAL WRIGHT, 1934, *Amer. Nat.*, p. 24.
- SNEGIREV, 1936, *Bull. appl. Bol. Genetics and Plant. Breed.*, ser. III, p. 245.
- SOSA-BOURDOUIL (C.), 1935, *C. R. Ac. des Sc.*, 200, p. 1236.
— 1937, *Congrès des Soc. savantes.*
— 1937, *C. R. Ac. des Sc.*, 204, p. 336.
— 1934, *Thèse de Doct. Sc.* Paris (*Bull. biol. Fr. et Belg.*, p. 249).
- TANRET (G.), 1897, *Journ. Pharm. chim.*, V, p. 5.
- WHELDAL (M.), 1907, *Pr. Roy. Soc. London*, LXXIX, p. 288.
— 1909, *Rep. Evol. Com. Roy. Soc.* (London).
— 1914, *Journ. of Gen.*, Cambridge, p. 109.
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	189
Les méthodes chimiques et l'étude de l'Hérédité.....	190
CHAPITRE I. — LES VARIATIONS DE COMPOSITION.	
Composition chimique et fluctuations. — Variations de composition au cours du développement. — Courbes de croissance et de transformation. — Influence des divers agents sur le cycle chimique. — Modifications dues aux croisements. — Heterosis. — Action dans le temps des divers agents qui influent sur le développement. — Mutations.....	192
CHAPITRE II. — COMPOSITION CHIMIQUE ET SPÉCIFICITÉ.	
Chimisme de l'espèce. — Manifestations extérieures. — Composition élémentaire et immédiate. — Substances caractéristiques. — Glucides des Iris. — Azote du pollen des Renonculacées. — Maltases du maïs. — Essences. — Caractérisation chimique de jordanons. — Lignées pures.....	200
CHAPITRE III. — VÉRIFICATION DES LOIS DE MENDEL.	
Vérification chez le Pois pour le taux de l'amidon dans l'embryon. — Vérification chez le maïs pour la qualité de l'amidon dans le pollen et les sacs embryonnaires. — Etude physiologique. — Différences diastasiques. — La notion de facteur et les caractères biochimiques.....	207
CHAPITRE IV. — MÉCANISME DE LA DOMINANCE.	
Théorie de présence-absence. — Loi du « tout ou rien ». — Inhibition. — Mécanisme diastasique.....	217
CHAPITRE V. — EFFETS CHIMIQUES DES FACTEURS MENDÉLIENS SUR LA COLORATION DES FLEURS.	
Couleur et composition. — Effet copigment. — Interaction. — Action du pH. — Formation générale et spécifique d'anthocyanine. Pigmentation potentielle et actuelle. — Inhibition.....	224
CONCLUSION	232
<i>Index bibliographique</i>	233

LÉGENDE DE LA PLANCHE VI.

FIG. 1-6. — *Microphotographies de coupes dans les cotylédons de Pois (PISUM SATIVUM L.) montrant l'hérédité de la forme et de la taille des grains d'amidon. (Parents et hybrides.)*

Deuxième génération (var. ridée × var. ronde).

1. Graines ridées.

2. Graines rondes.

Première génération (var. ridée × var. ronde).

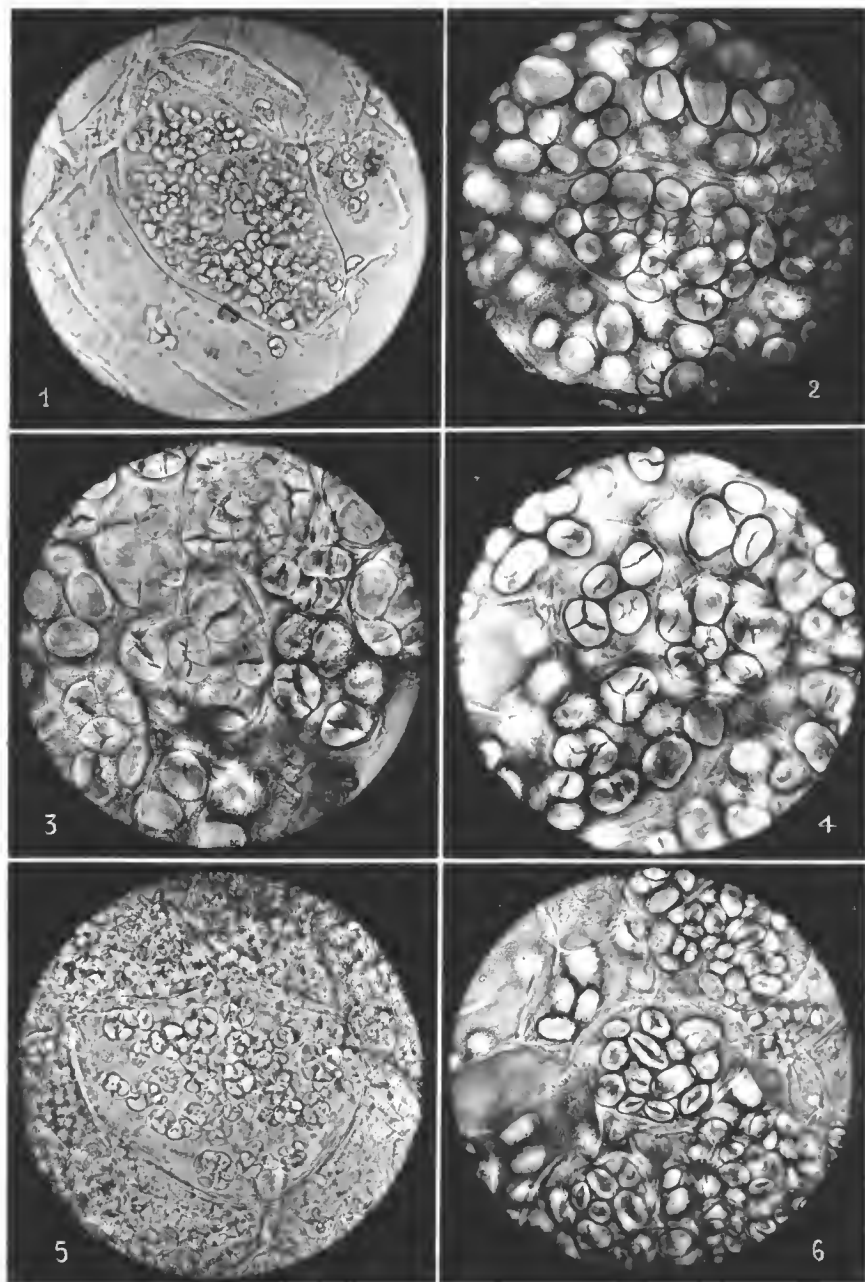
3 et 4 graines rondes.

Parents

5. Graines ridées.

6. Graines rondes

(D'après C. Sosa-Bourduil. Microphotographies de R. Franquet.)



Vigier & Brunissen, imp.

R. Franquet, microphot.

Grains d'amidon chez le Pois

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

- Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* (commencées en 1802 comme *Annales du Muséum national d'Histoire naturelle*) (Un vol. par an, 260 fr.).
- Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (commencé en 1895) (Un vol. par an, 65 fr.).
- Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, nouvelle série (Sans périodicité fixe ; abonnement pour un volume : 200 fr.).
- Index Seminum in Hortis Musaei parisiensis collectorum* (Laboratoire de culture ; paraît depuis 1822 ; échange).
- Nolulae Systematicae* (Directeur M. H. Humbert, laboratoire de Phanérogamie ; paraît depuis 1909 ; abonnement au volume, 60 fr.).
- Revue française d'Entomologie* (Directeur M. le Dr R. Jeannel, laboratoire d'Entomologie ; paraît depuis 1934 ; abonnement annuel : France, 60 fr., Étranger, 90 fr.).
- Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale* (Directeur : M. A. Chevalier, laboratoire d'Agronomie coloniale ; paraît depuis 1921 ; abonnement pour la France : 130 fr.).
- Revue Algologique* (Directeurs MM. P. Allorge et F. Lami, laboratoire de Cryptogamie ; paraît depuis 1924 ; abonnement : France, 150 fr., Étranger, 200 fr.).
- Revue Bryologique et Lichénologique* (Directeur M. P. Allorge, laboratoire de Cryptogamie ; paraît depuis 1874 ; abonnement : France, 60 fr., Étranger, 80 fr.).
- Revue de Mycologie* (anciennement *Annales de Cryptogamie exotique*) (Directeurs MM. R. Heim, J. Duché et G. Malençon, laboratoire de Cryptogamie ; paraît depuis 1928 ; abonnement : France, 60 fr., Étranger, 80 et 100 fr.).
- Mammalia* (Directeur M. E. Bourdelle, laboratoire de Zoologie, Mammifères et Oiseaux ; paraît depuis 1936 ; abonnement : France, 50 fr., Étranger 55 fr.).
- Bulletin du Laboratoire maritime du Muséum national d'Histoire naturelle à Dinard* (Directeur M. A. Gruvel, laboratoire maritime de Dinard ; suite du même *Bulletin à Saint-Servan* ; paraît depuis 1928 ; prix variable par fascicule).
- Bulletin du Musée d'Ethnographie du Trocadéro* (Directeur M. P. Rivet, Musée du Trocadéro ; paraît depuis 1931 ; prix du numéro : 5 fr.).
- Recueil des Travaux du Laboratoire de Physique végétale* (Laboratoire de Physique végétale ; paraît depuis 1927 ; échange).
- Travaux du Laboratoire d'Entomologie* (Laboratoire d'Entomologie ; paraît depuis 1934 ; échange).
- La Terre et la Vie*, publiée en collaboration par la Société des Amis du Muséum et la Société nationale d'Acclimatation, Rédaction 57, rue Cuvier, Paris (5^e) ; abonnement : 30 fr.).

MÉMOIRES DU MUSÉUM

Tome I

R. JEANNEL. Monographie des *Catopidae*, 438 p., janv. 1936. 200 fr.

Tome II

Mission scientifique de l'Omo, II (Zoologie), 310 p., 9 pl., avril 1935. 200 fr.

Tome III

E.-L. BOUVIER. Étude des Saturnioides normaux. Fam. des Saturniides, 354 p., 10 pl., déc. 1936. 200 fr.

Tome IV

Mission scientifique de l'Omo, III (Zoologie), 347 p., juill. 1936. 200 fr.

Tome V

Fasc. 1. P. LEMOINE. L'Ile-de-France. Introduction et 1^{re} partie : Topologie, 264 p., 1 carte, août 1937. 40 fr.

Fasc. 2. P. LEMOINE. L'Ile-de-France. 2^e partie. Chap. I : Le Vexin français, p. 265-354, oct. 1937. 15 fr.

Fasc. 3. P. LEMOINE. L'Ile-de-France. 2^e partie. Chap. II : Pays au nord-ouest de l'Oise, p. 355-442, janv. 1938. 20 fr.

Tome VI

Fasc. 1. A. BRUNEL. Contribution à l'étude du métabolisme de l'azote purique chez les Champignons, 186 p., déc. 1936. 65 fr.

Fasc. 2. C. ATTEMS. Die von Dr C. Dawidoff in französisch Indochina gesammelten Myriopoden, p. 187-354, janv. 1938. 120 fr.

Fasc. 2. G. STIASNY. Die von Dr C. Dawydoff in französisch Indochina gesammelten Gorgonarien, p. 355-368, févr. 1938. 15 fr.

Tome VII

P. LEMOINE. L'Ile-de-France, 2^e partie (*suite*) (*en préparation*).

Tome VIII

Mission scientifique de l'Omo, IV (Zoologie), 416 p., févr. 1938. 200 fr.

Tome IX

Mission scientifique de l'Omo, V (Zoologie) (*sous presse*).

Tome X

Fasc. 1. L. LEROUX. Contribution à l'étude de l'aldéhyde formique, 68 p., janv. 1938. 45 fr.

Fasc. 2. V. REDIKORTZEV. Les Pseudoscorpions de l'Indochine française recueillis par M. C. Dawydoff, p. 69-115, juillet 1938. 26 fr.

Fasc. 3. M. FRIANT. Morphologie, développement et évolution du cerveau des Ongulés artiodactyles sélénodontes, p. 114-188, mars 1936. 50 fr.

Fasc. 4. C. SOSA-BOURDOUIL. Héritéité des caractères biochimiques chez les végétaux, p. 189-236, mars 1939. 35 fr.