

LE MÉCANISME DE L'HÉRÉDITÉ MENDÉLIENNE

2015 — centenaire des travaux de T.H. Morgan, Prix Nobel



**Nouvelle traduction commentée
des principaux chapitres
et exemples de leur utilisation dans
l'enseignement scientifique**

Par

R. Raynal, FLS

*Dr de l'Université de Toulouse
Professeur de Sciences de la Vie, de la Terre & de l'Univers
Traducteur des œuvres inédites de C. Darwin
Membre de l'institut Darwin international - membre de l'AAAS.
Auteur de manuels scolaires & universitaires libres & gratuits*

« Travaillez de vous-même avec d'inlassables efforts si vous voulez comprendre quelles sont les règles imposées par la nature elle-même. »

Comte Imre Fesetics, père du mot « génétique », 1819

Morgan et ses trois étudiants de Columbia, Sturtevant, Bridges et Hermann J. Muller, ont résumé les conclusions de leur travail fondateur en 1915 dans « le mécanisme de l'hérédité mendélienne », un livre qui s'est révélé d'une importance historique. Pour commencer, il a exposé le principe physique de la nouvelle science de la génétique. En plus de cela, la discipline expérimentale décrite dans ses pages a fourni la première base expérimentale pour une biologie moderne, transformant une science descriptive qui reposait largement sur la morphologie. 'anatomie, la reine des sciences biologiques de l'époque de la Renaissance au début du XXe siècle, a été maintenant remplacée par la génétique et la biologie elle-même en est ressortie comme une science expérimentale quantitative, rigoureuse, exacte, qui pouvait désormais exister sur un pied d'égalité avec la physique et la chimie.

Eric R. Kandel. Columbia university

Thomas Hunt Morgan at Columbia University.

Genes, Chromosomes, and the Origins of Modern Biology

Introduction

Le centenaire des travaux fondamentaux de T.H. Morgan est passé complètement inaperçu en France, ce qui en dit long sur l'importance réelle, dans notre pays, de l'histoire des sciences dans l'enseignement scientifique.

Pourtant, et conformément à la démarche qui a été la mienne dans mes trois manuels de SVT et dans mes « *éléments d'histoire des sciences à l'usage des professeurs* », je pense que l'enseignement des sciences est à la fois plus facile, plus vivant, plus exact et, pour tout dire, plus humain s'il se réfère à la réalité de l'aventure scientifique, et non à une reconstruction didactique artificielle. Bien entendu, les éléments historiques se doivent d'être adaptés, sans être trahis, au niveau des savoirs et des questionnements utilisés avec les élèves. C'est pourquoi je propose ici quelques exemples d'approches, pour des niveaux variés, allant de la troisième à la terminale, des travaux historiques de Morgan. Il ne s'agit là que de possibilités, et non de formes obligées: c'est à chaque professeur, selon ses élèves et ses désirs, de considérer s'il peut tirer parti des documents que je rends ici accessibles.

Le livre de Morgan et de ses proches collaborateurs est paru en 1915. Il a été traduit en Français une seule fois, en 1923. En vain, puisque comme le signalait J. Rostand en 1961 dans le droit d'être naturaliste : « *ces révélations étaient refusées chez nous par la plupart des savants officiels, qui les ignoraient où les présentaient de façon tendancieuse ou parfois ironique.* »

Cette traduction* est devenue à peu près introuvable, et elle comporte, de plus, par rapport à l'édition originale, de nombreux ajouts et remises à jour qui ne permettent pas d'apprécier le travail de l'équipe de Morgan à la lumière des connaissances disponibles 8 années auparavant. Une traduction complète étant un travail trop long pour moi, je me suis limité aux éléments et chapitres les plus importants pour l'histoire des idées et des concepts scientifiques.

Afin d'éclairer certaines références, qui ne nous sont plus familières, et certains éléments de langage du texte, j'ai cru utile de joindre à ce dernier quelques notes ainsi que quelques éléments biographiques sur la plupart des auteurs cités, souvent mal connus ou franchement oubliés.

Je souhaite bonne lecture à tous ceux qui, à présent, vont se confronter aux travaux d'un pionnier aussi célèbre que méconnu.

Pr. Dr. R. Raynal, FLS
pr.dr.raynal@me.com

* Le Mécanisme de l'hérédité mendélienne. T. H. Morgan, A. H. Sturtevant, H. J. Muller, G. B. Bridges. Édition française, avec avant-propos par A. Brachet. Traduit de l'anglais par Maurice Herlant. 1923. Des extraits de cette traduction, sans les schémas qui l'accompagnaient, peuvent se trouver dans les archives web du site de la cité des sciences et de l'industrie, où les robots de Google les ont dénichés, bien qu'ils ne soient pas directement accessibles.

SOURCE DES TEXTES UTILISES

Université de Columbia, N.Y., USA

L'université de Columbia ne donne accès qu'à une version OCR, parfois buggée, du texte original. Comme j'ai dû corriger cette version, j'ai cru utile, en fin d'ouvrage, de joindre la version anglaise originale, enfin librement disponible, des textes ici étudiés.

TABLE DES MATIÈRES

• Situation des travaux de Morgan dans l'histoire de la génétique	- 6
• Extraits des travaux préliminaires de Flemming	- 17
• Extraits des travaux préliminaires de Sutton	- 20
Le Mécanisme de l'hérédité mendélienne. 22	
• Préface	- 23
• Chapitre I	
La ségrégation mendélienne et les chromosomes (introduction)	- 25
• Chapitre V	
Les chromosomes en tant que support du matériel héréditaire	- 30
• Chapitre VI	
Correspondance entre la répartition des chromosomes et celle des facteurs génétiques	- 55
Les explorateurs des chromosomes : biographie	
succincte des scientifiques cités dans le texte	- 65
Exemples d'exercices et d'activités réalisables avec	
les élèves à partir de ces documents, de la sixième à la terminale	- 73
Annexes: textes anglais originaux des chapitres	- 86
Bibliographie:	- 104

Chronologie : la génétique avant Morgan

(d'après Sturtevant, *a history of genetics*, ed. Harper international, 1965)

323 AEC	Aristote : Reproduction et hérédité, hybrides, mentionne la Drosophile.	1889	Altmann : acides nucléiques De Vries : Pangénèse intracellulaire
280	Théophraste : Sexualité des végétaux	1894	Bateson : <i>matériaux pour l'étude des variations</i>
1677	Leeuwenhoek : Spermatozoïdes	1900	Correns, De Vries, Tschermak : redécouverte des lois de Mendel ; Landsteiner : groupes sanguins
1716	Mather : Effets de la pollinisation croisée chez le maïs	1901	Mc Clung : Le chromosome X détermine le sexe ; De Vries : théorie des mutations.
1759	Wolff : Epigénèse.	1902	Bateson, Cuénot : hérédité Mendélienne chez les animaux ; Boveri : individualité de chromosomes ; Correns : ségrégation.
1761- 1766	Kölreuter : début de l'étude systématique des plantes hybrides	1903	Levene : distinction chimique ADN / ARN Sutton : chromosomes et Mendélisme
1819	Imre Festetics : terme « génétique »	1904	Cuénot : Allèles multiples
1823- 1846	Amici : fécondation chez les plantes à fleurs	1905	Bateson & Punnet : groupes de liaison ; Stevens, Stevens : détermination chromosomique du sexe.
1853	Thuret : fécondation observée chez le fucus	1906	Doncaster & Raynor : caractères liés au sexe ; Lock : relation possible entre groupe de liaison et échange de matériaux entre chromosomes
1859	Darwin : l'origine des espèces	1907	E & E Marchal, Lutz : polyploïdie
1866	Mendel : article sur les pois - « lois » de l'hérédité.	1907- 1908	Baur : gène létal chez <i>Antirrhinum</i>
1868	Darwin : variation des animaux et des plantes	1908	Garrod : alcaptonurie, gène et métabolisme, Lutz : trisomie ; Hardy, Weinberg : mathématiques du Mendélisme ; Nilsson, Ehle : polygénie
1871	Mieschner : découverte de la nucléine	1909	Correns : hérédité liée aux « plastes » ; Janssens : chiasmotype ; Johanssen : gène, génotype, phénotype
1875	Hertwig : fécondation de l'ovule d'oursin	1910	Von Dungern et Hirszelfeld : hérédité des groupes sanguins ABO ; Morgan : groupe de liaison chez la drosophile, recombinaison entre gènes liés au sexe
1881	Focke : référence à Mendel	1911	Morgan : groupe de liaison et proximité sur le chromosome
1882- 1885	Boveri, Flemming, Fol, Strasburger, Van Beneden etc. : chromosomes pendant les divisions cellulaires	1912	Goldschmidt : intersexualité chez <i>Lymantria</i> ; Morgan : gène létal récessif.
1883	Roux : hypothèse sur la fonction de la mitose	1913	Emerson & East : gènes multiples chez le maïs ; Sturtevant : première carte génétique
1883- 1889	Weismann : théorie du « plasma germinatif »	1914	Bridges : non disjonction des chromosomes ; Renner : expériences sur <i>Oenothera</i>
1888- 1889	Maupas : conjugaison chez les protozoaires	1915	Morgan, Sturtevant, Muller, Bridges : <i>The mechanism of Mendelian heredity</i>

Les travaux de Morgan dans l'histoire de la génétique

Le mot « génétique » a fait, sa première apparition en 1819 par le biais du comte Imre Festetics, qui avait empiriquement établi quelques règles de transmission des caractères dans des travaux portant sur l'amélioration des races de mouton pour la production de Laine à la demande du biologiste et professeur Christian Carl André (1763-1831). Cela se passait en Moravie où, en 1815, le comte avait mis au point un programme de recherche pour la Société agricole soulignant la nécessité de la recherche fondamentale et appliquée, utilisant des croisements, dans les sciences de l'hérédité. Festetics et André étaient à l'origine de la mise en place d'une section d'étude de l'élevage des moutons d'élevage au sein de la société agricole de Moravie, menant des travaux sur la sélection artificielle et la transmission des caractères liés à la laine. Les recherches d'André influencent positivement l'abbé Cyril Napp, supérieur du monastère de Brno, qui mène des recherches afin d'améliorer les arbres fruitiers par sélection, au moyen de la pollinisation artificielle. Il a dirigé et fondé une association de pomologie qui édite une revue publiant des travaux internationaux. Parmi ceux-ci, on peut y lire les articles de Thomas Andrew Knight ; président de la société d'horticulture de Londres, qui a étudié la transmission des caractères chez le pois, mettant en évidence, tout comme J. Goss, A. Sageret et A. Seton entre 1824 et 1826, la dominance des caractères de la graine et la ségrégation des caractères parentaux dans la première génération obtenue.

Il convient de souligner que le « monastère » St Thomas de Brno ressemble beaucoup plus à ce que nous appellerions un centre de recherches qu'à un cloître enfermant de pieux dévots : les membres du monastère sont tous enseignants dans des établissements du secondaire ou du supérieur, on y trouve non seulement une bibliothèque fournie, mais aussi une serre expérimentale, et les moines-professeurs effectuent de nombreux

voyages. Il faut dire qu'à l'époque Brno est la capitale universitaire de la Moravie, région dépendant du puissant empire Habsbourg.

Un professeur va recommander à l'abbé Napp un de ses étudiants, doué, mais trop pauvre pour poursuivre facilement ses études universitaires. Cet étudiant désargenté, c'est Mendel, qui se trouve trop heureux d'accepter, comme il l'écrit lui-même, « *une place dans la société qui lui épargne les rudesses de la lutte pour la vie* ». En 1843, Mendel est reçu au noviciat du monastère et devient prêtre en 1848 (on peut toutefois en déduire que, comme pour de nombreux scientifiques ayant eu une activité religieuse, cette dernière relevait davantage d'une obligation et d'une opportunité sociale que d'une adhésion inconditionnelle aux dogmes de la foi). Mendel va, comme les autres moines, devenir professeur de sciences dans l'enseignement secondaire, mais en 1849 une réforme oblige ces derniers à posséder un grade universitaire. Mendel ira passer ses examens à Vienne, et sera recalé, apparemment parce qu'il s'oppose à la théorie alors majoritairement enseignée sur l'hérédité, qui voit celle-ci comme un « mélange » des caractères des parents. Napp lui obtient alors une place en tant qu'étudiant à l'université de Vienne. C'est pour Mendel une révélation, car il va à la fois y suivre les enseignements courants à l'époque (botanique, entomologie, paléontologie...), mais aussi ceux de Franz Unger, qui enseigne la théorie cellulaire et préconise l'étude expérimentale de la transmission des caractères des végétaux sur plusieurs générations successives, ainsi que les cours d'un géant de la physique, Johann Christian Doppler. C'est à son retour de l'université que Mendel concevra et réalisera ses expériences, publiées en 1865.

À ce sujet, il faut bien réaliser que, contrairement à ce qui a été dit, les résultats de Mendel n'ont pas été « oubliés », ou « pas lus » ils n'ont tout simplement pas été compris, donc négligés. La méthode de Mendel, sa

logique de physicien, son « algèbre » des caractères constituant autant d'obstacles épistémologiques insurmontables pour ses contemporains. Mendel disposait de 40 exemplaires hors tirage (des « reprints ») de son article, qui parut dans une revue qui était disponible dans 120 librairies spécialisées, dont deux à Londres. Il en envoya trois aux botanistes Kerner (qui ne le lit pas, l'article ayant été retrouvé avec ses pages non découpées dans sa bibliothèque —un élément souvent attribué, et sans doute à tort, à Darwin), Beijerinck et Von Nägeli. Ce dernier, spécialiste de l'hybridation à Vienne, et qui n'avait rien d'un imbécile ayant, ô ironie, observé le premier les chromosomes dans des cellules végétales en 1842 (Édouard Van Beneden les observera, indépendamment, chez un animal, l'ascaris), ne comprit absolument rien aux résultats de Mendel. Dans la littérature scientifique, il n'y eut, avant 1900, que 4 références* aux travaux de Mendel.

De plus, Mendel lui-même, cherchant à valider ses découvertes sur d'autres modèles que le pois, fut incapable de les généraliser sur un autre modèle, le millepertuis (et ce, à cause de la parthénogenèse se produisant dans cette espèce, ce qu'il n'avait pas pris en compte), ce qui laissa penser que ses découvertes n'avaient pas une portée universelle. Ce sont les travaux des cytologistes qui allaient conduire, finalement, à la reprise des découvertes de Mendel.

* 1869 Hoffmann, dans un compte rendu d'expériences sur les pois, cite juste l'article de Mendel sans autres indications. 1881 Focke publie un article qui fait le point sur les travaux réalisés (une « review ») sur l'hybridation des végétaux, et note que Mendel, chez le pois « croit avoir trouvé des relations numériques constantes entre les différents types ». Romanes, dans la 5e édition de l'Encyclopedia Britannica (1881-1895), suivra Focke pour signaler Mendel comme spécialiste de l'hybridation végétale. 1895 Bayley recopie les remarques de Focke sans lire lui même l'article (une habitude qui est loin d'avoir disparu en sciences...), mais sa référence sera celle qui permettra à De Vries de « redécouvrir » Mendel.

L'échelon cellulaire.

Le noyau cellulaire avait été découvert par R. Brown en 1831. 11 ans plus tard, Karl Wilhelm Von Nägeli découvre dans les cellules des structures fibreuses qu'il va nommer *idioplasme*, et dont il pense qu'elles constituent un réseau interconnectant toutes les cellules de l'organisme. Il a ainsi vu le premier les chromosomes. En 1873, Schneider étudie la division cellulaire et décrit le premier un « schéma nucléaire » particulier (« kernfigur » en V.O.) ainsi que la présence d'un « fuseau achromatique » pendant cette division. Les progrès conjoints de la microscopie et des colorations (en particulier l'usage du bleu d'aniline) permettront à l'anatomiste allemand Walther Flemming (homonyme du découvreur de la pénicilline) d'étudier en 1882 le comportement de ces filaments (le nom de chromosome ne leur sera donné qu'en 1888 par l'anatomiste allemand Wilhelm Von Waldeyer-Hartz) et de découvrir la mitose. Il décrit cette dernière dans son livre la substance de la cellule, son noyau et sa division (Zell-substanz, Kern und Zelltheilung en V.O.), dont certaines planches sont reproduites à la fin de ce chapitre. Il montre comment les chromosomes « doubles » à la prophase se séparent lors de la division cellulaire, résolvant ainsi le problème de la répartition entre cellules filles. Il montre en effet que, loin d'apparaître ex nihilo, tout noyau provient d'un noyau précédent, ce qu'il résume, paraphrasant la célèbre maxime de Virchow, par l'expression *omnis nucleo e nucleo*.

En 1883, Van Beneden, travaillant sur l'ascaris, remarque que les chromosomes, qui ne fusionnent pas après fécondation, ont bien une intégrité individuelle, et observe que les ovules et les spermatozoïdes ne contiennent que deux chromosomes, alors que les autres cellules de l'animal en comptent quatre.

Wiessmann (1834-1934), y voit un support à la division entre soma et germen, ce dernier étant invariable : « *l'hérédité est transmise d'une*

génération à l'autre par une substance dont la composition chimique et surtout la composition moléculaire sont bien définies ». Il fait l'hypothèse que la méiose doit comporter une phase de réduction du nombre de chromosomes, et la « redécouverte » des lois de Mendel, en 1900 (par 3 botanistes travaillant indépendamment H. de Vries en Hollande, F. Von Tschernack en Autriche et Carl Correns en Allemagne) laisse à penser que les « éléments » de Mendel (improprement, mais très souvent nommés « facteurs » par la suite) doivent posséder un support physique qui se comporterait comme le font ces « éléments », et ce d'une génération à la suivante. C'est Walter Stanborough Sutton qui, en 1903, va observer lors de la spermatogenèse chez la sauterelle *Brachystola magna* la division réductionnelle prévue par Weismann, alors qu'elle est aussi observée chez l'oursin par T. Boveri en Allemagne, donnant ainsi naissance à la théorie chromosomique de Sutton-Boveri.

Les travaux parallèles de Sutton et Boveri

Alors qu'il est encore étudiant en master, Sutton (1877-1916) étudie la spermatogenèse chez *brachystola magna*, une grosse sauterelle commune dans les champs du Kansas, où se trouve Sutton. Ce travail le dirige vers E. B. Wilson, à l'université Columbia, et c'est là qu'il publie, en 1902, *On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna*. (Biol. Bull. 4: 24-39. —voir plus loin) qui amène à la conclusion suivante « *Je dois enfin attirer l'attention sur la probabilité que l'association des chromosomes paternels et maternels en paires et leur séparation subséquente au cours de la division réductionnelle puissent continuer la base physique de la loi mendélienne de l'hérédité.* »

En 1903, les conclusions de son article The chromosomes in heredity. (Biol. Bull 4:231-251) sont encore plus claires. Les voici

«1. *Le groupe des chromosomes des précurseurs des cellules germinales se compose de deux séries de chromosomes équivalents, et il existe de forts arguments en faveur de la conclusion selon laquelle une série est paternelle et l'autre maternelle.*

2. *Le processus de synapsis (pseudo-réduction) consiste dans l'union par paires des membres homologues (à savoir, ceux qui se correspondent en taille) des deux séries.*

3. *La première mitose de maturation, ou post-synaptique, est équationnelle et n'a donc pas pour résultat une différenciation chromosomique.*

4. *La deuxième division post-synaptique est une division réductionnelle, qui entraîne la séparation des chromosomes qui se sont conjugués en synapses, et leur relégation dans des cellules germinales différentes.*

5. *Les chromosomes conservent une individualité morphologique au cours les différentes divisions cellulaires. »*

De son côté, en 1902, Theodor Boveri démontre expérimentalement, chez l'oursin, l'importance des chromosomes dans le développement. Comme l'ovule d'oursin peut être fécondé par plus d'un spermatozoïde, les cellules œuf se trouvent posséder un nombre variable de chromosomes. Parmi ces dernières, Boveri démontre que les seules à se développer normalement sont celles possédant l'ensemble des 36 chromosomes de l'espèce. Il en conclut qu'un « *assortiment spécifique de chromosomes est responsable du développement normal, et cela peut signifier que les chromosomes possèdent individuellement des qualités différentes* ».

Boveri montre que les concepts Mendéliens de ségrégation, d'assortiment des « éléments » peuvent être traduits à l'échelon intracellulaire par les chromosomes. Il écrit en 1903 qu'« *il y a une probabilité*

extraordinairement élevée pour que les caractères mis en jeu dans des expériences de Mendel soient réellement reliés à des chromosomes spécifiques ».

La conversion de Thomas Morgan

Initialement, Morgan fait partie des opposants à la théorie chromosomique. Ce sont ses observations qui vont le conduire à la supporter, puis à la démontrer.

L'intérêt principal de Morgan porte sur la théorie de l'évolution, qui nécessite, pour être comprise, que les mécanismes de l'hérédité soient compris. Son arrivée à la Columbia university à partir de 1904 va le laisser libre d'expérimenter.

Morgan rejette tout d'abord la sélection naturelle comme mécanisme principal de l'évolution, et pense que les espèces ne sont que des conventions humaines, et qu'en réalité les organismes varient de façon continue, ce qui le conduit à douter que de faibles variations puissent conduire à des changements majeurs il ne fait pas le lien entre sélection naturelle, échelon cellulaire et macroévolution. Ses propres découvertes vont le faire évoluer sur ces différents points. C'est d'ailleurs parce qu'il est à la recherche d'un mécanisme évolutif différent de celui proposé par Darwin qu'il adhère aux vues d'un des « re » découvreur des lois de Mendel, Huga de Vries, qui propose que les mutations soient le moteur de l'évolution. Dubitatif quand aux lois de Mendel (utilisées par les tenants de la sélection naturelle), il va tenter de prouver, par des travaux expérimentaux sur l'hérédité, la théorie des mutations de De Vries.

Comme souvent en Sciences, Morgan va découvrir ce qu'il ne cherchait pas, et bien plus qu'il ne pensait découvrir. Il fallait à Morgan un modèle animal peu encombrant pour l'étude des mutations. Quelques années

auparavant, l'entomologiste C.W. Woodworth avait utilisé *Drosophila* pour ses recherches, et avait mis au point les techniques de croisement utilisant cet insecte. Il suggéra à W.E. Castle *, qui étudiait alors à Harvard la génétique sur des cochons d'Inde, que cet insecte pouvait être avantageusement utilisé en génétique, et un membre de l'équipe de Castle, F.E. Lutz, fit connaître ce modèle à Morgan.

* Étonnamment, ce sont les travaux de William E. Castle sur des rats bicolores qui vont contribuer à prouver ce dont doutait Morgan, à savoir que l'évolution peut se produire par l'action de la sélection naturelle sur de petites variations.

Morgan va constituer une équipe de brillants étudiants, dont certains étaient en premier cycle (alors que d'habitude ce genre d'équipe est réservé à des étudiants de troisième cycle) et ils ont créé ensemble le laboratoire drosophile dans la salle 613 du Schermerhorn Hall, bientôt surnommé la « pièce des mouches ». Ce laboratoire n'était qu'une pièce comprenant huit bureaux répartis sur un peu moins de 35 m² : souvent, la grandeur d'un laboratoire se mesure davantage à l'esprit qui y règne plutôt qu'à ses dimensions physiques ou à son équipement ! Morgan y faisait régner (n'oublions pas que nous étions en 1915 !) une bonne ambiance faite de discussions libres, de convivialité et de recherche de la perfection. Sturtevant, dans ses mémoires biographiques sur T.H. Morgan, l'a ainsi décrite « *le groupe travaillait comme une unité. Chacun travaillait sur ses propres expériences, mais chacun savait exactement ce que faisaient les autres, et chaque nouveau résultat était librement discuté. Peu importait la priorité ou à l'origine de nouvelles idées ou de nouvelles interprétations, ce qui importait était d'aller de l'avant. Il y avait beaucoup de travail à réaliser ; il y avait de nombreuses nouvelles idées à tester, et de nombreuses nouvelles techniques expérimentales à développer. Il ne saurait y avoir que peu d'époques et de*

lieux, dans les laboratoires scientifiques, avec une telle atmosphère d'excitation et avec un tel ensemble d'enthousiasme soutenu. Cela était dû en partie à l'attitude de Morgan, composé d'enthousiasme combiné avec un fort sens critique, de la générosité, de l'ouverture d'esprit et un remarquable sens de l'humour ».

Vers 1908, Morgan et ses étudiants* commencent à travailler sur la Drosophile. Pour obtenir des mutants, ils les soumettent à toute sorte de traitements mutagènes, physiques et chimiques, recherchant des mutations héréditaires. Il leur faudra presque deux ans avant d'obtenir, en 1909, une série de mutants héréditaires. Certaines des mutations obtenues suivent les lois de Mendel.

Parmi différents mutants, Morgan remarque fortuitement un mâle mutant aux yeux blancs parmi les individus sauvages aux yeux rouges. La descendance d'un croisement de ce mâle aux yeux blancs avec une femelle aux yeux rouges suggère que le caractère « yeux blancs » est récessif par rapport au caractère yeux rouges. Morgan remarque également que parmi les descendants d'un croisement de femelles mutantes aux yeux blancs avec des mâles sauvages aux yeux rouges, seuls les mâles présentent des yeux blancs. À partir de ce résultat, il montre (dans une série de cinq articles qu'il publie en 1911 dans « Science ») que :

- certains caractères héréditaires sont liés au sexe
- le support du caractère « couleur de l'œil », son gène, est probablement porté par le chromosome sexuel
- et donc que les autres gènes sont probablement eux aussi portés par d'autres chromosomes

** En particulier Fernandus Payne, qui utilisait des rayons X, et cherchait initialement à prouver le Lamarckisme en essayant d'obtenir des drosophiles aveugles après les avoir fait se reproduire dans le noir...*

Devenus plus efficaces dans la chasse aux mutants, Morgan et ses étudiants étudient l'hérédité de dizaines de mutations qu'ils ont repérées (et provoquées). Ayant isolé plusieurs « souches » mutantes, ils effectuent des croisements leur permettant d'étudier des transmissions héréditaires plus complexes, qu'ils interprètent à la lumière de l'hypothèse selon laquelle les chromosomes sont les supports physiques des gènes. Ainsi, l'observation d'un mutant aux ailes miniatures, qui était aussi sur le chromosome sexuel, mais qui parfois se retrouvait séparée de la mutation white-eye, pourtant présente sur le même chromosome, conduit Morgan à l'idée de liaison génétique et à émettre l'hypothèse d'un mécanisme de transfert de gènes interchromosomique: le crossing-over.

Il se base sur la découverte réalisée en 1909 par Frans Alfons Janssens, professeur à l'Université belge de Louvain, qui a décrit les échanges entre chromosomes et l'a appelé chiasmotypie. Morgan propose, en bonne logique, que le taux de crossing-over entre les gènes liés sur un chromosome diffère, et que leur fréquence peut indiquer la distance qui sépare les gènes sur le chromosome.

En utilisant ce principe, un étudiant de Morgan, Alfred Sturtevant, développe la première carte génétique (reproduite à la première page du livre de 1915). Nous sommes en 1913. Deux ans plus tard, il y a donc un siècle, Morgan et ses étudiants Sturtevant, Bridges et Muller écrivent ce que le généticien Curt Stern a appelé « le manuel fondamental de la nouvelle génétique », livre fondateur intitulé « Le mécanisme de l'hérédité mendélienne ». Les idées soutenues et démontrées dans ce livre représentent, selon un biologiste aussi avisé que Conrad Hal Waddington,

spécialiste de l'effet des mutations sur le développement, un saut conceptuel comparable « à ceux effectués par Galilée ou Newton ». Vous allez maintenant lire les principales parties de ce livre.

THE MECHANISM
OF
MENDELIAN HEREDITY

BY

T. H. MORGAN

PROFESSOR OF EXPERIMENTAL ZOOLOGY
COLUMBIA UNIVERSITY

A. H. STURTEVANT

CUTTING FELLOW, COLUMBIA UNIVERSITY

H. J. MULLER

ASSISTANT IN ZOOLOGY, COLUMBIA UNIVERSITY

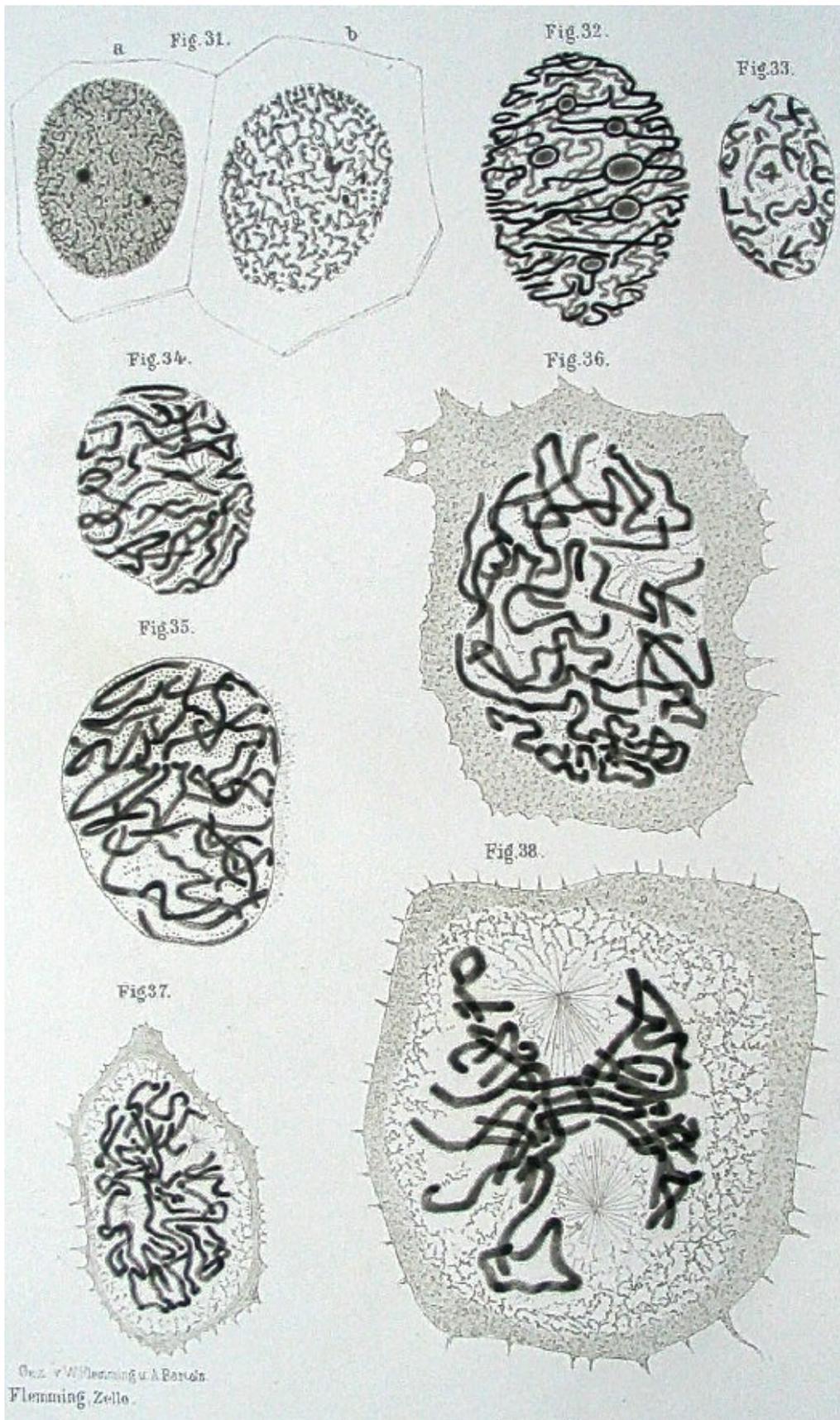
C. B. BRIDGES

FELLOW IN ZOOLOGY, COLUMBIA UNIVERSITY

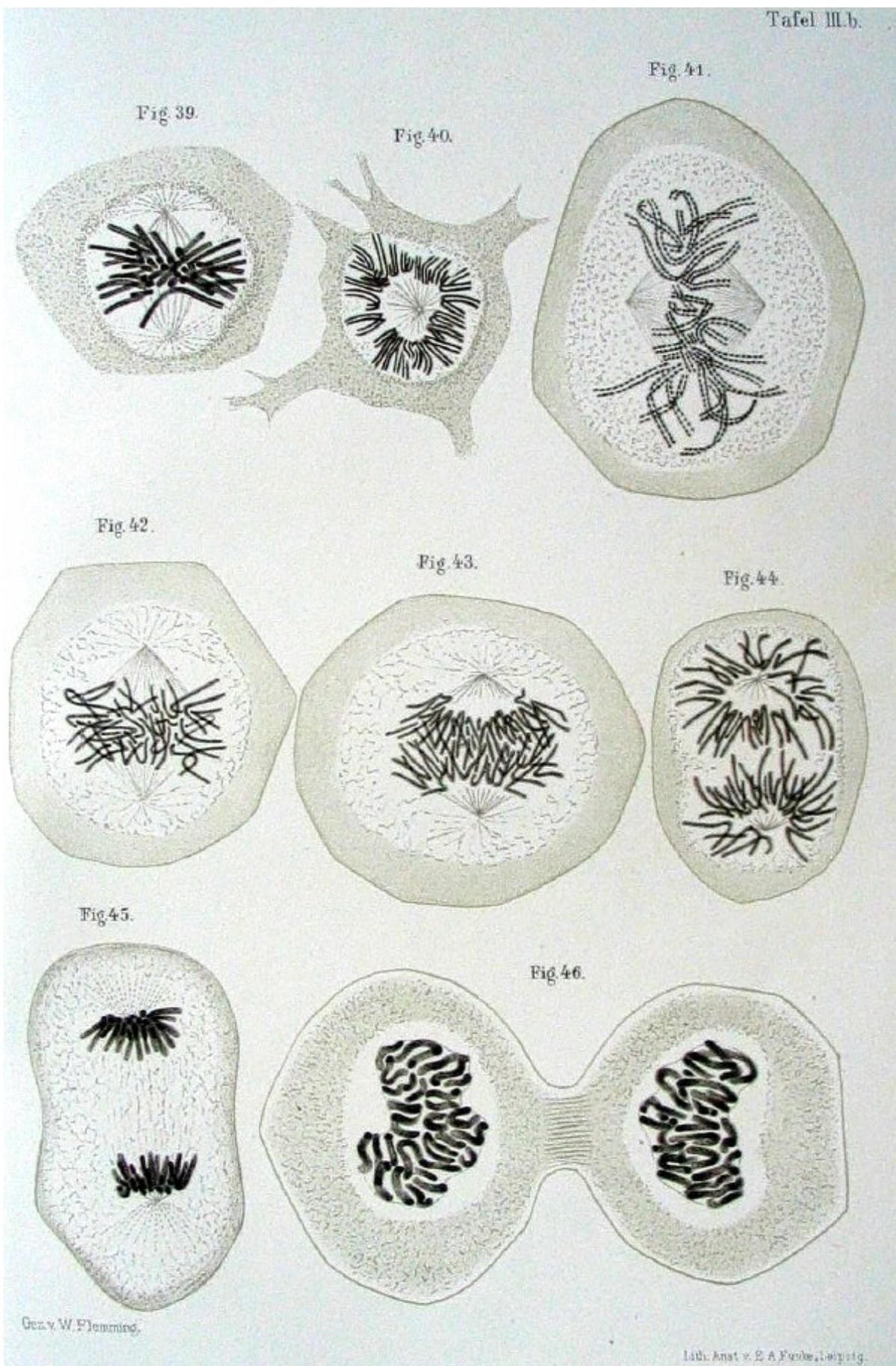


NEW YORK
HENRY HOLT AND COMPANY

Extraits des travaux préliminaires de Flemming



Tous les dessins ont été réalisés sur la salamandre, sauf 32 (lys), 33, noyau de cellule de tissu conjonctif de chat. 31 : premières étapes de formation des « figures nucléaires ».



Les différentes étapes de la mitose dans des cellules épithéliales de Salamandre. Cette planche se rapproche des dessins d'observation que peuvent réaliser nos élèves. Elle est d'ailleurs utilisée dans les exemples d'activités, en fin d'ouvrage.

Fig. 61.



Fig. 62.



Fig. 63.



Fig. 64.

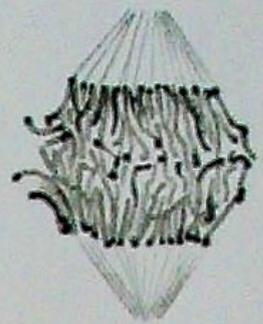


Fig. 65.

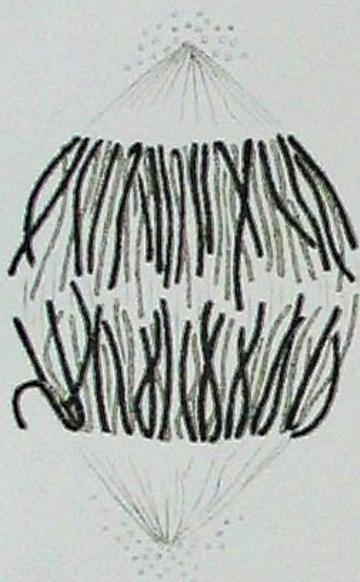


Fig. 66.



Fig. 67.



Fig. 68.

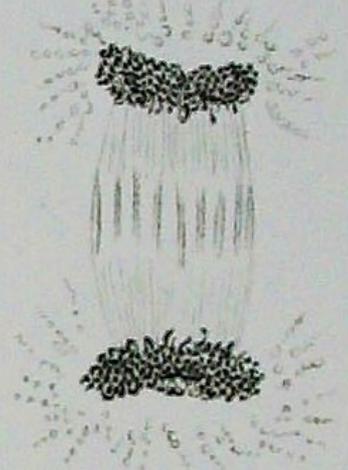


Planche IV - 61 à 68 : mitose observée dans des cellules de *lilium croceum*.

Extraits des travaux préliminaires de Sutton

1902 On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*.
(Biol. Bull. 4: 24-39.)

introduction de la publication

La parution récente du remarquable article de Boveri sur l'analyse du noyau au moyen d'observations sur des ovules doublement fécondés m'a incité à faire une communication préliminaire de certains résultats obtenus dans une étude générale sur les cellules germinales de la grande sauterelle pataude, *Brachystola magna*. Comme le montre un seul coup d'œil sur les schémas donnés dans mon article précédent (Sutton, W. S. [1900], *The Spermatogonial divisions in Brachystola magna*, *Kans. Univ. Quart.*, Vol. 9.) sur le même animal, les cellules de *Brachystola*, comme celles de nombreux amphibiens, sélaciens, insectes et certaines des plantes à fleurs, présentent un groupe de chromosomes dont les membres montrent des différences distinctes dans leur taille. En conséquence, une caractéristique de cette étude plus tardive a été un examen critique d'un grand nombre de cellules en division (provenant principalement du testicule) afin de déterminer si, comme cela a souvent été pris pour acquis, ces différences sont simplement une question de chance ou si, conformément à l'hypothèse récemment exprimée par Montgomery* concernant certaines paires d'éléments dans le noyau de l'un des Hémiptères, les relations de taille caractéristiques sont un attribut constant des chromosomes considérés individuellement. Avec l'aide de dessins photographiques du groupe de chromosomes dans les différentes générations de cellules, je vais donner ci-dessous un bref compte rendu des éléments qui m'ont conduit à adopter la dernière conclusion.

FIG. 1.



* Montgomery, T. H., Jr. (1901), A Study of the Chromosomes of the Germ Cells of the Metazoa. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, Vol. XX.

Dans la suite de l'article, Sutton montre qu'il peut suivre les chromosomes lors des différentes divisions formant les spermatogonies. Il utilise pour les repérer à la fois leurs tailles respectives et les rapports de taille entre les éléments d'une même paire, ainsi qu'un groupe caractéristique de 3 paires de petits chromosomes (i, j, k, voir fig.1 ci-contre extraite de la publication) . Il montre que, d'une génération à l'autre, il peut

identifier des chromosomes possédant la même série de tailles et les mêmes relations de taille, ce qui signifie qu'ils se « transmettent » effectivement de génération en génération, et ne se reforment pas à chaque fois.

Conclusion de l'article:

Si, comme les faits chez *Brachystola* le suggèrent si fortement, les chromosomes sont des individualités persistantes, au sens où chacun porte une relation génétique avec un seule de la génération précédente, on doit admettre la probabilité que chacun présente les mêmes qualités que son élément parent. Une taille relative donnée peut donc être considérée comme caractéristique de la base physique d'un certain ensemble défini de qualités. Mais chaque élément de la série des chromosomes du spermatozoïde a une contrepartie morphologique dans ceux de l'ovule mature et, de cela, il résulte que les deux couvrent le même champ du développement.

Lorsque les deux s'unissent, par conséquent, en synapsis 1 l'intégralité du support de chromatine d'un certain ensemble de qualités héritées des deux parents est localisé pour la première et seule fois dans une seule masse continue de chromatine ; et lors de la deuxième division du spermatocyte, les deux parties sont à nouveau séparées, chacune se dirigeant entièrement à chaque pôle, contribuant pour les cellules-filles au groupe correspondant de qualités provenant du stock paternel ou maternel selon le cas. Il n'existe donc pas, chez *Brachystola*, de division qualitative des chromosomes, mais seulement une séparation des deux éléments d'une paire qui, lorsqu'ils coexistent dans un seul noyau, peuvent être considérés comme contrôlant ensemble certaines parties limitées du développement de l'individu. À la lumière de cette conception, nous pouvons entrevoir une explication de ce processus jusqu'ici problématique, la synapsis, car elle produit une disposition faisant que les deux chromosomes représentant les mêmes caractères spécifiques ne doivent en aucun cas entrer dans le noyau d'une seule spermatide ou ovule mature.

Je puis enfin attirer l'attention sur la probabilité que l'association des chromosomes paternels et maternels en paires et leur séparation subséquente au cours de la division réductionnelle comme indiqué ci-dessus peuvent constituer la base physique de la loi de l'hérédité mendélienne. J'espère bientôt revenir sur ce sujet à une autre occasion.

Je prends plaisir à exprimer ici ma gratitude au Prof. E. B. Wilson pour ses précieux conseils et son excellente assistance dans le travail sur *Brachystola* et dans la préparation du présent document.

**THE MECHANISM
OF
MENDELIAN HEREDITY**

BY

T. H. MORGAN

PROFESSOR OF EXPERIMENTAL ZOOLOGY
COLUMBIA UNIVERSITY

A. H. STURTEVANT

CUTTING FELLOW, COLUMBIA UNIVERSITY

H. J. MULLER

ASSISTANT IN ZOOLOGY, COLUMBIA UNIVERSITY

C. B. BRIDGES

FELLOW IN ZOOLOGY, COLUMBIA UNIVERSITY

PREFACE

Depuis les temps les plus anciens, l'hérédité a été considéré comme l'un des problèmes centraux de la philosophie biologique. Il est vrai que cet intérêt était largement spéculatif plutôt qu'empirique, mais depuis la découverte, par Mendel, de la loi fondamentale de l'hérédité en 1865, ou plutôt depuis sa redécouverte en 1900, une situation curieuse a commencé à se développer. Ceux qui étudient l'hérédité, se faisant appeler les généticiens, ont commencé à s'éloigner des domaines traditionnels de la zoologie et de la botanique, et ont concentré leur attention sur l'étude des principes de Mendel et de leurs développements ultérieurs. Les résultats de ces chercheurs paraissent largement dans des revues spécialisées. Leur terminologie est souvent considérée par d'autres zoologistes comme quelque chose de barbare, extérieur à la routine ordinaire de leur profession. La tendance est de considérer la génétique comme un sujet pour spécialistes au lieu d'un thème très important de la zoologie et de la botanique. Nul doute que cela ne soit que transitoire ; car les biologistes ne peuvent guère se permettre de remettre à un groupe spécial de chercheurs une partie de leur domaine qui est et sera toujours d'une importance vitale.

Il serait aussi malheureux pour tous les biologistes de rester ignorants des avancées modernes dans l'étude de l'hérédité qu'il le serait pour les généticiens de rester indifférents à la valeur de leur propre travail pour de nombreux domaines de la recherche en biologie. Ce qui est fondamental en zoologie et en botanique n'est pas si vaste, ou si intrinsèquement difficile, qu'un homme compétent ne puisse être en mesure d'en faire le tour. Dans les pages suivantes, nous avons tenté de séparer les questions qui nous semblent significatives de ce qui est plus spécialisé, ou simplement technique.

Nous avons, bien sûr, donné notre propre interprétation des faits, bien qu'elle ne soit pas unanimement acceptée, mais nous croyons que, pour ce qui est essentiel, nous ne nous sommes pas éloignés du point de vue qui est soutenu par beaucoup de nos collègues à l'heure actuelle. Seule exception, peut-être, notre insistance sur les chromosomes comme base matérielle de l'hérédité. Que nous ayons eu raison à ce sujet, l'avenir —probablement un très proche avenir —en décidera. Mais on ne doit pas oublier que même si la théorie chromosomique venait à être niée, il n'y a aucun résultat traité dans les pages suivantes qui ne puisse être traité indépendamment des chromosomes ; pour cela, nous n'avons fait aucune hypothèse concernant l'hérédité qui ne puisse également être faite, de façon abstraite, sans les chromosomes en tant que porteurs des facteurs héréditaires postulés. Pourquoi donc, nous demande-t-on souvent, les insérez-vous dans les chromosomes ? Notre réponse est que puisque les chromosomes fournissent exactement le genre de mécanisme que les lois de Mendel réclament ; et étant donné qu'il existe un corpus d'information toujours croissant qui indique clairement les chromosomes comme porteurs des facteurs mendéliens, ce serait une folie de fermer les yeux sur une relation aussi patente.

En outre, en tant que biologistes, nous sommes intéressés par l'hérédité non essentiellement comme une formulation mathématique, mais plutôt comme un problème concernant la cellule, l'ovule et le spermatozoïde.

T.H.M.

Ch. I - La ségrégation mendélienne et les chromosomes

La loi de Mendel a été annoncée en 1865. Son principe fondamental est très simple. Les unités auxquelles ont contribué les deux parents se séparent dans les cellules germinales de la progéniture sans avoir eu aucune influence sur l'autre. Par exemple, dans un croisement entre des pois à graines jaunes et des pois à graines vertes, un parent contribue dans la descendance pour une unité pour le jaune et l'autre parent pour une unité pour le vert. Ces unités se séparent dans la maturation des cellules germinales de la progéniture de sorte que la moitié des cellules germinales sont porteuses du jaune et la moitié sont porteuses du vert. Cette séparation se produit à la fois dans les ovules et dans les spermatozoïdes.

Mendel ne connaissait aucun mécanisme par lequel un tel processus pouvait avoir lieu. En fait, en 1865, on en savait très peu au sujet de la maturation des cellules germinales. Mais en 1900, quand la découverte depuis longtemps oubliée de Mendel a été une nouvelle fois mise en lumière, un mécanisme, qui remplit exactement les exigences mendéliennes d'appariement et de séparation, a été découvert.

Le gamète mâle de chaque espèce animale ou végétale comporte un nombre défini de corps appelés chromosomes. L'ovule en porte le même nombre. Par conséquent, lorsque les deux gamètes s'unissent, l'ovule fécondé contient le double du nombre de chromosomes. Pour chaque chromosome apporté par le sperme, il y a un chromosome correspondant fourni par l'œuf, à savoir, il existe deux chromosomes de chaque type, qui constituent ensemble une paire.

Lorsque la cellule-œuf se divise (fig. 1, a-d), chaque chromosome se divise en deux chromosomes, et ces deux chromosomes fils se séparent, allant vers les pôles opposés de la cellule en division (fig. 1, c). Ainsi, chaque cellule fille (fig. 1, d) reçoit l'un des chromosomes fils formés à partir de chaque chromosome d'origine. Le même processus se produit dans toutes les divisions cellulaires, de sorte que toutes les cellules de l'animal ou de la plante en viennent à contenir un double jeu de chromosomes.

Les cellules germinales ont aussi tout d'abord le double jeu de chromosomes, mais quand elles sont prêtes à passer par les dernières étapes de leur transformation en spermatozoïdes ou en ovules, les chromosomes se réunissent deux à deux (fig. 1, e). Vient ensuite un autre type de division (fig. 1, f) au cours de laquelle les chromosomes ne sont pas divisés, mais les membres de chaque paire de chromosomes séparés et chaque membre va dans l'une des cellules filles (fig. 1, g, h). Il en résulte que chaque cellule germinale mûre reçoit l'un ou l'autre membre de chaque paire de chromosomes, et leur nombre est réduit de moitié. Ainsi, le comportement des chromosomes est parallèle au

comportement des unités mendéliennes, car, dans les cellules germinales chaque unité provenant du père se sépare de l'unité correspondante provenant de la mère. On parlera désormais de ces unités comme des facteurs ; les deux éléments d'une paire sont appelés alléomorphes l'un de l'autre. Leur séparation dans les cellules germinales est appelée ségrégation.

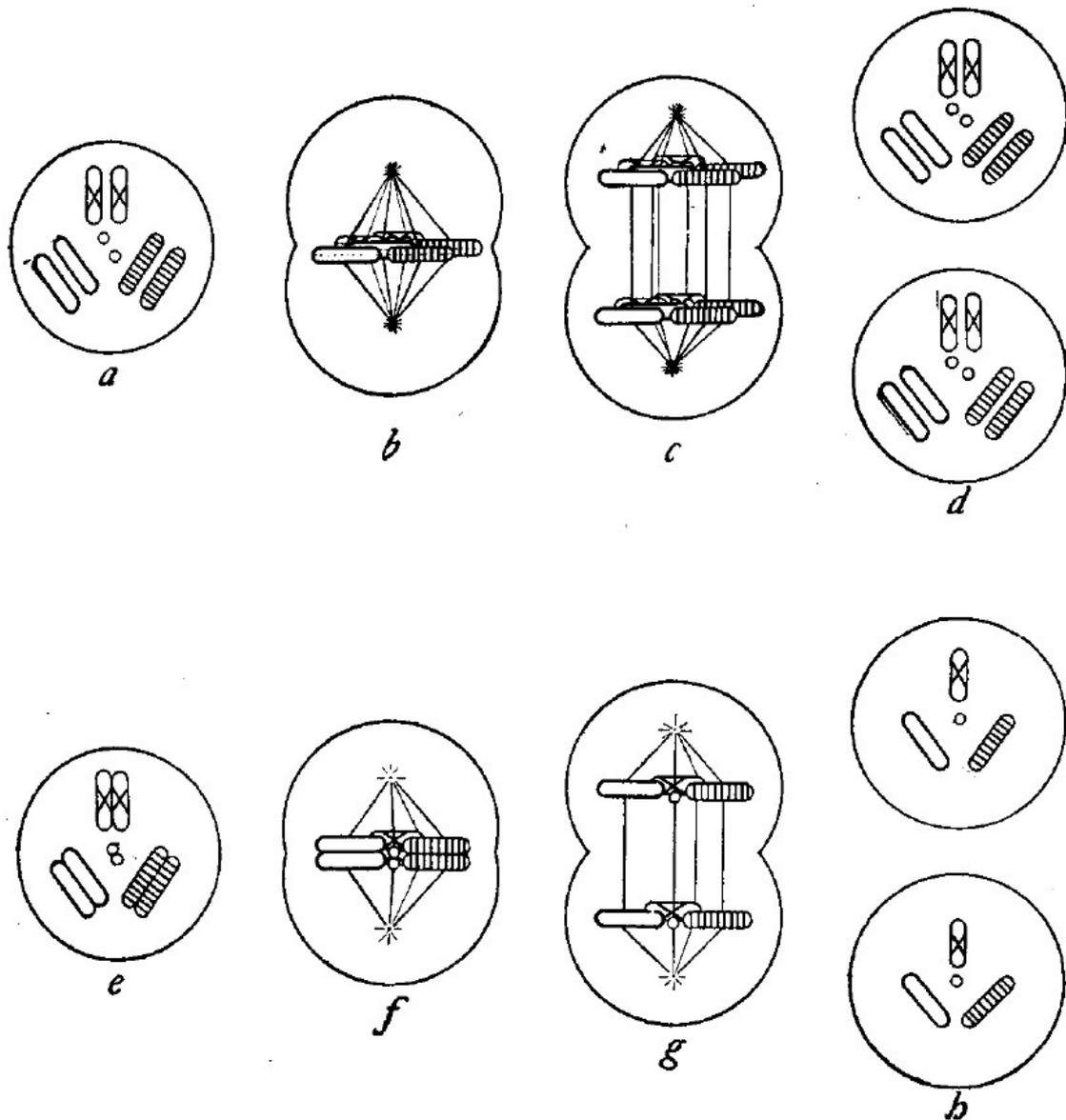


Fig. 1.- Sur la ligne supérieure, quatre étapes de la division de la cellule-œuf (ou d'une cellule du corps) sont représentées. Chaque chromosome se divise lorsque la cellule se divise. Sur la ligne inférieure, la « division réductionnelle » d'une cellule germinale, après que les chromosomes se soient unis par paires, est représentée. Les membres de chacune des quatre paires de chromosomes se séparent l'un de l'autre au cours de cette division.

La possibilité d'expliquer les phénomènes mendéliens au moyen des mouvements des chromosomes semble avoir frappé plus d'une personne, mais Sutton a été le premier à présenter l'idée sous la forme que nous reconnaissons aujourd'hui. En outre, il a non seulement attiré l'attention sur le fait, mentionné ci-dessus, que les chromosomes et les facteurs héréditaires subissent tous deux la ségrégation, mais a montré que le parallélisme entre leurs modes de distribution va encore plus loin que cela. Mendel a découvert que, lorsque l'on suit la transmission de plus d'une paire de facteurs, les différentes paires de facteurs subissent une ségrégation indépendamment les uns des autres. Ainsi, dans un croisement d'un pois ayant à la fois des graines vertes et une grande taille avec un pois ayant des graines jaunes et une petite taille, le fait qu'une cellule germinale reçoive un membre particulier d'une paire (jaune, par exemple) ne détermine pas quel membre de l'autre paire il reçoit ; il est aussi susceptible de recevoir le « grande taille » que le « petite taille ». Sutton a fait remarquer que, de la même façon, la ségrégation des chromosomes d'une paire est probablement indépendante de la ségrégation des autres paires.

Il était toutefois évident, dès le début, qu'il y avait une exigence essentielle au niveau du chromosome, à savoir que tous les facteurs portés par le même chromosome devraient avoir tendance à rester ensemble.

Par conséquent, puisque le nombre de caractères héréditaires peut être important en comparaison du nombre de paires de chromosomes, nous devrions nous attendre en fait à trouver non seulement le comportement indépendant de certaines paires, mais aussi des cas où les caractères sont liés ensemble en groupes dans leur hérédité. Même dans les espèces où un nombre limité d'unités de Mendel sont connus, nous devrions encore nous attendre à trouver certains d'entre eux regroupés.

En 1906, Bateson et Punnett ont fait la découverte de la liaison des caractères, qu'ils ont appelée couplage gamétique. Ils ont constaté que quand un pois lisse avec des facteurs de fleurs violettes et de longs grains de pollen a été croisé avec un pois avec des facteurs de fleurs rouges et de grains de pollen ronds, les deux facteurs qui proviennent du même parent ont tendance à être hérités ensemble. C'était ici le premier cas qui a donné le genre de résultat qui était attendu si les facteurs étaient dans les chromosomes, bien que cette relation n'ait pas été soulignée à l'époque. Toutefois, la même année, Lock a attiré l'attention sur la possible relation entre l'hypothèse chromosomique et la liaison des caractères.

Un petit nombre d'autres cas de caractères liés par couples ont été publiés, mais le fait ne fut nulle part suffisamment approfondi ni étudié, pour montrer quelle était la fréquence des couplages. Toutefois, depuis 1910, un grand nombre de caractères nouveaux ont fait leur apparition par mutations chez la mouche du vinaigre *Drosophila ampelophila* (synonyme de *melanogaster* - NDT) ; et cet animal se reproduit si

rapidement que l'on a pu, en un temps relativement court, étudier la transmission héréditaire de plus d'une centaine de caractères différents. Il est devenu très vite évident que ces caractères sont hérités en groupes. Il y a un grand groupe de caractères qui sont liés au sexe. Il existe deux autres groupes contenant un nombre de caractères légèrement supérieur. Finalement, il est apparu un caractère qui n'a trouvé place dans aucun des groupes et, un an plus tard, un autre caractère, lié à ce dernier, mais indépendant de tous les autres. Par conséquent, il existe quatre groupes de caractères chez la drosophile. Une liste partielle de ces groupes est donnée dans le tableau suivant:

Groupe I	Groupe II	Groupe III	Groupe IV
Abnormal (<i>Anormal</i>)	Antlered	Band	Bent
Bar (<i>Barre</i>)	Apterous (<i>Aptère</i>)	Beaded (<i>perlé</i>)	Eyeless
Bifid (<i>bifide</i>)	Arc	Cream III (<i>crème III</i>)	
Bow	Balloon	Deformed (<i>déformé</i>)	
Cherry (<i>cerise</i>)	Black	Dwarf (<i>nain</i>)	
Chrome	Blistered	Ebony (<i>ébène</i>)	
Cleft	Comma	Giant (<i>géant</i>)	
Club	Confluent	Kidney	
Depressed	Cream II	Low crossover	
Dotted	Curved (<i>courbé</i>)	Maroon	
Eosin	Dach	Peach (<i>pêche</i>)	
Facet (<i>facette</i>)	Dash	Pink (<i>rose</i>)	
Forked (<i>fourchu</i>)	Extra vein	Rough	
Furrowed (<i>sillonné</i>)	Fringed (<i>frangé</i>)	Safranin	
Fused	Jaunty	Sepia	
Green	Limited	Sooty (<i>suie</i>)	
Jaunty I	Little crossover	Spineless	
Lemon (<i>citron</i>)	Morula	Spread	
Lethal 1, 1a, 2, 3, 3a, 4, 5	Olive	Truncate intens	
Lethal 6, 7, B, Sa, Sb, Sc	Plexus	Trident	
Miniature	Purple	White head	
Notch (<i>encoche</i>)	Speck	White ocelli	
Reduplicated	Strap		
Ruby (<i>rubis</i>)	Streak		
Rudimentary	Tip		
Sable	Trefoil (<i>trèfle</i>)		
Shifted	Truncate (<i>tronqué</i>)		
Short (<i>court</i>)	Vestigial		
Skee			
Spoon			
Spot (<i>tache</i>)			
Tan			
Truncate intens			
Vermilion			
White			
Yellow			

Les quatre paires de chromosomes de la femelle de *Drosophila* sont représentés fig. 2 (à gauche). Il y a trois paires de grands chromosomes et une paire de petits chromosomes. L'une des quatre est la paire de chromosomes sexuels (chromosomes X). Chez le mâle (fig.2, à droite), il y a également trois paires de grands chromosomes et une paire plus petite. Les deux chromosomes sexuels chez le mâle sont ici représentés comme différents les uns des autres par leur forme.

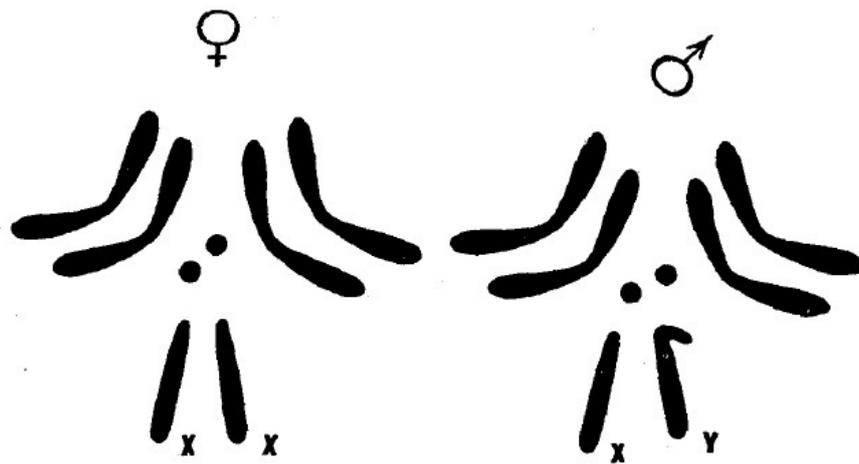


Fig. 2.- Schéma des quatre paires de chromosomes présents chez la femelle et le mâle de *Drosophila ampelophila*. Le crochet sur le chromosome Y est une convention. Les membres de chaque paire se trouvent généralement l'un près de l'autre, comme ici.

Dans les schémas, le chromosome Y est représenté en forme de crochet, mais cela ne correspond qu'à une convention. Il est vrai que dans un cas de non-disjonction où le chromosome Y a été transféré à la femelle, il possède cette forme en crochet, mais il n'a pas encore été possible d'identifier le chromosome Y en forme de crochet chez le mâle.

Les travaux de Stevens avaient semblé montrer que le chromosome X était uni à un autre chromosome, et qu'il n'y avait pas de chromosome Y. Dans les premiers articles sur la drosophile, cette relation entre chromosomes a été supposée correcte, et la femelle a été représenté comme XX et le mâle comme XO.

Il existe donc chez la drosophile une égalité entre le nombre de groupes de caractères héréditaires et le nombre de chromosomes. En outre, les tailles proportionnelles des groupes et des chromosomes correspondent.

La façon dont se transmettent héréditairement les facteurs portés par ces chromosomes va maintenant être examinée plus en détail.

Chap. V —Les chromosomes comme support du matériel héréditaire

Les preuves en faveur de l'idée selon laquelle les chromosomes sont les porteurs de facteurs héréditaires proviennent de plusieurs sources et ne cessent de se développer de façon croissante, tandis qu'un certain nombre de faits allégués, qui semblaient opposés à ces preuves, ont été réfutés, ou leur valeur a été sérieusement remise en question. Nous nous proposons maintenant d'examiner en détail les observations et les expériences qui portent sur la théorie chromosomique de l'hérédité.

Les preuves de l'embryologie

Relatives à l'influence des chromosomes sur le développement

Il a été avancé que puisque le spermatozoïde transmet les caractères à égalité avec l'ovule, et puisque la tête du spermatozoïde, constituée du noyau, entre dans l'ovule, l'hérédité est assurée par le noyau. Mais il faut admettre qu'autour du noyau spermatique entrant il peut y avoir une mince enveloppe de protoplasme qui, bien que très légère, pourrait suffire à transmettre certains facteurs cytoplasmiques. En outre, tandis que le flagelle du spermatozoïde semble être laissé, dans certains cas, à l'extérieur de l'ovule, dans d'autres cas, il semble y entrer et être absorbé. Derrière la tête du spermatozoïde, et à la base du flagelle, il y a une pièce intermédiaire qui contient un dérivé de l'ancien centriole, ou centre de division.

Puisque que le centrosome apporté par le spermatozoïde a été trouvé, dans certains cas, donner naissance à de nouveaux centrosomes qui occupent les pôles du premier fuseau de division de l'œuf, ce qui peut apparaître une contribution paternelle peut provenir de cette voie. Il est vrai que la continuité du centrosome du spermatozoïde avec celui de l'œuf en division a été contestée dans certains cas ; mais il est difficile de prouver que le centrosome du spermatozoïde est perdu, même s'il peut disparaître en raison de la perte de l'efficacité des colorations.

Le noyau contient un suc qui est probablement d'origine cytoplasmique. Ceux qui n'acceptent pas les chromosomes comme porteurs de l'hérédité peuvent encore faire appel à la présence de ce suc comme maillon faible dans la preuve de leur rôle. Il est vrai que le suc nucléaire semble être évincé du noyau de la tête du spermatozoïde, laissant une masse compacte et apparemment solide de chromatine, mais son élimination complète ne peut être prouvée. Ainsi, alors que ceux qui favorisent la transmission chromosomique trouvent dans les faits de la fécondation normale de fortes indications favorables à ce point de vue, il est cependant vrai aussi que ceux qui sont enclins à

contester ce point de vue trouvent plusieurs failles dans l'argumentation de leurs adversaires.

L'importance du noyau dans l'hérédité a en outre été montrée par les expériences de Bierens de Haans, Herbst, et Boveri sur les ovules géants d'oursins fécondés par le sperme d'une autre espèce. Les larves hybrides produites lorsque les ovules normaux d'une espèce sont fécondés par le sperme des autres espèces ont un caractère intermédiaire entre les deux types parentaux des larves ; tandis que celles des ovules géants de la même espèce fécondés par le sperme de l'autre, également intermédiaires, inclinent davantage du côté maternel. Le noyau de l'ovule géant a deux fois la taille de celui de l'ovule normal et, selon Bierens de Haans, les chromosomes sont également en nombre double. Par conséquent, la quantité de chromatine maternelle doit être double de celle introduite par le spermatozoïde, et pourrait produire une influence correspondante sur le caractère hybride. Mais puisque dans ces ovules géants le cytoplasme est également en quantité double, il n'est pas évident que les résultats soient dus aux chromosomes plutôt qu'au cytoplasme.

Boveri a montré, au moyen de l'ingénieuse comparaison suivante, que les résultats doivent être attribués aux chromosomes plutôt qu'au cytoplasme. Des ovules normaux ont été divisés en fragments, les morceaux nucléés ont été fécondés avec le sperme d'autres espèces, et ces fragments, de la moitié du volume de l'ovule normal, ont été isolés. Comme on le sait, de tels fragments se développent en larves complètes, dont les noyaux auront la teneur habituelle en chromatine. Le cytoplasme de l'ovule est, cependant, réduit de moitié. Néanmoins, les larves ne manifestent aucune inclinaison vers le côté paternel, bien que ces larves, comme toutes les larves obtenues à partir de fragments, soient souvent plus simples que la normale.

Ainsi, puisqu'une diminution relative de la quantité de cytoplasme n'affecte pas ici le caractère des larves, il est rationnel de supposer qu'une augmentation, comme celle présente dans les ovules géants, n'est pas non plus à l'origine des effets observés chez les larves.

Dans le même temps, des ovules normaux ont été l'objet de fertilisations croisées et, au stade de deux cellules, les blastomères ont été séparés. Les contributions des deux parents étaient relativement les mêmes que dans l'œuf normal. Ces larves étaient similaires à celles des fragments d'ovules, et servent de témoins à ces larves, dans la mesure où la question porte sur le fait de savoir jusqu'où la taille seule peut affecter le résultat. En outre, dans ces larves, le rapport des chromosomes au cytoplasme est le même que dans l'œuf normal (quand bien même le spermatozoïde soit ou ne soit pas apporté dans le cytoplasme). Par conséquent, puisqu'il est démontré que la quantité de cytoplasme n'a aucune influence sur le caractère de ces larves, il n'y a aucune raison de supposer qu'elle a eu une influence dans le cas des ovules géants.

Les études de Boveri sur la fertilisation dispermique de l'ovule d'oursin portent directement sur la question en cause. Il a constaté que lorsque deux spermatozoïdes entrent simultanément dans le même ovule, chacun apporte un centrosome, de sorte qu'un fuseau tri ou tétrapolaire est formé lors de la première division, comme le montre la fig. 37. Au lieu d'un double jeu de chromosomes, comme dans la fécondation normale, il y a trois ensembles. Lors de la première division, les chromosomes sont irrégulièrement répartis sur les fuseaux multipolaires. En conséquence, certaines cellules peuvent obtenir un exemplaire de chaque type de chromosome, tandis que d'autres cellules peuvent obtenir un jeu incomplet (fig. 38). Ces œufs dispermiques donnent presque toujours naissance à des embryons anormaux, comme plusieurs observateurs l'ont consigné. Ce résultat peut être attribué en toute confiance à la répartition irrégulière des chromosomes qualitativement différents ; seuls les embryons dans lequel chaque cellule a un effectif complet se développant normalement.

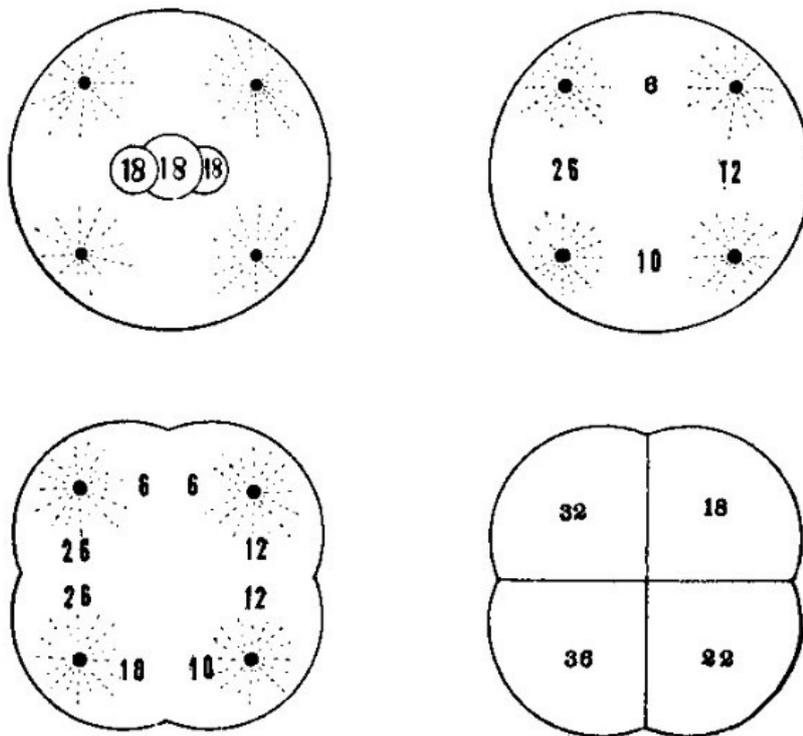


Fig. 37. Fertilisation dispermique d'ovules d'oursin. Les quatre centrosomes provoquent une répartition inégale des cinquante-quatre chromosomes, ce qui conduit, à la première division, à quatre cellules qui contiennent des nombres différents de chromosomes.

Les recherches de Boveri ont été plus poussées, et le rôle des chromosomes corroboré, car il séparait les premières cellules de clivage de ces œufs dispermique et suivait leur devenir. Certaines d'entre elles ont conduit à de parfaites larves naines. Le nombre d'embryons normaux était petit, mais cela était attendu de par la distribution aléatoire des chromosomes, en raison de laquelle nous devons nous attendre à trouver dans quelques cas une cellule isolée contenant un ensemble complet de chromosomes,

et à partir d'une telle cellule d'un embryon normal se serait formé. L'anomalie de développement du reste des cellules isolées n'était pas due à un effet nocif causé par l'isolation elle même, car il avait été montré par Driesch et d'autres que lorsque les deux premières cellules d'un œuf d'oursin qui a été normalement fécondé sont séparées, chacune forme un embryon parfait. Ces cellules, bien que contenant seulement la moitié du cytoplasme, contiennent un ensemble complet de chromosomes. Par conséquent, la différence entre ces cellules et les cellules isolées à partir d'œufs dispermique semble être due principalement à leurs différents contenus chromosomiques.

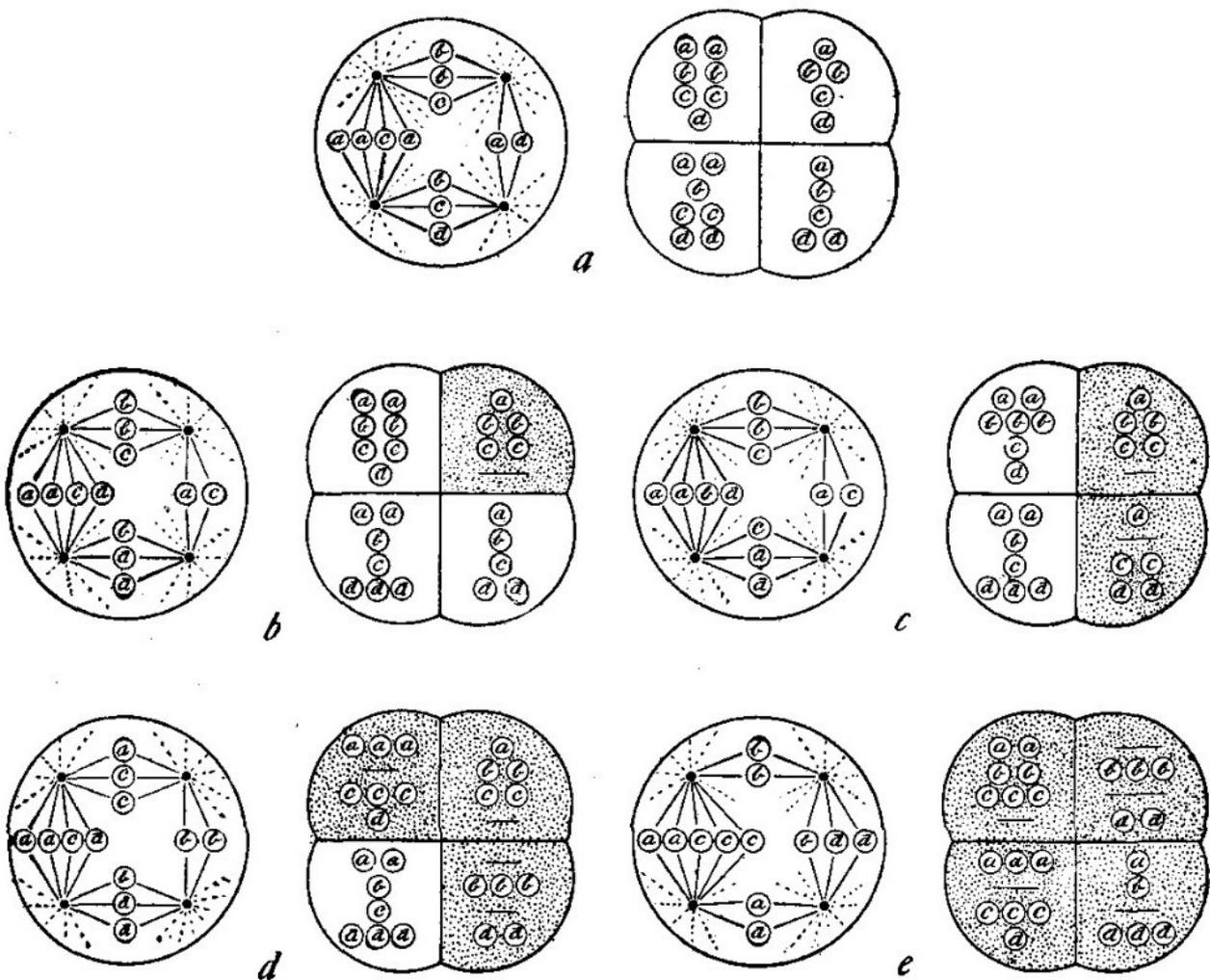


Fig. 38.- Diagramme montrant cinq combinaisons de chromosomes issus de la première division des œufs dispermiques, dans laquelle a: chaque cellule reçoit une série complète de chromosomes ; b trois cellules obtiennent un ensemble complet ; c: deux cellules, ou (d) une cellule ; ou (e) aucune des quatre cellules n'obtient un ensemble complet. (d'après Boveri).

Une preuve supplémentaire en faveur de l'hypothèse chromosomique se trouve dans certains cas d'hybrides entre des espèces d'oursins. Les cas les plus analysés sont ceux sur lesquels Baltzer a travaillé. Des croisements ont été réalisés entre quatre espèces d'oursins ; l'un d'eux servira d'exemple (Fig. 39). Les ovules de *Sphaerechinus* ont été fécondés par le sperme du *Strongylocentrotus*. La division des chromosomes s'est déroulée de façon normale, la larve pluteus qui s'est développée avait un caractère intermédiaire ; ou du moins montrait à la fois des particularités de type paternel et de type maternel.

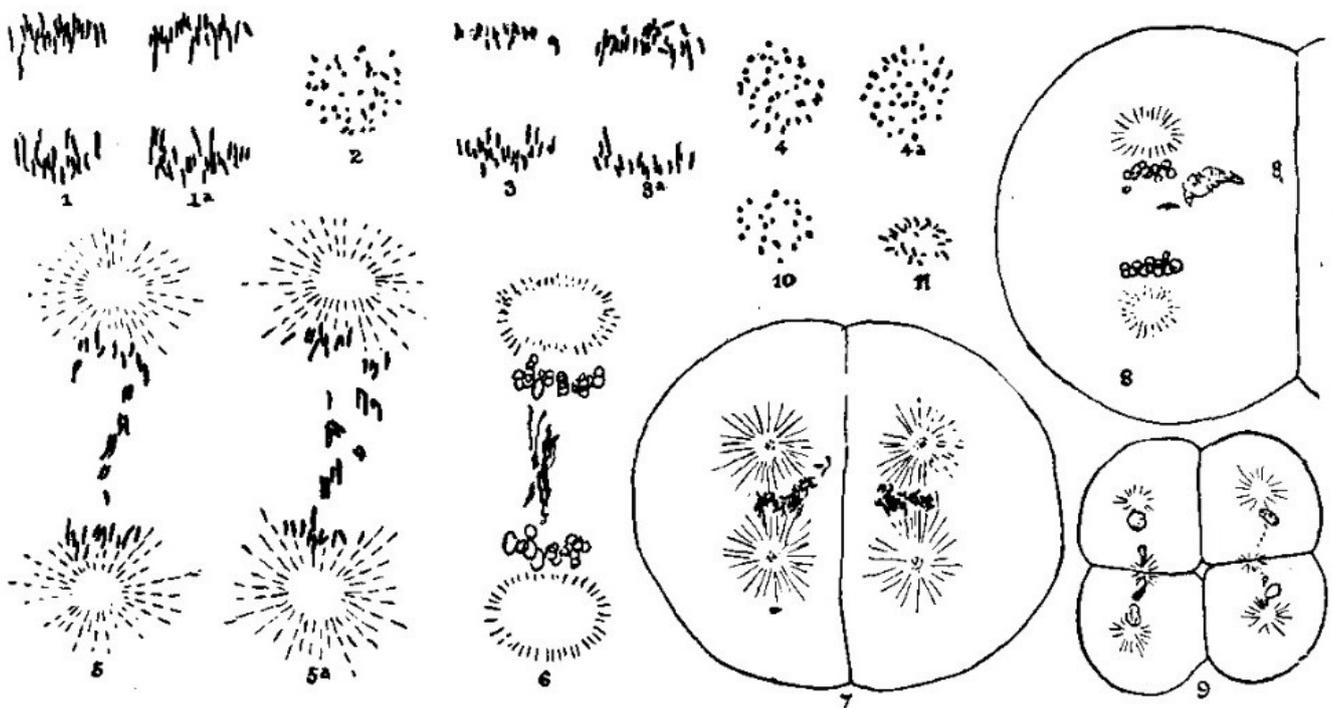


Fig. 39. —1 et 1a, chromosomes dans le premier fuseau mitotique normal de clivage de *Sphaerechinus* ; 2, plaque équatoriale au stade de deux cellules du même ; 3 et 3a, fuseaux au stade deux cellules de l'œuf d'hybride de *Sphaerechinus* par *Strongylocentrotus* ; 4 et 4a, les mêmes, plaques équatoriales ; 5 et 5a, hybride de *Strongylocentrotus* par *Sphaerechinus* fuseau mitotique à la télophase ; 6, étape suivante de cette dernière ; 7, même étape, stade deux cellules ; 8, idem, plus tard ; 9, idem, stade quatre cellules ; 10, les mêmes, plaque équatoriale au stade de deux cellules (22 chromosomes) ; 11, les mêmes, à un stade plus tardif, 24 chromosomes. (d'après Baltzer).

Le croisement réciproque a été fait en fécondant des ovules de *Strongylocentrotus* avec le sperme de *Sphaerechinus*. Lors de la première division de l'œuf, certains des chromosomes se divisent normalement, alors que d'autres chromosomes restent inactifs et finalement se retrouvent dispersés dans la région située entre les autres qui se sont

dirigés vers les pôles. Lorsque la division est terminée, les chromosomes retardataires se retrouvent exclus des noyaux filles. Ils apparaissent de forme irrégulière et montrent des signes de dégénérescence. Lors de la division suivante de l'œuf, ils peuvent encore être visibles, mais ils disparaissent plus tard, et semblent ne pas prendre part au développement. La différence entre ce croisement et les autres semble directement causée par les différences observées dans le comportement des chromosomes.

Un comptage des chromosomes dans les embryons hybrides montre environ vingt et un chromosomes. Le noyau maternel en contient dix-huit. Il apparaît que seuls trois des chromosomes paternels ont joué un rôle effectif dans le développement, quinze d'entre eux devant avoir dégénéré de la manière décrite ci-dessus. Les embryons hybrides qui se sont développés étaient souvent anormaux ; les rares qui se sont développés jusqu'au stade pluteus étaient apparemment de caractère entièrement maternel. Puisque le croisement réciproque prouve que les caractères maternels ne sont pas dominants, l'interprétation la plus raisonnable est que, bien que le spermatozoïde étranger avait initié le développement, il a produit peu ou aucun effet sur le caractère des larves, et cette absence d'effet semblerait très probablement dû à l'élimination de la plupart des chromosomes paternels. Il pourrait éventuellement être maintenu que le même type d'effet produit par l'ovule de *Strongylocentrotus* sur les chromosomes de *Sphaerechinus* est également produit sur le protoplasme introduit par le spermatozoïde. Mais il n'y a là, à la différence de ce qui se passe pour les chromosomes, aucune preuve d'un comportement cytoplasmique anormal qui pourrait expliquer l'effet anormal observé.

Tennent a également découvert que lorsque les oursins toxopneustes (femelle) sont croisés à des *Hipponoë* (mâles), aucune perte de chromatine ne se produit, et les larves sont principalement de type paternel, mais dans le croisement réciproque (*Hipponoë* femelle par toxopneustes mâle) une partie de la chromatine est éliminée et les larves sont davantage proches du type maternel.

Certaines expériences de Herbst ont aussi une incidence importante sur la question. Des ovules de *Sphaerechinus* ont été mis dans l'eau de mer dans laquelle on avait ajouté un peu d'acide valérianique. C'est une des méthodes reconnues d'initiation de développement parthénogénétique. Après cinq minutes, les ovules ont été retirés et mis dans de l'eau de mer pure à laquelle on a ajouté du sperme de *Strongylocentrotus*. Le sperme a fécondé quelques-uns des œufs. Les œufs avaient déjà commencé à subir certains des changements qui conduisent au développement. Le spermatozoïde « en retard » n'a pas réussi à suivre le rythme de la division, ce qui fait que les chromosomes paternels n'ont pas atteint les pôles de l'œuf avant que les chromosomes de l'œuf n'aient réformé leurs noyaux (fig. 40). En conséquence, les chromosomes paternels forment leur

propre noyau, qui vient à se trouver dans une seule des cellules formées par la division de l'œuf. En conséquence, une cellule avait un noyau maternel et l'autre avait un double noyau, paternel et maternel. Pendant le développement ultérieur, le noyau paternel fut incorporé au noyau maternel de la cellule. Plus tard, des embryons découverts dans le milieu de culture, qui étaient maternels d'un côté et de l'autre côté de caractère hybride, provenaient selon toute probabilité de ces œufs demi-fécondés. On doit rappeler que Baltzer a montré que lorsque le croisement est fait dans ce sens, les chromosomes paternels et maternels se comportent normalement à chaque division. La conclusion la plus plausible qui en résulte est que l'absence de caractères paternels sur un côté est due à l'absence des chromosomes paternels sur ce côté.

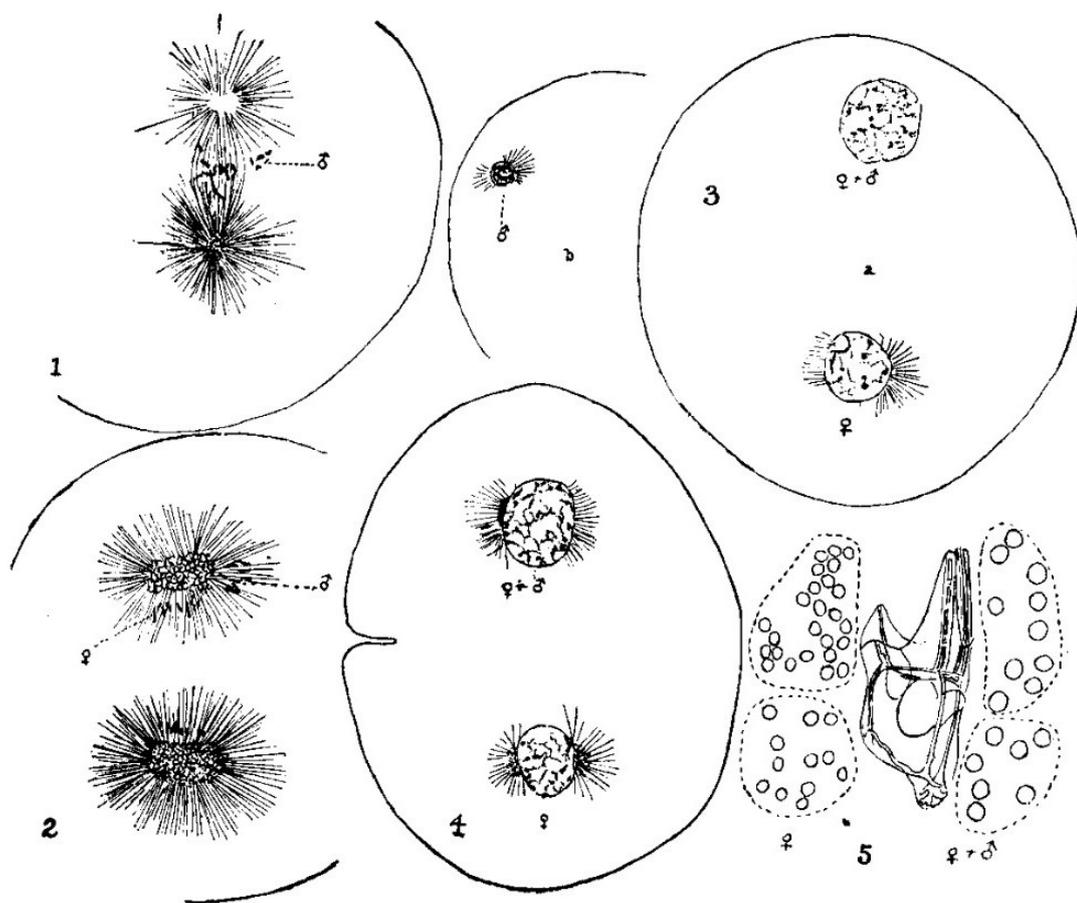


Fig. 40.- 1, les chromosomes de l'ovule se trouvent à l'équateur du fuseau, les chromosomes du spermatozoïde d'un côté ; 2, un stade ultérieur montrant tous les chromosomes paternels couchés sur un côté en passant à un pôle ; 3 (à droite), stade ultérieur ; les conditions sont les mêmes ; il y a également un spermatozoïde surnuméraire dans l'œuf (représenté à gauche, dans une autre section) ; 4, mêmes conditions que la précédente ; 5, larve pluteus qui est purement maternelle d'un côté, et hybride de l'autre (d'après Herbst).

L'individualité des chromosomes

Le point de vue selon lequel les chromosomes sont persistants, en tant que structures individuelles, dans la cellule, a régulièrement gagné du terrain au cours des vingt dernières années. Le processus de division karyokinetique, ou mitotique, au moyen de laquelle, à chaque division cellulaire, les deux moitiés dérivant d'un fractionnement longitudinal de chaque chromosome sont transportées à des pôles opposés, de sorte qu'une continuité génétique est maintenue entre chromosomes homologues (et parties de chromosomes) entre les cellules-mères et filles, a été trouvé être presque universel à la fois chez les plantes et les animaux.

Il est vrai que plusieurs cas ont été décrits dans lesquels le noyau se scinde simplement en deux parties, et il existe peu de doute que de tels cas se produisent effectivement ; mais personne n'a été en mesure de démontrer de manière convaincante que les cellules qui se sont divisées une fois de cette manière ne retournent jamais au processus régulier de la division mitotique. Cas après cas, les exemples de division non mitotique qui ont été décrites pour les cellules germinales ont été réfutés, ou montrés reposer sur des observations défectueuses, ou encore se rapportent à des cellules comme celles de la couronne de l'ovule, qui ne participent pas de la lignée germinale.

Il existe plusieurs observations qui conduisent à penser, ce qui est généralement reconnu à l'heure actuelle, que les chromosomes conservent leur individualité d'une division cellulaire à l'autre. Ces dernières peuvent maintenant être données.

Pendant la phase de repos, les chromosomes se délayent de façon telle qu'ils paraissent former un réseau continu dans le noyau. Ils ne peuvent pas être identifiés individuellement au cours de cette période. Lorsque les chromosomes deviennent de nouveau visibles, en préparation de la division suivante, il a été découvert par Boveri, chez l'*Ascaris*, qui est particulièrement bien adapté pour l'étude de ce point, que dans les cellules sœurs la configuration des groupes de chromosomes est la même (Fig. 41). La similitude des cellules sœurs serait prévisible, les chromosomes ayant conservé lors de la phase de repos la même forme, taille et position relative qu'ils avaient à la fin de la dernière division.

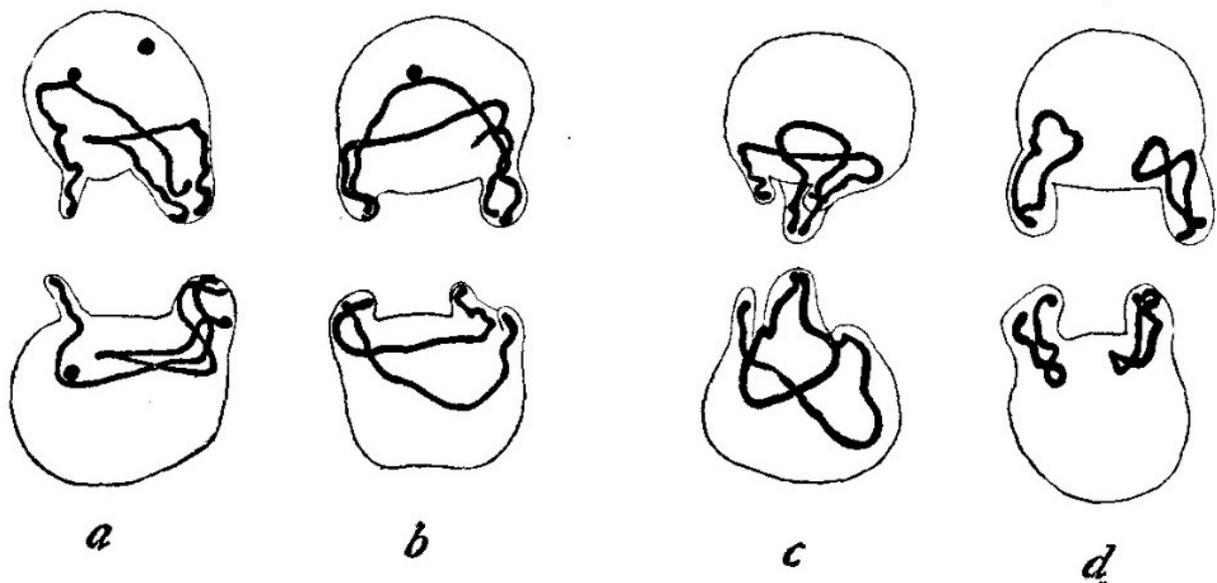


Fig. 41. —Quatre paires de cellules sœurs d'*Ascaris*, dans lesquelles les chromosomes sont réapparus. Notez la similitude de leur disposition dans les cellules de chaque paire. (D'après Boveri.)

Aucune autre hypothèse ne nous permet de comprendre facilement les similitudes entre les cellules sœurs ; puisque dans d'autres cellules de ces mêmes embryons, qui n'ont pas de cellules sœurs, on trouve une grande variété d'arrangements, et qu'il n'existe pas deux arrangements qui soient aussi semblables que le sont ceux que l'on trouve dans les cellules qui se sont séparées l'une de l'autre à la dernière division. Dans quelques cas, certains observateurs croient qu'ils ont même été en mesure de distinguer les chromosomes pendant la période de repos des cellules, mais ces observations doivent être considérées avec une certaine prudence. Dans de nombreux animaux et dans certaines plantes, les chromosomes sont de tailles et formes très différentes, et la plupart, voire la totalité d'entre eux, peuvent être identifiés à chaque division. On constate que les relations entre leurs tailles relatives se maintiennent tout au long de l'intégralité des divisions des cellules. Bien que cette observation semble à première vue démontrer que les chromosomes sont des structures qui se perpétuent elles-mêmes en préservant leur identité, il pourrait toutefois être maintenu (en fait, il a été maintenu) que chaque espèce possède son propre cytoplasme particulier, à partir duquel les chromosomes, étant d'un nombre et d'un genre particulier, se cristallisent, pour ainsi dire, de nouveau avant chaque division cellulaire. Cette conception n'est toutefois pas compatible avec l'observation suivante. Chez *Metapodius*, Wilson a découvert que les individus peuvent différer au niveau d'un chromosome particulier qu'il a appelé le chromosome *m*. Alors que les individus normaux ont une paire de chromosomes *m*, un individu possédait trois *m* ; mais toutes les cellules d'un individu donné en possèdent le

même nombre. Ces chromosomes fournissent un fort soutien à la continuité des chromosomes ; car quel que soit leur nombre dans un individu lors de la fécondation, ce nombre de chromosomes est conservé à travers toutes les générations ultérieures de cellules. La même chose est vraie, bien entendu, pour les chromosomes sexuels.

Une preuve corroborative est apportée par certains hybrides, où l'évidence est encore plus significative, parce que dans ces cas les chromosomes apportés par le mâle sont, pour ainsi dire, dans un milieu étranger. Par exemple, Moenkhaus a, le premier, souligné que lorsque le poisson *Fundulus*, dont les chromosomes sont distincts dans l'ensemble de l'individu, est croisé avec un autre poisson, *Menidia*, les deux sortes de chromosomes présents dans l'œuf fécondé peuvent facilement être distinguées lors des divisions ultérieures. Des observations similaires ont été faites pour de nombreux autres croisements (fig. 42) par Morris, G. et P. Hertwig, Federley, Doncaster, Rosenberg, etc. En dépit du fait que les chromosomes paternels sont dans un milieu étranger, ils conservent leur taille caractéristique, leur forme et leur nombre.

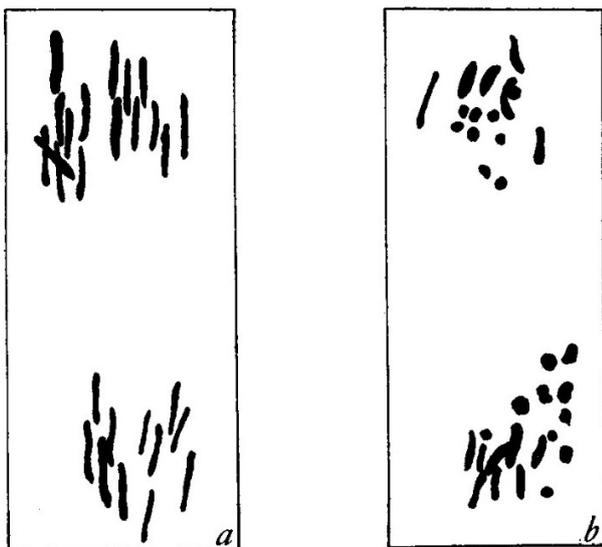


Fig. 42 .a, Télophase, division d'une cellule embryonnaire de *Fundulus* ; b, télôphase, division d'une cellule embryonnaire de l'œuf de *Fundulus* fécondé par le sperme de *Ctenolabrus* (d'après Morris).

Les embryons provenant de ces œufs sont anormaux, et meurent souvent, non parce que les chromosomes sont éliminés, mais parce que leur combinaison ne fonctionne pas avec succès.

D'autre part, dans les embryons hybrides (étudiés par Herbst, Baltzer, et Tennent), dans lesquels les chromosomes paternels sont éliminés, ils semblent ne jamais réapparaître par la suite, alors que ceux qui ne sont pas éliminés réapparaissent toujours à la division suivante de la cellule. D'autres cas du même genre sont connus. En général, on peut dire que même un jeu anormal de chromosomes, une fois constitué dans une cellule, tend à persister à travers toutes les générations cellulaires suivantes. Cette preuve indique que les chromosomes ne sont pas de simples produits du reste de la cellule, mais sont des structures qui se perpétuent elles-mêmes.

Les chromosomes au cours de la maturation des cellules germinales

Le point le plus important concernant la maturation de l'ovule et du spermatozoïde n'est pas contesté : le nombre observé de chromosomes est réduit de moitié. Il est généralement accepté que cette réduction du nombre est due à l'union des chromosomes similaires en paires, chaque chromosome dérivé du père se conjuguant avec le chromosome homologue dérivé de la mère. Dans les cas où différents chromosomes peuvent être distingués par leur forme ou leur taille relative, les relations entre ces paires correspondent exactement à ce qu'elles devraient être si elles se comportaient comme des chromosomes conjugués.

Lorsque nous en venons à considérer la façon dont cette union des chromosomes est provoquée, il existe de nombreuses divergences d'opinions, car les données et leurs interprétations sont fragmentaires ou contradictoires sur presque tous les points. La raison de cette incertitude est claire : les étapes par lesquelles la réduction du nombre des chromosomes a lieu sont extraordinairement difficiles à interpréter, car à ce moment, les chromosomes sont sous la forme de ce qui semble être un enchevêtrement dense de longs fils. Lorsque cette étape est terminée, et que les chromosomes sont à nouveau distinguables, le jumelage a été achevé. Pour obtenir toute information de qualité, nous devons alors faire appel au meilleur matériel disponible. Le modèle à adopter peut être disputé, mais il est généralement admis que quelques-uns se sont montrés supérieurs aux autres. Le déroulement de la maturation qui est suivie ici comporte elle-même deux variantes: une pour le mâle et l'autre pour la femelle. Ce sont des exemples sélectionnés, il est vrai, mais ce sont ceux qui donnent, de l'avis des auteurs, deux observations suivies, parmi les plus complètes, de ces étapes. La sélection n'est certes pas sans préjugés, car ces variantes peuvent être utilisées avec profit pour illustrer comment des crossing-over peuvent se produire entre les membres d'une paire de chromosomes homologues.

La salamandre *Batrachoseps attenuatus* fournit un des meilleurs modèles pour l'étude de la maturation des cellules germinales du mâle. Le compte rendu qui suit est tiré de l'étude élaborée et détaillée, par Janssens, de la spermatogenèse de *Batrachoseps*.

À la fin de la période de multiplication (divisions des spermatogonies) le noyau apparaît comme indiqué fig. 43a. Il passe ensuite (b) dans un état ressemblant à un stade de repos. Plus tard, les chromosomes commencent à émerger sous la forme de longs fils minces, comme indiqué en c, d, e. Dans le dernier schéma (stade leptotène), les extrémités des fils minces sont dirigées vers un pôle où certaines des extrémités peuvent être vues comme étant disposées en paires. Comme ils se réunissent par paires, ces fils

minces semblent souvent être étroitement tordus l'un autour de l'autre, en commençant par l'extrémité où ils se sont tout d'abord rapprochés l'un de l'autre.

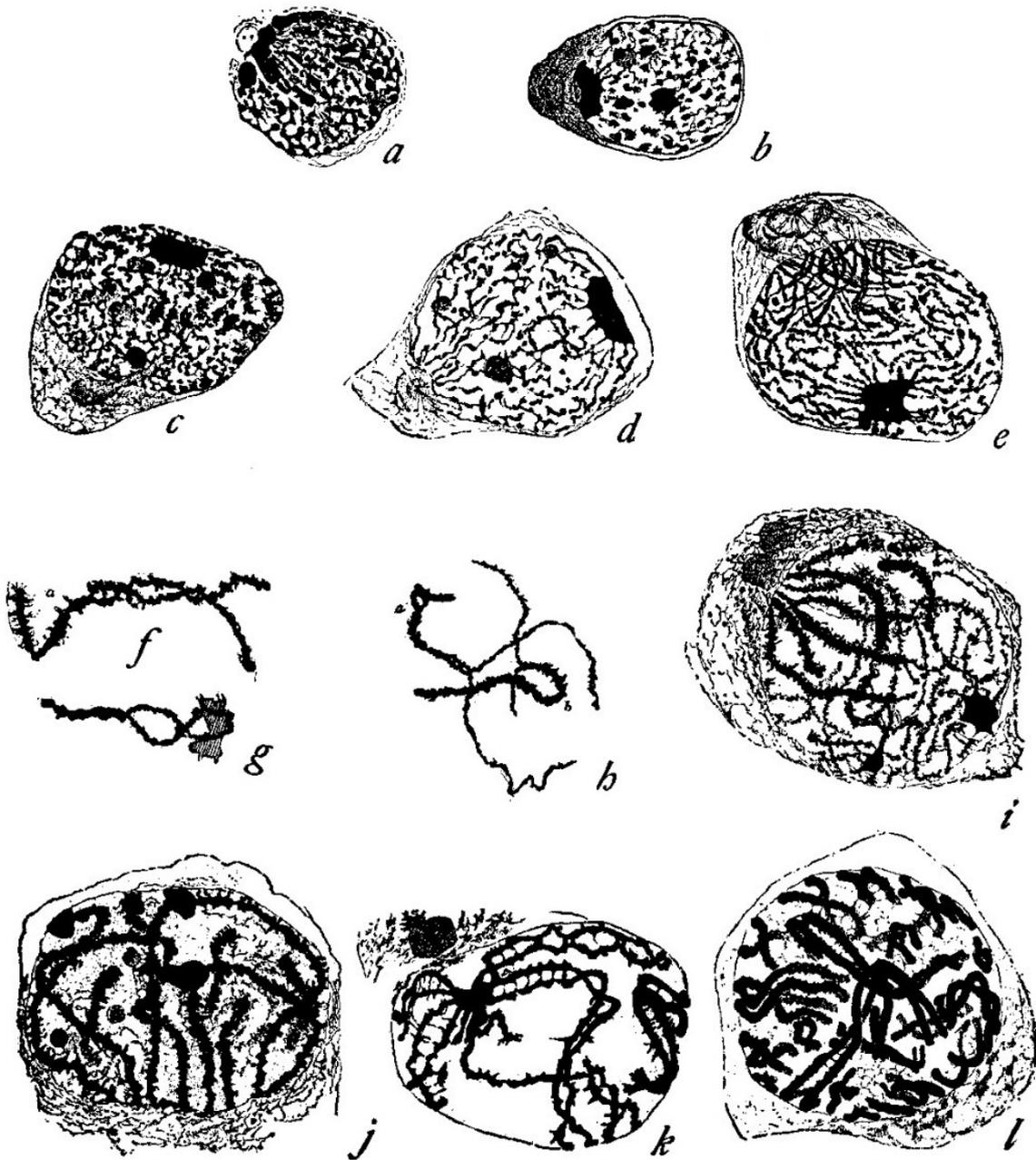


Fig. 43.- Spermatogenèse de *Batracoseps attenuatus*. a, fin de télophase de la division des spermatogonies ; b, période de repos après la dernière division des spermatogonies ; c, apparence des spirèmes [chromatine filiforme] ; d et e, stade ultérieur de la dernière division des spermatogonies (bouquet grêle) ; f, g, h, entortillement des fils du leptotène l'un autour de l'autre (stade zygotène) ; i, stade zygotène (cellule entière) ; j, stade pachytène (bouquet pachytène) ; k, séparation longitudinale des fils (stade strepsinema) ; l, raccourcissement et épaissement des chromosomes (d'après Janssens).

Les détails de l'union des filaments sont présentés en outre en f, g, h. Comme ils s'unissent, ils se contractent jusqu'à ce qu'ils soient sous la forme d'un filament plus épais, comme on le voit en i, où le processus de fusion a progressé aussi loin que le milieu du noyau. Plus tard (j) les filaments se soudent sur toute leur longueur (stade pachytène). Encore plus tard, les filaments épais commencent à montrer une fente longitudinale (stade diplotène), et des connexions croisées, unissant les moitiés des filaments, apparaissent à des différents endroits. Les filaments s'épaississent jusqu'à atteindre finalement le stade représenté en k, qui, par une nouvelle contraction, devient l'état représenté en l, une étape préparatoire à la première division de maturation. Les filaments de chaque paire, dans toutes les étapes de la dernière partie du stade diplotène, sont bien tordus autour de l'autre ; ils sont alors si épais qu'ils montrent très clairement leur structure torsadée.

L'ovule subit une série de modifications pendant sa maturation parallèle à celles du spermatozoïde, et qui conduit également à la réduction de moitié du nombre de chromosomes. Les ovules d'un requin (*Pristiurus melanostomus*) ont été décrits par Maréchal comme passant par les stades suivants. À la fin de la période de multiplication, les ovules passent dans une phase de repos (Fig. 44, a) dans laquelle la chromatine apparaît comme un délicat réticulum. Une étape ultérieure est représentée en b, c, lorsque les minces filaments séparés commencent à faire leur apparition, et suivent des directions parallèles, d (stade leptotène). Ces minces filaments prennent ensuite (e) la forme de boucles avec leurs extrémités libres pointant vers un pôle (stade en bouquet, aussi appelé période de synapsis).

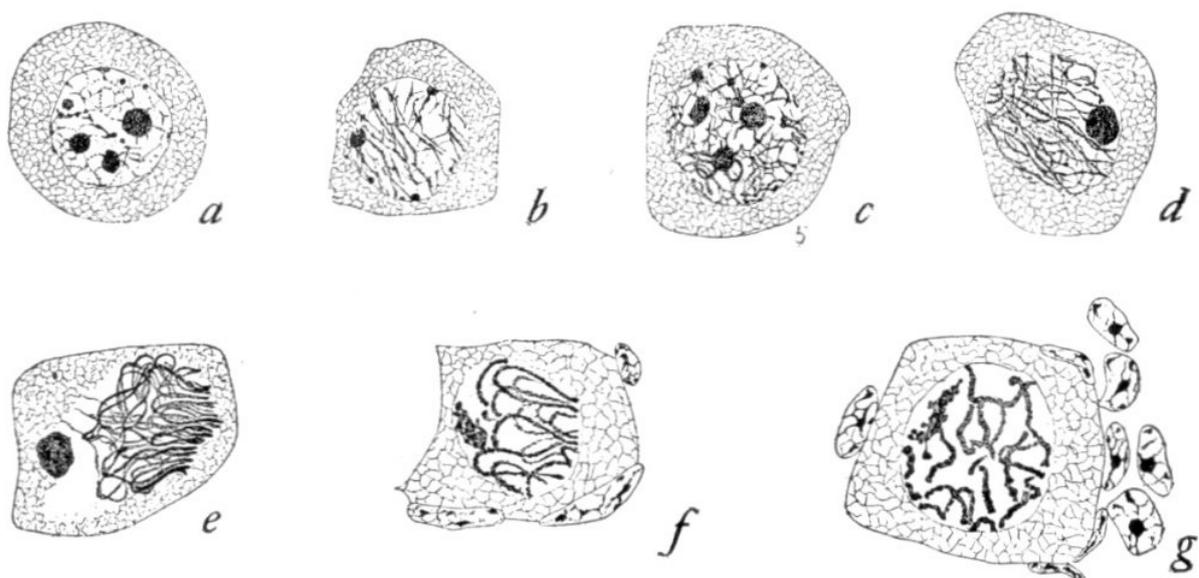


Fig. 44 (première partie). Stades de croissance, synapsis, et réduction dans l'ovule de *Pristiurus melanostomus* (d'après Maréchal.)

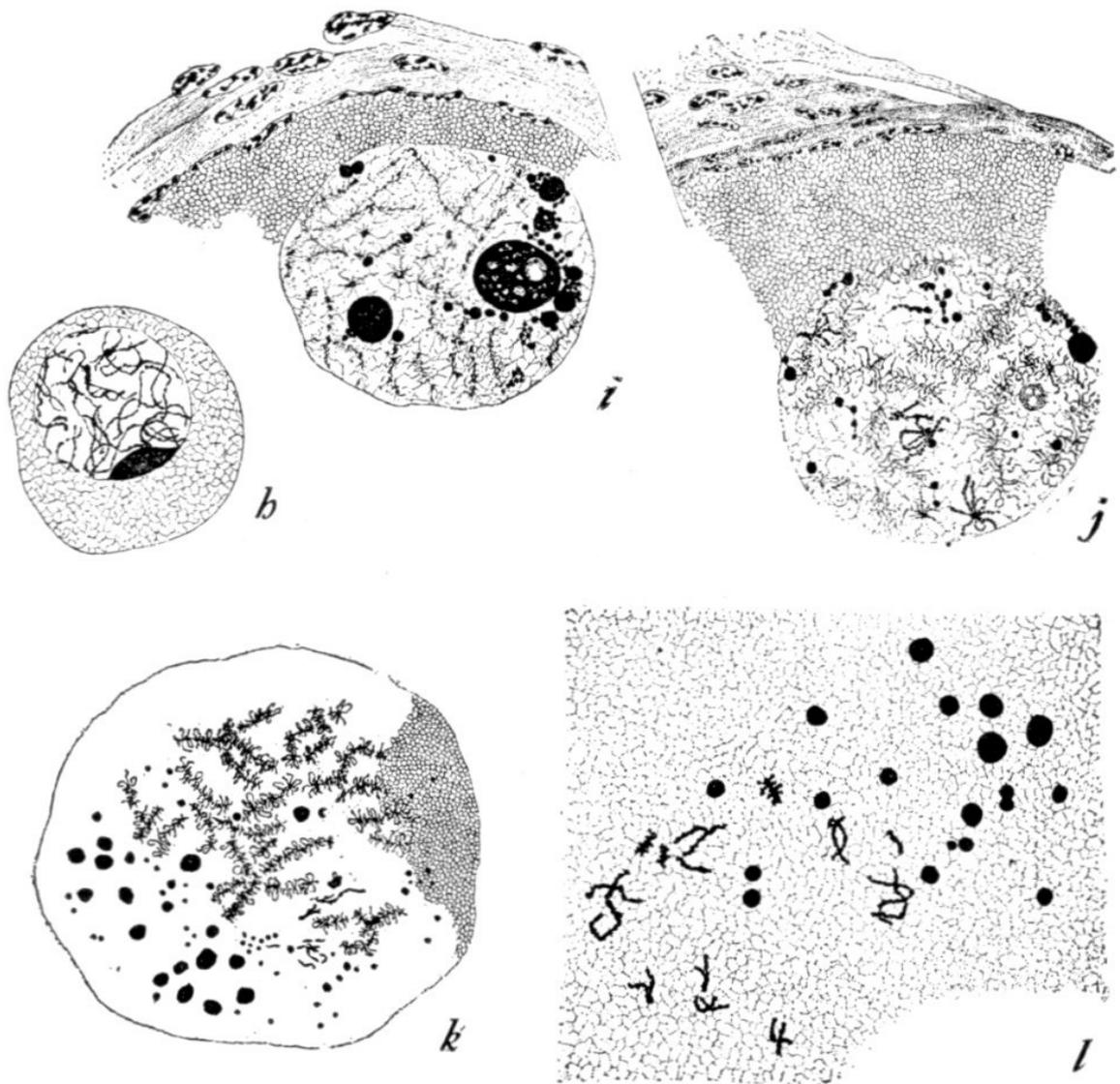


Fig. 44 (deuxième partie). Stades de croissance, synapsis, et réduction dans l'ovule de *Pristiurus melanostomus* (d'après Maréchal.)

À leurs extrémités libres, des filaments apparaissent bientôt se réunissant en paires (d et e). Chaque paire, par la fusion apparente de ses filaments, conduit à la formation d'un fil épais prenant la forme d'une boucle (f). De plus, la condensation et la séparation des filaments conduisent à l'état représenté en g. Les doubles filaments épais montrent ensuite une scission dans le sens de la longueur, les moitiés étant souvent entortillées l'une autour de l'autre (stade diplotène —h). Les paires de filaments commencent maintenant à nouveau à devenir plus longues et à occuper plus de place à l'intérieur du noyau, comme on le voit en i. Les ovules, quant à eux, sont devenus plus grands, et le vitellus apparaît. Comme le noyau devient encore plus grand, gardant le rythme de croissance de la cellule, les chromosomes commencent à perdre leur capacité de coloration. Malgré la difficulté à voir les chromosomes pendant toute la période de repos,

Maréchal a réussi à les suivre, étape par étape. Ses dessins des chromosomes donnent l'impression de l'existence d'un noyau central ou d'un filament persistant, comme représenté sur la fig. 44 en i, j, et k. Des boucles délicates et des filaments sont attachés à ce noyau et peuvent être suivis au voisinage de chaque côté du chromosome. Au cours de ces étapes, des sphères d'un matériel prenant très bien les colorants, les nucléoles, apparaissent dans le noyau. Enfin, les fils de chromatine commencent à se condenser de nouveau et prennent une fois de plus les colorants ; les chromosomes se trouvent disposés en paires souvent torsadées l'une autour de l'autre comme précédemment, comme on le voit en l. Ils passent dans cet état sur le premier fuseau polaire, qui se développe dans l'ovule lorsque la membrane nucléaire se décompose.

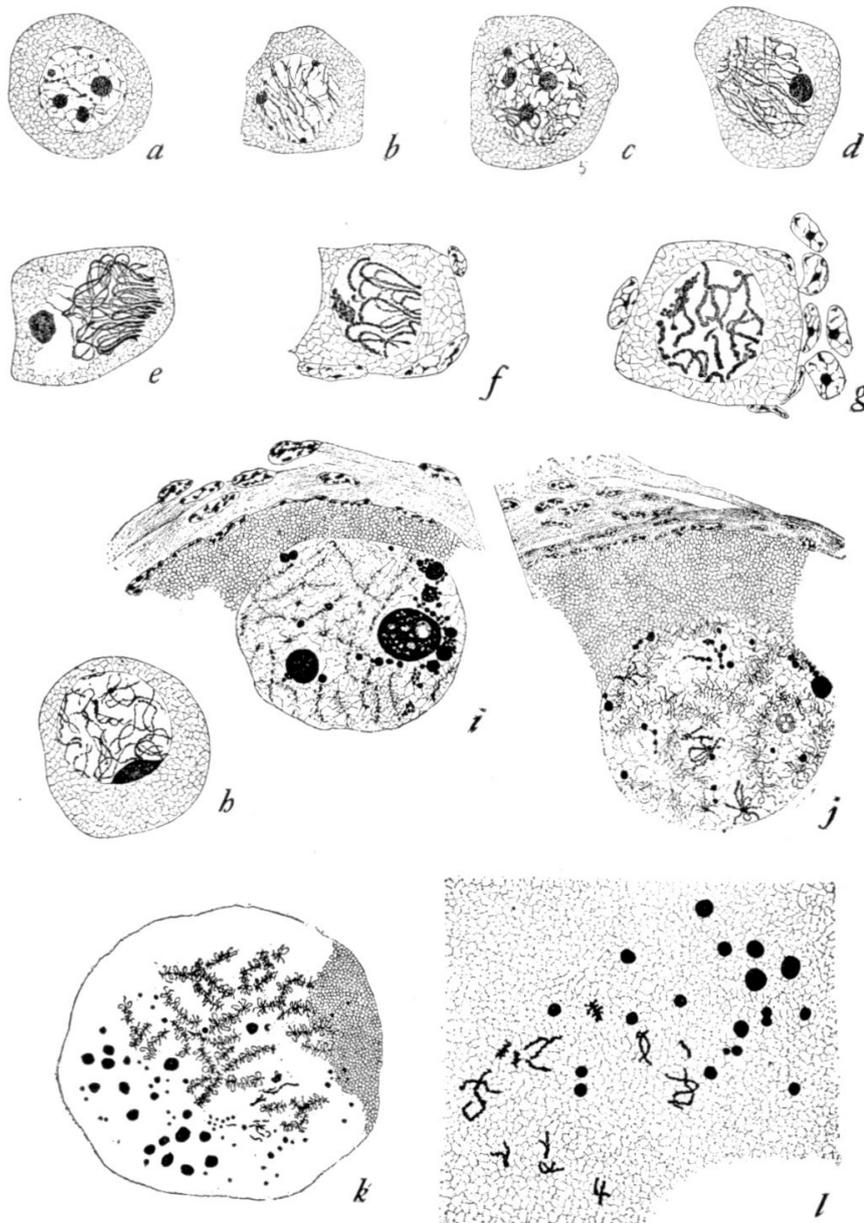


Fig. 44 (complète). Stades de croissance, synapsis, et réduction dans l'ovule de *Pristiurus melanostomus* (d'après Maréchal.)

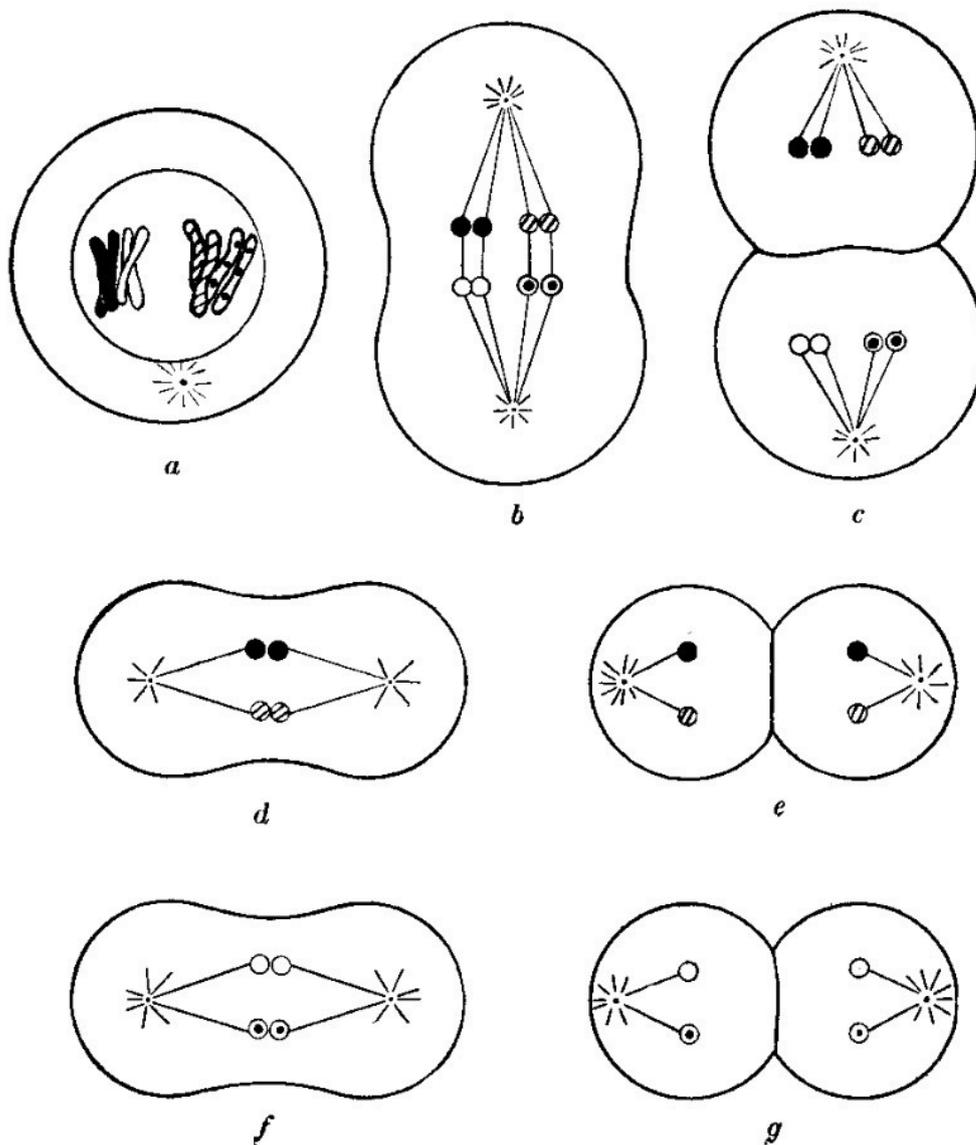


Fig. 45. Schéma illustrant les deux divisions réductionnelles des cellules spermatogoniales : a, premier spermatocyte avec deux tétrades ; b et c, division de ces derniers ; d et f, division de deux cellules de c ; e et g, achèvement de la seconde division.

Au moment où les doubles chromosomes du spermatozoïde et de l'ovule sont sur le point de passer sur le premier fuseau de maturation, chaque moitié des doubles chromosomes se divise par la longueur, de sorte que quatre brins parallèles sont présents (fig. 45 et 46) ; un tel groupe de brins est connu comme étant une tétrade. Il est habituellement soutenu, bien qu'il y ait certaines contestations, que la première division longitudinale qui se produit dans le filament épais (stade pachytène) se situe entre les deux chromosomes qui avait s'étaient précédemment réunis, une telle séparation des membres d'une paire de chromosomes étant connue comme une fraction réductionnelle. La seconde division en longueur est censée séparer les moitiés d'un même chromosome. Elle est appelée division équationnelle.

Ces deux divisions sont préliminaires aux deux divisions de maturation qui se déroulent habituellement en succession rapide, sans étape de repos intermédiaire. Il est donc de coutume de considérer la deuxième division en longueur comme une scission précoce des chromosomes préparatoire à la deuxième division. Si la réduction du nombre des chromosomes à la moitié du nombre initial était le seul objet des divisions réductionnelles, une division serait suffisante pour séparer les deux chromosomes d'une paire qui s'étaient unis, et on ne voit pas du tout pourquoi il devrait y avoir une seconde division.

Les deux divisions de maturation avec formation de tétrades sont généralement illustrées par les changements qui ont lieu lors de la spermatogenèse et de l'ovogenèse de l'Ascaris, le ver filiforme du cheval, comme les travaux de Van Beneden, Brauer, O. Hertwig et d'autres l'ont montré. Dans un cas, quatre chromosomes apparaissent, qui sont réduits à deux ; il y a donc seulement deux tétrades présentes (fig. 45, a). Lors de la première division, deux moitiés de chaque filament se dirigent vers un pôle et deux vers l'autre, comme en b et c. Lors de la seconde division, la séparation des deux filaments restants a lieu, d et f. À la fin du processus, il y a deux chromosomes restants dans chacune des quatre cellules, e et g. Chaque cellule devient un spermatozoïde. Ici, comme dans la plupart des cas, il n'y a rien indiquant si la première division est réductionnelle et la seconde équationnelle, ou l'inverse. Il existe de nombreuses divergences d'opinions sur ce point pour différentes espèces. Le résultat final, cependant, est le même, pour autant que le problème génétique soit concerné, l'ordre de la séquence étant ordinairement de peu d'importance.

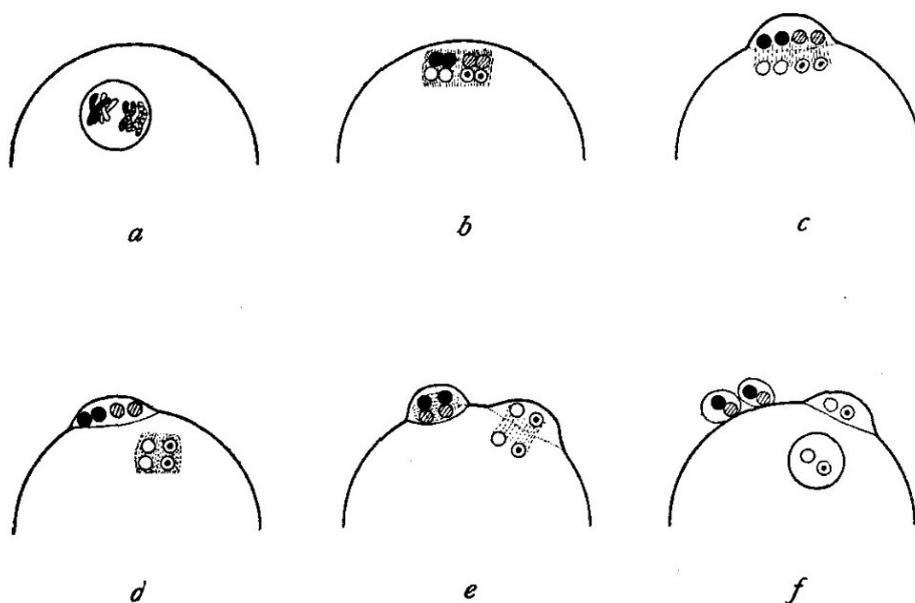
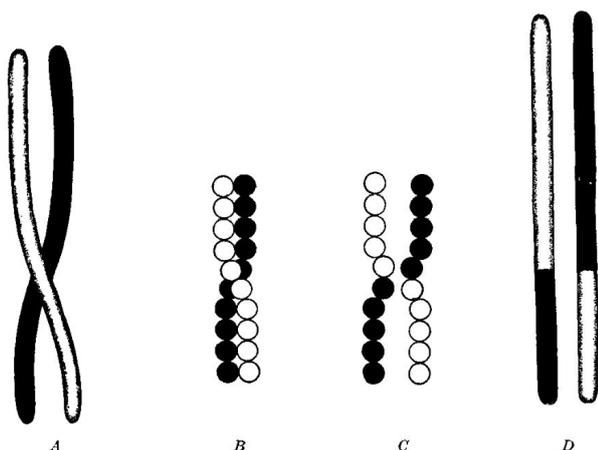
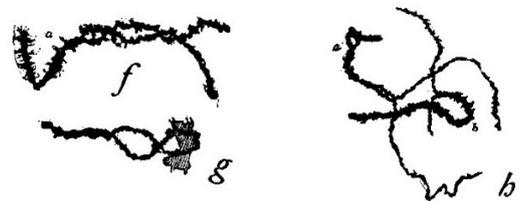


Fig. 46.- schéma montrant l'extrusion des deux globules polaires. Deux tétrades sont représentées en a. Les deux divisions successives b-c, d-e, montrent la séparation des membres des tétrades avec pour résultat qu'une de chaque sorte est laissée dans l'ovule.

Dans l'ovule (fig. 46), le processus est identique à celui se déroulant dans le futur spermatozoïde, à l'exception que l'une des deux cellules formées est beaucoup plus petite que l'autre. La petite cellule est le globule polaire. Lors de la première division le noyau envoie la moitié de sa chromatine dans le premier globule polaire (fig. 46, c). Sans étape de repos, un nouveau fuseau est formé autour des chromosomes dans l'ovule et un second globule polaire est rejeté, comme dans e. Le premier globule polaire peut aussi se diviser. Les trois globules polaires et l'ovule, en f, sont comparables aux quatre spermatozoïdes. L'ensemble des quatre spermatozoïdes est fonctionnel, mais un seul produit des deux divisions de l'ovule est fonctionnel. À moins que la tétrade soit spécifiquement orientée sur le fuseau polaire de l'œuf, la probabilité est la même que n'importe lequel des quatre filaments qui constituent la tétrade puisse être celui qui reste dans l'œuf.

Crossing-Over

Si les descriptions précédentes de la maturation de l'ovule et du spermatozoïde ont été acceptées comme couvrant la totalité du comportement des chromosomes au cours de cette période, il n'y aurait aucune possibilité pour un échange entre les membres d'une paire. Mais il y a plusieurs étapes de la maturation des cellules germinales où un échange entre les chromosomes homologues pourrait éventuellement avoir lieu. Par exemple, lorsque les filaments minces se rassemblent (fig. 43, e, f, g, h - ci-contre) plusieurs observateurs les ont décrits comme se tordant l'un autour de l'autre (torsion synaptique), comme représenté sur ces dessins.



Si, à l'endroit où les filaments se croisent, une partie d'un filament devient continu avec le reste de l'autre filament (fig. 24 —ci-contre —schéma d'un crossing-over. Au niveau où se croisent les filaments noir et blancs en A, ils fusionnent et s'unissent comme montré en D. Les détails du crossing-over sont montrés en B et C) un échange de morceaux aura été accompli. Si, comme

représenté sur la Fig. 24 b, les chromosomes sont représentés comme une série linéaire de perles (chromomères), alors, lorsque les chromosomes conjugués se tordent l'un autour de l'autre, des pans entiers d'une chaîne viendront à rester tantôt d'un côté, tantôt de l'autre côté, dans le double chromosome. Si, lorsque les deux séries de perles viennent de se séparer l'une de l'autre, tous les segments qui se trouvent sur le même côté ont tendance à aller à un pôle, et tous ceux sur le côté opposé à l'autre pôle, chaque série doit, afin de se séparer, se briser entre les perles au point de croisement. En outre, étant donné que la partie essentielle du processus est que les perles homologues vont à des pôles opposés, il en résulte que la rupture entre les perles de deux chaînes doit toujours se produire à des niveaux identiques. Il ne faut pas supposer qu'un crossing-over se produise à chaque nœud, mais seulement qu'il puisse parfois avoir lieu. En fait, nos travaux sur la drosophile montrent pour le chromosome sexuel, chez la femelle, qu'un crossing-over a lieu dans environ la moitié des cellules, et qu'un double crossing-over est un événement plutôt rare.

Il y a une phase ultérieure au cours de laquelle il serait possible que se produisent des crossing-over. Après que les filaments minces se soient conjugués pour former les filaments épais, et que ceux-ci se soient raccourcis et séparés longitudinalement, quatre brins sont présents (fig. 47). Si deux des brins fusionnent à l'endroit de leur recouvrement (les morceaux d'un brin s'unissant bout à bout avec les morceaux de l'autre), un crossing-over se produit. C'est ce mécanisme, en particulier, que Janssens a nommé chiasmatype. Les observations de Janssens sur *Batrachoseps* supportent ce genre de crossing-over, elles le conduisent à conclure, à partir de la manière selon laquelle les brins se trouvent joints au moment où ils se séparent, que l'union croisée des filaments doit avoir eu lieu préalablement.

Si un Crossing Over est supposé se produire entre deux filaments simples (fig. 24) l'ensemble des quatre gamètes qui résultent finalement d'une telle cellule seront des gamètes ayant subi ce crossing-over. D'autre part, si le crossing-over se produit au moyen d'un chiasmatype (fig. 47), alors deux seulement des quatre cellules en résultant seront des gamètes à crossing-over, les deux autres étant les gamètes n'ayant pas subi cet événement*.

* Si, après que les filaments épais se soient divisés, un crossing-over impliquant les deux brins de chaque chromosome devait se produire, au lieu d'un seul brin comme dans le chiasmatype, stricto sensu, les quatre gamètes qui en résulteraient seraient des gamètes ayant tous subis un crossing-over.

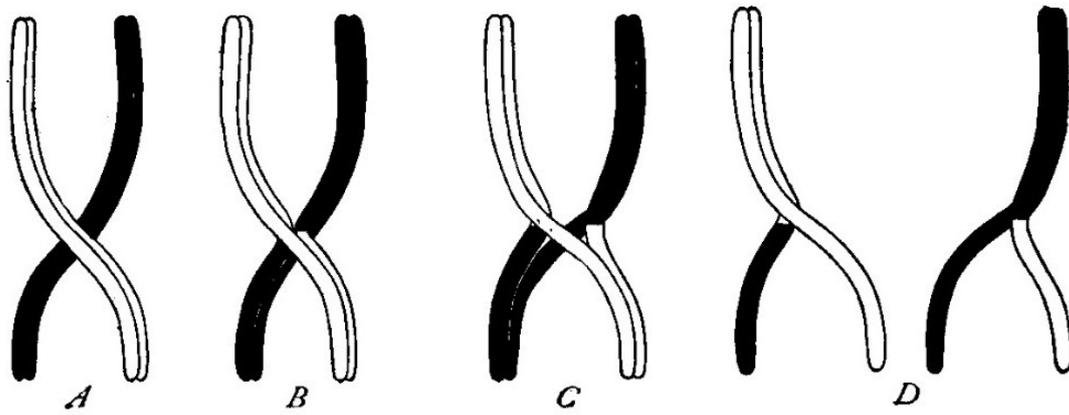


Fig. 47. Quatre étapes dans un crossing-over, selon le mode "typique" des chiasmata de Janssens. La tige blanche et la tige noire sont chacune divisées sur toute leur longueur ; le crossing-over se produit seulement entre deux des quatre brins.

Si l'on considérait uniquement le résultat final, il n'y aurait aucun moyen de dire si l'un ou l'autre des procédés ci-dessus a eu lieu ; bien que la formation d'un nombre donné de gamètes ayant subi un crossing-over implique seulement la moitié des cellules concernées dans le cas du type avec filament unique, contrairement au cas impliquant un double filament.

À l'heure actuelle, il semble préférable de ne pas orienter la théorie du crossing-over vers l'une plutôt que l'autre de ces modalités ; car que le processus ait lieu au stade des filaments du leptotène, comme suggéré plus haut, ou, comme l'estime Janssens, à un stade ultérieur (strepsinème), le résultat génétique est le même. Ce que nous voulons souligner est que, au cours des phases par lesquelles passent les chromosomes pendant les stades de maturation, il existe une opportunité pour un échange de morceaux entre eux. La recherche en génétique montre très clairement que ces échanges ont lieu, ce qui est illustré aux mieux dans le cas des chromosomes sexuels, dont l'histoire peut être suivie avec une certaine fiabilité d'une génération à l'autre.

Ce sur quoi nous voulons surtout insister et souligner est que la mise en évidence de la liaison des gènes chez la drosophile a montré hors de tout doute que le crossing-over n'est pas un processus qui implique seulement un facteur particulier par rapport à son alléomorphe. Notre travail a montré positivement qu'il existe une tendance pour de grandes sections des chromosomes à s'échanger chaque fois qu'un crossing-over se produit.

Une autre idée qui est susceptible d'être proposée à cet égard a également été réfutée par les éléments de preuve mis en évidence chez la drosophile. On peut supposer qu'à un stade de repos les chromosomes sont morcelés, et que les fragments se réunissent à nouveau avant la prochaine période de division. Les groupes de liaison entre gènes seraient alors liés à la probabilité des fragments restants intacts, etc. Mais si les chromosomes se fragmentaient complètement en leurs éléments constitutifs à chaque période de repos, il n'y aurait alors aucune explication quant à la raison pour laquelle les facteurs d'un groupe restent ensemble dans des sections, comme expliqué à la page 66. Si l'on suppose que les chromosomes ne se brisent qu'une ou deux fois, et que ce lien représente ce qui reste ensemble sur les morceaux, on est alors forcé de croire que la rupture est la même dans les deux membres d'une paire, bien que totalement variable dans des cellules différentes ; car autrement la réunion des fragments aboutirait à la duplication ou la perte de pans entiers des chromosomes, et tout ordre serait bientôt perdu. Une grande quantité de données relatives aux caractères liés au sexe a montré que les chromosomes sexuels doivent demeurer intacts aussi souvent qu'ils se brisent, et que même quand ils se brisent cela se produit, en règle générale, à un seul endroit.

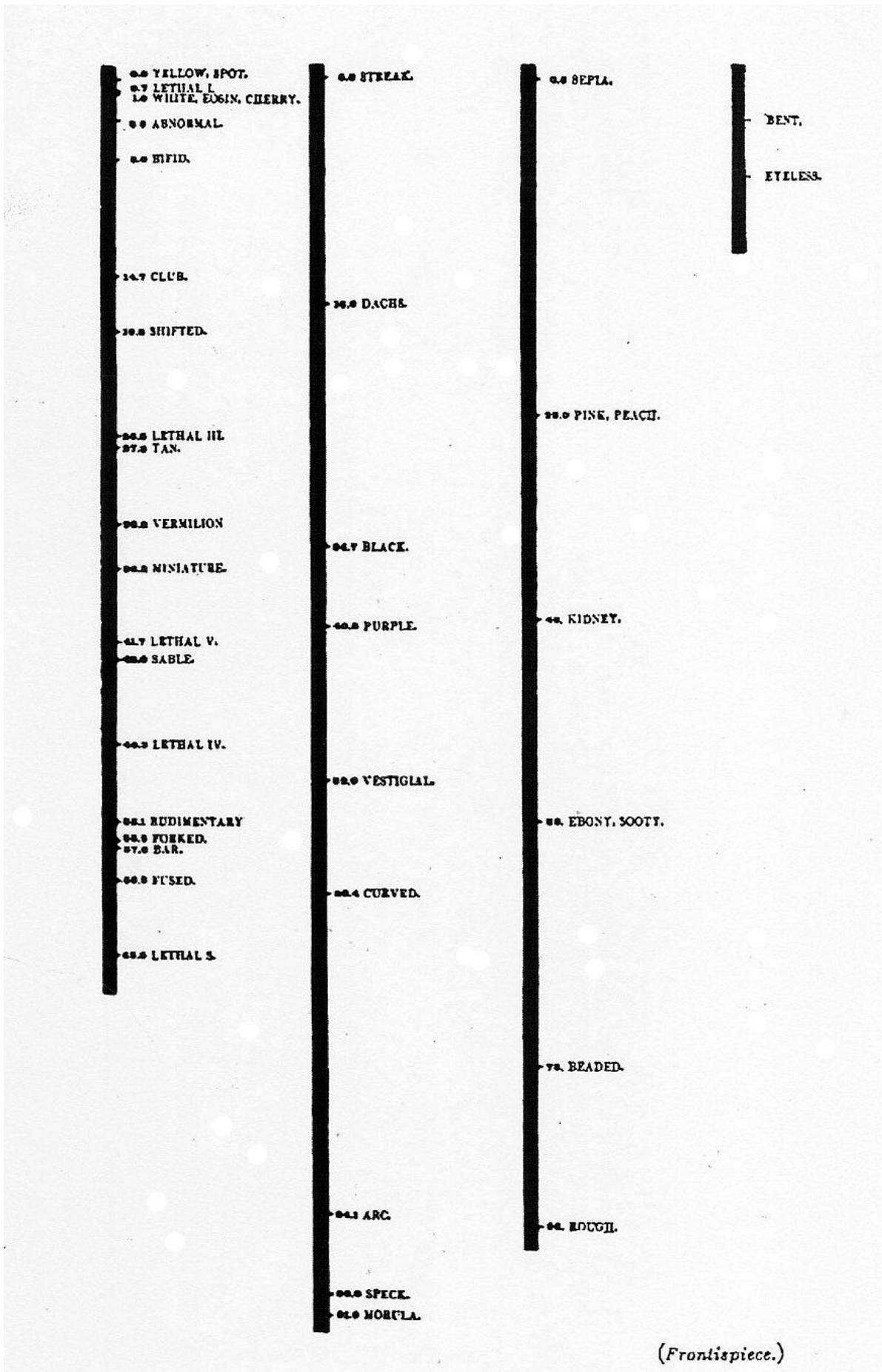
Extrait de la p. 66

Comme illustration concrète de la manière dont un groupe de facteurs se comporte comme une série linéaire, l'attention peut être portée sur la façon dont se répartissent les facteurs entre les cellules germinales d'une femelle hétérozygote pour un grand nombre de facteurs dans la même paire de chromosomes. Écrivons les facteurs issus de l'un des parents, à savoir ceux de l'un des chromosomes, sur une seule ligne (voir formule p. 67 - ci dessous), dans l'ordre où ils ont sur la carte (voir frontispice), et les facteurs alléomorphes dérivé de l'autre parent, à savoir ceux dans le chromosome homologue, dans les positions correspondantes sur la ligne du dessous.

y	w	a	bi	v	m	s	r	f	b'
Y	W	A	Bi	V	M	S	R	F	B'

yellow // white // abnormal // bifid // vermillon // miniature // sable //rudimentary // forked // bar

Alors, dans ce cas, les ovules matures contiennent soit tous les facteurs représentés sur une ligne et aucun de ceux de l'autre, ou ils contiennent tous les facteurs présents dans une section de la ligne, et l'ensemble des facteurs présents dans la section restante de l'autre ligne. En d'autres termes, les facteurs sont évidemment liés ensemble en sections en fonction de leur position dans la série linéaire. Lorsqu'un double crossing over se produit, la ligne est cassée à deux endroits, mais même ici des sections entières demeurent intactes.



Première carte génétique de *Drosophila*, établie par Sturtevant, et publiée en frontispice à l'édition 1915 de « *The mechanism of Mendelian heredity* ».

Hérédité liée au cytoplasme

L'interprétation de l'hérédité mendélienne sur une base chromosomique n'exclut en aucun cas la possibilité qu'il puisse y avoir d'autres formes de transmission dépendant d'autres matériaux cellulaires. Bien que le cytoplasme soit essentiel pour le développement de l'organisme, et est transmis par l'ovule à chaque nouvelle génération, ses matériaux ne se perpétuent pas eux-mêmes inchangés comme les chromosomes, et ne sont donc pas vraiment héréditaires. Il y a, cependant, certains éléments apportés par le protoplasme, comme les plastes (et aussi, éventuellement, les chondriosomes), qui, comme la chromatine, sont capables de croître et de se diviser, et donc pourraient avoir le pouvoir de se perpétuer indéfiniment par eux même de façon inchangée. Ces organites pourraient non seulement produire des produits passifs, comme l'amidon ou des pigments, mais aussi des enzymes actives qui, en interaction avec d'autres produits du développement, seraient susceptibles de déterminer les caractéristiques de la race.

Des structures comme la coquille et le jaune d'œuf sont purement maternelles à l'origine, mais étant donné qu'ils ne possèdent pas la capacité de croître et de se diviser, elles ne sont pas en mesure de se perpétuer indéfiniment. Néanmoins, elles peuvent déterminer certaines caractéristiques de l'embryon, et à ce titre peuvent sembler influencer les caractères héréditaires de la génération à laquelle appartient l'embryon. Par exemple, les femelles de certaines races de *Saturniidae* (lépidoptères) ont des œufs blancs, parce que la coquille est blanche. Si ces œufs sont fécondés par le sperme d'une autre race, qui a des œufs avec une coquille à dominance verte, les coquilles sont néanmoins blanches. Inversement, lorsque les œufs verts d'un papillon femelle de la race à œuf vert sont fécondés par le sperme d'un mâle d'une race à œuf blanc, la couleur reste verte. Lorsque les papillons se développent à partir de ces deux types d'œufs hybrides, un blanc, un vert, ils ne pondent que des œufs verts, parce que dans l'hybride le facteur pour le vert domine et détermine la couleur de la coquille qui est produite dans les nouveaux œufs.

Ces œufs verts donnent naissance à des papillons de nuit dont trois pondent des œufs qui sont verts pour un qui pond des œufs qui sont blanc, montrant qu'il y a seulement là le cas ordinaire de l'hérédité mendélienne, qui est toutefois obscurci lorsque les caractères du jeune embryon sont considérés, parce que, comme montré auparavant, ces caractères sont dus aux particularités des œufs avant qu'ils ne soient pondus.

D'autre part, la séreuse est une membrane cellulaire qui se développe autour de l'embryon et produit un pigment. Le pigment, vu à travers la coque, donne à l'embryon

d'une couleur définie qui, dans l'embryon hybride, est caractéristique de la race maternelle. Étant donné que le pigment de la séreuse n'est pas présent dans l'ovule, mais se développe après la fécondation l'hérédité semble ici être déterminée par la nature de l'ovule et non par le spermatozoïde. Mais l'histoire de ce caractère génétique de l'embryon est apparemment la même que celle de la couleur de la coquille ou du jaune d'œuf. Elle peut, par conséquent, être interprétée de la même manière. Une substance, qui est d'abord incolore, doit alors être présente dans ovule, et plus tard cette substance produit un pigment lorsqu'elle est transportée dans la séreuse, vraisemblablement en interagissant avec quelque chose d'autre. Toutefois, dans la génération suivante l'influence du père se révèle lorsque l'embryon F2 produit les matériaux de sa séreuse ; pour l'instant le noyau du mâle P1 a eu l'occasion de déterminer ce que ce matériau peut être, et le facteur paternel devrait être le dominant, celui qui détermine le type de matériel que les cellules-œuf contiennent, et donc la couleur de la séreuse de cette nouvelle génération.

Un cas d'hérédité cytoplasmique a été décrit par Correns chez la Belle de nuit, *Mirabilis jalapa*. Il existe une variété dont les feuilles sont mêlées de vert et de blanc, mais certaines branches peuvent avoir des feuilles entièrement vertes, d'autres branches ne peuvent avoir que des feuilles blanches. Si les fleurs des branches vertes sont autofécondées, les jeunes plantes sont vertes. Si les fleurs des branches blanches sont autofécondées, la descendance possède des feuilles blanches, et ces plantes périssent par manque de chlorophylle. Pour les branches de couleurs mêlées, la descendance peut être verte, mêlée, ou blanche.

Quand un croisement est fait entre les fleurs portées par les branches qui sont différentes, l'héritage est purement maternel. Par exemple, si le pistil d'une branche blanche est fécondé avec le pollen d'une branche purement verte, seuls des descendants à feuilles blanches sont obtenus. Le croisement réciproque, le pistil d'une branche verte fécondé avec le pollen d'une branche blanche, donne une descendance verte seulement, et qui reste verte pour toutes les générations suivantes.

Correns souligne que ces résultats peuvent être interprétés si le blanchiment est causé par une sorte de maladie qui est transportée par le cytoplasme. Le cytoplasme de l'ovule transmet la maladie à la génération suivante. Comme le pollen ne rapporte pas de cytoplasme, la maladie ne se transmet pas par le côté masculin.

*NDT : L'hérédité non mendélienne observée par Correns en 1909 chez *Mirabilis jalapa* provient en fait des chloroplastes, qui portent les traits associés à la couleur des feuilles et ne sont hérités que du parent qui fournit l'ovule.*

Baur souligne que chez plusieurs autres plantes où existent des variétés à feuilles marquées de blanc, comme *Melandrium*, *Antirrhinum* (muflier), etc, l'hérédité est strictement mendélienne, car la génération F1 est verte et la génération F2 est constitué de trois vertes pour une marquée de blanc. Dans ces cas, la couleur peut dépendre d'un facteur chromosomique. Mais il existe un cas, chez *Pelargonium*, que Baur pense ne pas pouvoir être expliqué de l'une des manières précédentes. Ici encore, il y a des branches mosaïques, des branches blanches ainsi que des branches vertes. Les Fleurs sur des branches vertes croisées avec des fleurs sur les branches blanches donnent des plantes en mosaïque, quelle que soit la façon dont le croisement est fait. L'autofécondation d'une fleur de branche verte donne naissance à une plante à feuilles uniquement vertes. Si une fleur d'une branche mosaïque est autofécondée, elle produit une plante mosaïque. Si une fleur d'une branche blanche est autofécondée, elle donne naissance à une plante blanche.

Baur suggère timidement l'hypothèse suivante pour expliquer le cas du *Pelargonium*. La couleur verte de cette plante, comme celle de toutes les plantes à fleurs, est due aux granulations de chlorophylle [nos modernes chloroplastes, NDT] et ces granulations se multiplient, fournissant à toutes les cellules des générations qui se succèdent ensuite leur quota de granulations. Dans les parties blanches, ces granulations sont défectueuses dans le sens où elles ne parviennent pas à produire la couleur verte, mais conservent leur pouvoir de se multiplier. Si maintenant on suppose que le pollen ainsi que l'ovule peuvent transmettre quelques granulations de chlorophylle, les résultats peuvent être expliqués. En effet, au cours de la division des cellules qui contiennent à la fois des granulations vertes (normales) et blanches (anormales), il se produira parfois une répartition inégale des granulations, et dans les cas extrêmes deux types de descendances peuvent se former, l'une verte, et l'autre avec des granulations branches. L'hypothèse exige que la transmission se produise par le cytoplasme du pollen ainsi que par celui de l'ovule. Baur indique que jusqu'à ce que ce fait puisse être établi, l'interprétation doit rester une simple hypothèse.

CHAPITRE VI

Correspondance entre la répartition des chromosomes et celle des facteurs génétiques

L'attention a été attirée sur le fait que les facteurs pairs sont répartis de la même façon que le sont les chromosomes homologues, et que les facteurs qui sont assortis de façon indépendante sont distribués de la même manière que les chromosomes non homologues. À l'appui de ce dernier point, il existe les observations de Wilson sur un *Metapodius* [insecte hémiptère, une punaise, donc, NDT] possédant trois chromosomes m-homologues. Il a découvert que le m supplémentaire se rend dans le gamète qui reçoit le X aussi souvent que dans l'autre gamète. Miss Carothers a décrit en détail un cas quelque peu similaire observé chez certaines sauterelles, où la distribution des paires de chromosomes formées de partenaires inégaux est indépendante de la distribution du chromosome X. Non seulement les paires de facteurs sont assorties indépendamment, comme le sont les chromosomes, mais chez la *Drosophile*, où l'on a déterminé le nombre de groupes de facteurs indépendants, on a découvert que ce nombre est identique à celui des paires de chromosomes. De plus, même les tailles relatives des groupes, déterminées par le nombre des facteurs qu'ils contiennent et par la fréquence de leurs crossing-over, sont les mêmes que celles des chromosomes. Enfin, la distribution des facteurs à l'intérieur de n'importe quel groupe est précisément celle que réclame l'hypothèse chromosomique. En ce qui concerne la fréquence de la séparation (ou de la combinaison) entre les différents facteurs d'un groupe, elles sont en relation linéaire l'une avec l'autre, et ce rapport est même spécifique d'un type (impliquant les phénomènes d'interférence) ; comme on pourrait le prévoir si les séparations entre facteurs provenaient d'un crossing-over entre deux chromosomes entremêlés, ce dont la cytologie démontre la possibilité.

Même dans les cas où les chromosomes ne sont pas répartis de la façon habituelle, on a trouvé que les facteurs possèdent la même répartition inusuelle. Ainsi, il existe chez les papillons de nuit quelques cas d'un intérêt extraordinaire, parce que l'on peut y suivre les chromosomes pendant toute la maturation des œufs de l'hybride. Certaines espèces de la noctuelle *Pygæra*, qui possèdent des nombres de chromosomes différents, ont été croisées par Federley. Le nombre total (calculé) et le nombre réduit des chromosomes dans les différentes espèces sont les suivants :

	Diploïde	Haploïde
<i>P. anachoreta</i> :	60	30
<i>P. cumula</i> :	58	29
<i>P. pigra</i> :	46	23

Chez les hybrides, le nombre total représente la somme des deux ensembles haploïdes qui proviennent des parents. Cela montre que les chromosomes gardent leur individualité à travers de nombreuses divisions cellulaires successives dans un cytoplasme étranger. Au cours de la maturation, un petit nombre de chromosomes semble parfois s'unir par paires, mais la plupart ne le font pas, de sorte que si le nombre des chromosomes lors de la première division de maturation est légèrement inférieur au nombre total, il est cependant très supérieur à la moitié de celui-ci. Les différents types d'hybrides se comportent de façon légèrement différente quant au nombre de paires qui se forment. L'absence d'union indique que lors de la maturation normale, les chromosomes homologues s'unissent l'un avec l'autre ; ici, en effet, il y a peu ou pas de chromosomes qui soient strictement homologues, et pourtant il y a tout autant de chances que pendant la maturation normale, pour que se produise l'union des chromosomes non homologues provenant du même parent.

Lorsque la première division du spermatocyte se produit chez l'hybride, tous les chromosomes non appariés se divisent, mais les rares chromosomes qui se sont unis au préalable se séparent. Par conséquent, chacune des cellules-filles possède le nombre double de chromosomes (un ensemble provenant de chaque parent), excepté pour les chromosomes qui s'étaient unis par paires. À la seconde division de maturation, les chromosomes se divisent à nouveau, de sorte que les spermatozoïdes aussi reçoivent à peu près le nombre double de chromosomes : une série provenant d'une espèce et l'autre provenant de l'autre espèce.

Donc, si les facteurs sont contenus dans les chromosomes, nous devons nous attendre, à l'exception des facteurs contenus dans les quelques chromosomes qui s'unissent et se séparent, à ce que l'hybride transmette à tous ses descendants les mêmes facteurs puisque chaque spermatozoïde reçoit, sauf exception mentionnée précédemment, tous les chromosomes (paternels et maternels) contenus dans l'hybride. En croisant l'hybride avec l'un ou l'autre de ses parents, on constate que les descendants sont, en effet, très semblables entre eux, c'est-à-dire qu'ils ont tous reçu pratiquement les mêmes facteurs : un contraste frappant avec les résultats obtenus habituellement dans les rétrocroisements.

Pour un seul caractère (une marque sur la larve), toutefois, la relation ci-dessus n'est pas valable, car on obtient les proportions mendéliennes ordinaires ; et ceci, de nouveau, correspond au fait que seuls quelques chromosomes ont subi une ségrégation. En ce qui concerne les autres caractères, les descendants sont non seulement semblables

entre eux, mais ressemblent davantage à l'hybride qu'à l'une ou l'autre des espèces pures, ce qui correspond au fait qu'ils contiennent les jeux complets des chromosomes des deux types. Mais ils ne ressemblent pas tout à fait à l'hybride F₁, conséquemment au fait qu'un jeu de chromosomes est en nombre diploïde et l'autre en nombre haploïde. Ceci parce qu'ils ont reçu, en effet, un jeu d'une espèce de chacun des parents, mais seulement un jeu de l'autre espèce provenant du parent hybride. Federley montre aussi que lorsque la maturation se produit chez cet individu triploïde, l'un des jeux de chromosomes ne donne lieu à aucun appariement, tandis que les autres, probablement ceux des deux jeux identiques, s'apparient entre chromosomes homologues, de sorte que le nombre total est réduit à un jeu bivalent et un jeu monovalent. Si les chromosomes appariés se séparent et que ceux qui ne se sont pas appariés se divisent, comme cela se produit chez l'hybride F₁, le nombre double de chromosomes (un jeu de chaque espèce) se retrouvera de nouveau dans le spermatozoïde, comme c'était le cas chez le premier hybride. En d'autres termes, on peut prévoir qu'il n'y aura aucun retour à des types parents, mais que lorsque l'hybride est rétrocroisé, il continue toujours à produire des hybrides. De plus, il n'y a aucun affaiblissement apparent, ou influence d'une autre nature, exercée par l'ovule sur les chromosomes étrangers, même dans les générations successives. Les résultats des reproductions obtenus par Standfuss, qui a rétrocroisé d'autres papillons de nuit pendant plusieurs générations, montrent exactement ce phénomène le même type d'hybride est constamment obtenu à chaque génération.

Un comportement similaire des chromosomes a été décrit récemment par Doncaster dans un croisement entre d'autres espèces de mites, et est illustré par la figure suivante. Le nombre total de chromosomes de la mite *Biston hirtaria* est visible fig. 48 a. Il en existe 28 au total, dont quatre sont de petite taille. Une autre espèce, *Biston zonaria*, possède environ une centaine de très petits chromosomes (fig. 48 b). La réduction du nombre de chromosomes dans la première espèce en donne 13 (un grand étant couplé avec un petit), et 56 dans l'autre espèce. Le groupement des chromosomes des hybrides (*zonaria* femelle X *hirtaria* mâle) est représenté fig. 48 c. Le nombre exact de chromosomes est difficile à compter, mais il y en a 14 grands et environ 56 petits. Cet hybride passe par un stade ressemblant au stade synapsis. Lorsque les chromosomes réapparaissent après ce stade (fig. 48 c'), leur nombre correspond à peu près au nombre total, bien que Doncaster pense qu'un petit nombre d'entre eux se soit apparié ; car comme il est visible sur la figure il y a maintenant 12 ou 13 grands chromosomes et 50 ou 51 petits. C'est un peu moins que le nombre total observé avant le stade synapsis. Cependant, dans ce cas, aucune donnée sur le comportement génétique des hybrides n'a été publiée

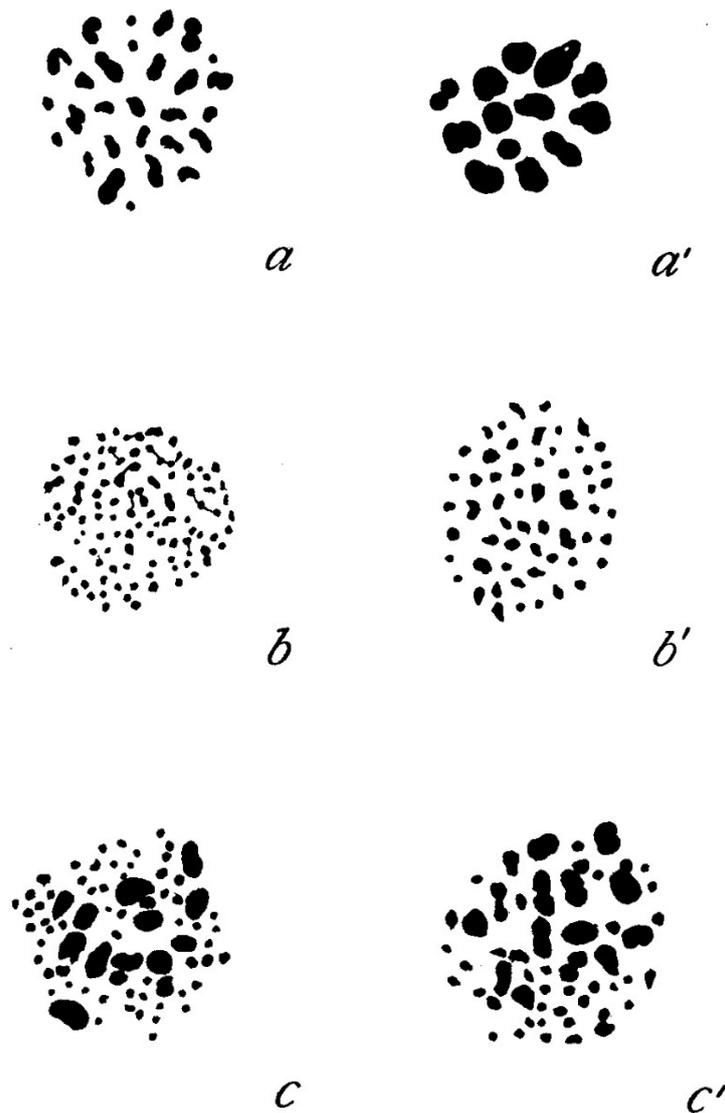


Fig. 48. - *Biston hirtaria* : a, chromosomes des spermatogonies ; a', chromosomes des spermatocytes I (nombre réduit) ; *Biston Zonaria* ; b, chromosomes des spermatogonies ; b', spermatocytes I (nombre réduit). Hybride *Zonaria* femelle X *hirtaria* mâle ; c, chromosomes des spermatogonies ; c', spermatocytes I. (D'après Harrison et Doncaster.)

Un autre cas de parallélisme entre des phénomènes chromosomiques anormaux et des résultats génétiques a été observé chez *Cenothera lata* et *semilata* par Lütz, Gates et Thomas. Le nombre normal de chromosomes chez *Cenothera lamarckiana* est de 14, mais la variété *lata* possède toujours 15 chromosomes, ce qui veut dire qu'une sorte de chromosome existe en nombre triploïde. Cela est vrai même pour des plants *lata* qui ont une origine indépendante de la population ordinaire, dans des variétés d'*Cenothera* largement différentes. Les mêmes résultats s'appliquent à *semilata*, qui semble être une variété de *lata*. *Lata* et *semilata* apparaissent parfois « spontanément » à partir de

lamarckiana, selon un faible pourcentage, dans la descendance d'un individu quelconque, et l'on peut s'expliquer ceci par le fait que parfois, lors de la gamétogénèse de lamarckiana, deux chromosomes appariés, au lieu de se séparer, vont tous deux (non-disjonction) au même pôle, de telle sorte que les descendants auront trois chromosomes de ce type et posséderont quinze chromosomes en tout. Le comportement du chromosome supplémentaire chez les individus lata est également intéressant parce qu'il se trouve que pendant la gamétogénèse, lorsque les chromosomes appariés se séparent, le chromosome supplémentaire ne se divise pas comme le font les chromosomes non appariés chez les mites, mais tend à se diriger vers l'un des pôles. Il en résulte que la moitié des gamètes contiendra et transmettra le caractère lata, alors que l'autre moitié sera normale. Très souvent, toutefois, le chromosome s'attarde dans le fuseau et est ainsi exclu du noyau des cellules-fille, ou il peut même être fragmenté et rejeté, comme s'il subissait les effets de fibres du fuseau appartenant à des pôles opposés. Par conséquent, moins de la moitié des gamètes (du moins les spermatozoïdes, car la gamétogénèse n'a pas été étudiée dans les organes femelles) reçoivent le chromosome supplémentaire, la proportion exacte variant fortement selon les individus. Ceci est conforme au résultat génétique : les individus lata, croisés avec des lamarckiana, donnent des proportions variables, mais jamais supérieures à la moitié, de descendants lata.

Le genre *Primula* offre un cas frappant de correspondance entre des résultats génétiques anormaux et les phénomènes concernant les chromosomes, ce qui semble constituer un solide argument en faveur de l'hypothèse chromosomique, bien que celui qui l'a découvert, Gregory, ait hésité à en tirer cette conclusion. Deux variétés géantes de primevères (*P. sinensis*) se trouvent posséder deux fois le nombre des chromosomes caractéristiques des autres variétés domestiquées. Les expériences de croisement avec ces plantes montrent qu'elles possèdent également une double série de facteurs, si on les compare aux mêmes facteurs des primevères ordinaires. Alors que, chez les plantes ordinaires, chaque chromosome a son double et, par conséquent, chaque facteur est représenté deux fois, par exemple par A et A, chez les plantes géantes, il y a quatre chromosomes identiques et donc quatre facteurs AAAA. Si la variété géante contient quelques facteurs ayant déjà subi une mutation, A¹ par exemple, cette variété pourra contenir un, deux, trois ou quatre facteurs mutants A¹. Ces plantes peuvent être AAAA¹, ou AAA¹A¹, ou AA¹A¹A¹, ou A¹A¹A¹A¹. Comme indiqué précédemment, les expériences de croisement montrent qu'il existe une quadruple série de facteurs, mais les preuves sont encore insuffisantes pour décider si un facteur mutant A¹ possède comme partenaire un A bien précis (s'appariant toujours avec lui, et se développant de concert) parmi ceux qui restent, ou s'il peut s'apparier avec n'importe lequel des trois A. D'après l'hypothèse chromosomique, nous devrions nous attendre, dans l'ensemble, à ce que la dernière

possibilité soit la bonne. Quelle que soit celle de ces hypothèses qui se vérifie, le fait important est le parallélisme existant entre le double lot de chromosomes et la double série de facteurs. Gregory le reconnaît, mais ajoute cette réserve : « *D'autre part, pourtant, le nombre tétraploïde des chromosomes peut n'être rien de plus qu'un indice de la nature quadruple de la cellule dans son ensemble* ».

Nous avons montré, dans les cas précédents, que les facteurs et les chromosomes se distribuent de la même façon. Dans le cas du sexe et des facteurs liés au sexe, il peut même être montré qu'ils ont la même distribution que les chromosomes sexuels. Cette identité de distribution vaut non seulement pour les résultats de la F.2 et la F.3, mais aussi pour toutes les sortes de rétrocroisement. De plus, cette relation entre facteurs et chromosomes se maintient pour tous les facteurs liés au sexe connus, dont il y plus de quarante exemples chez *Drosophila*, et pour toutes les combinaisons de caractères liés au sexe. Ne pas interpréter ce fait en disant que les facteurs sont contenus dans, et portés par, les chromosomes, revient à rejeter une base mécaniste dont nous connaissons l'existence dans la cellule. On ne gagne rien si, afin d'éviter la connexion évidente entre l'hérédité des caractères et la transmission des chromosomes, nous supposons que quelque chose d'autre dans la cellule, peut-être une partie du cytoplasme, suit également la distribution des chromosomes sexuels. Un tel postulat ne fait qu'ajouter une hypothèse inconnue et improbable et laisse la situation moins claire qu'auparavant.

L'avantage de l'interprétation chromosomique appliquée aux chromosomes sexuels n'est nulle part mieux illustré que dans l'histoire d'un phénomène appelé non-disjonction, qui a été découvert par Bridges. En outre ce cas, soutenu d'une part par des expériences de croisement, complètes et précises, et d'autre part par des recherches cytologiques, offre la preuve la plus directe obtenu à ce jour concernant les relations entre des caractères particuliers et des chromosomes particuliers, car dans ce cas, une distribution anormale des chromosomes sexuels va de pair avec une distribution anormale identique de tous les facteurs liés au sexe. Il a été constaté que les femelles d'une certaine souche de mouches aux yeux blancs ont donné, par croisement avec une autre souche, environ 5 % des résultats inattendus. Par exemple, une des femelles à yeux blanc croisée avec un mâle à yeux rouges (de type sauvage) produisit non seulement des femelles à yeux rouges et des mâles à yeux blancs, ainsi qu'il était prévu, mais aussi quelques femelles à yeux blancs et un nombre correspondant de mâles à yeux rouges. Le pourcentage approximatif de ces divers types est le suivant :

Femelles rouges	Mâles blancs	Femelles blanches	Mâles rouges
47,5 %	47,5 %	2,5 %	2,5 %

En général, il y avait donc 95 % de formes prévues et 5 % de descendants qui étaient apparemment incompatibles avec les prévisions de la théorie chromosomique. Un examen plus attentif de ces résultats a montré que ces exceptions pourraient être expliquées si, quelquefois, les deux chromosomes X ne se séparent pas lors de la division réductionnelle, passant parfois tous deux dans le globule polaire de l'ovule de la femelle à yeux blancs ou, inversement, restant tous deux dans l'ovule. Si les deux X portant le facteur blanc restent dans l'ovule, celui-ci, fécondé par un spermatozoïde Y, donnera naissance à une femelle à yeux blancs. De même, l'ovule dépourvu de X fécondé par le spermatozoïde X d'un mâle à yeux rouges donnera un mâle à yeux rouges. Les femelles à yeux blancs devraient donc contenir deux chromosomes X et un chromosome Y, tandis que les femelles ordinaires contiennent seulement deux X. Comme il y a chez ces femelles trois chromosomes sexuels au lieu de deux, lors de la division réductionnelle, deux devront passer dans une cellule et le troisième dans l'autre. Cette division pourrait se produire de quatre manières : XY/X ; X/XY ; Y/XX et XX/Y (en représentant dans chaque cas l'ovule par le dénominateur et le globule polaire par le numérateur). Les deux premiers types de réduction, dépendant d'un appariement plus symétrique des chromosomes, peuvent être plus fréquents que les deux autres. Il y aurait alors quatre types d'ovules : un grand nombre d'ovules X et XY et un petit nombre d'ovules XX et Y. Supposons qu'une femelle XXY à yeux blancs soit croisée avec un mâle à yeux rouges. Les descendants produits par les spermatozoïdes porteurs de X seront :

(1)	(2)	(3)	(4)
XX	XXY	XXX	XY
Fem. rouge	Fem. rouge	Manquant	M. rouge

La même série d'ovules fécondés par des spermatozoïdes produisant le sexe mâle, qui contiennent un chromosome Y, donnerait :

(5)	(6)	(7)	(8)
XY	XY Y	XXY	YY
M. blanc	Fem. blanc	Fem. blanc	Létal

Si nous considérons ces huit sortes de descendants, nous voyons que les femelles exceptionnelles aux yeux blancs (7) vont, selon toute attente, répéter le processus et être donc sujettes à la non-disjonction des chromosomes. C'est, en effet, ce qui se produit, car toutes les femelles à yeux blancs provenant de ce croisement ne présentent pas, en effet, de disjonction à la génération suivante.

Les mâles aux yeux rouges (4) constituent une classe exceptionnelle, mais ne donnent pas de résultats exceptionnels lorsqu'on les croise avec une femelle normale quelconque, et il ne devrait pas se produire de non-disjonction chez leurs descendants. C'est, effectivement, ce qui s'est vérifié.

Les femelles aux yeux rouges ne sont pas de composition chromosomique identique, la moitié d'entre elles (1) se comportera comme des femelles normales hétérozygotes pour le caractère blanc, tandis que l'autre moitié (2) donnera des individus exceptionnels. Il a, en effet, été trouvé que ces deux sortes de femelles sont en nombres égaux.

Les mâles aux yeux blancs (5) et (6) ne sont pas semblables : les uns (5) sont normaux et les autres (6) ont deux chromosomes Y. Il était prévisible que ces derniers produiraient quelques spermatozoïdes XY. Ces spermatozoïdes donneraient des femelles n'étant pas elles-mêmes des exceptions, mais, ayant la formule XXY, elles produiraient des descendants exceptionnels. En fait, la moitié des mâles aux yeux blancs (5 et 6) donnent des femelles montrant une absence de disjonction. Les résultats confirment, à un degré remarquable, l'hypothèse selon laquelle ils sont dus à une non-disjonction des chromosomes sexuels causée par la présence d'un chromosome Y chez les femelles.

Cette hypothèse est susceptible d'être vérifiée, et Bridges a étudié les chromosomes des femelles non-disjonctionnelles. Il a constaté qu'elles contiennent un chromosome supplémentaire, dont la taille et la position montrent qu'il s'agit d'un chromosome sexuel surnuméraire. L'ensemble normal des chromosomes de la femelle de *Drosophila ampelophila* est représenté sur la Fig. 2, et un ensemble provenant d'une femelle non-disjonctionnelle sur la Fig. 49. Ils ne diffèrent que par un chromosome, à savoir le Y supplémentaire.

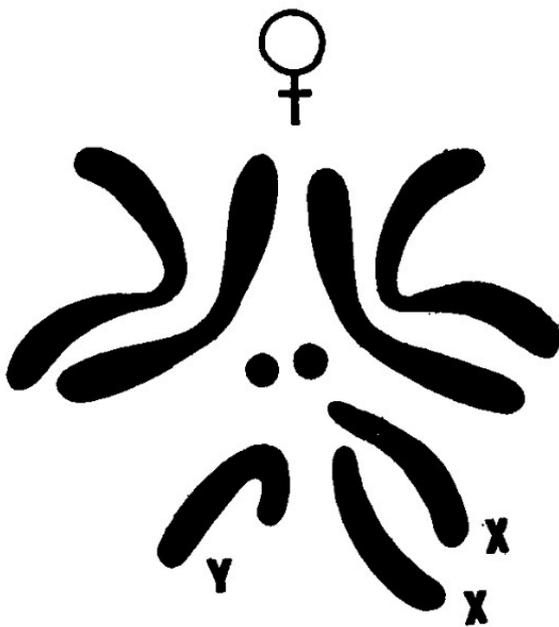


Fig. 49. —Ensemble des chromosomes d'une femelle XXY provenant d'une « lignée » non-disjonctionnelle.



Fig. 2. (reproduite ici pour comparaison). Ensemble des chromosomes d'une femelle normale de *Drosophila*

Un fait supplémentaire doit être mentionné. Si une femelle XXY est fécondée par un mâle XYY, il y aura production de quelques femelles XXYY, en raison de l'union d'un ovule XY avec un spermatozoïde XY, ou d'un ovule XX avec un spermatozoïde YY. Une femelle de ce genre a été trouvée et possédait deux chromosomes X et deux chromosomes Y.

Voici donc ici un cas qui paraissait être d'abord en contradiction avec le schéma de l'hérédité liée au sexe basée sur l'hypothèse chromosomique qui a toutefois prouvé, après un examen approfondi, qu'il fournissait une éclatante confirmation de cette théorie ; non seulement pour les résultats héréditaires, qui peuvent être expliqués, mais aussi parce que la théorie sur laquelle ils étaient fondés a été directement confirmée par l'étude microscopique des chromosomes eux-mêmes.

Des cas montrant une non-disjonction ont aussi été observés chez *Abraxas* (genre de papillons de la famille des *Géométridés*, comme les *phalènes*) par Doncaster. Comme

indiqué dans le chapitre relatif à l'hérédité du sexe, il a observé une souche dans laquelle les mâles possédaient 56 chromosomes, un nombre normal, alors que les femelles avaient seulement 55, au lieu de 56, chromosomes. Il semble donc raisonnable de supposer que ces femelles proviennent du passage des deux chromosomes sexuels ZZ à l'un des pôles du spermatocyte, l'autre pôle en étant dépourvu. Le spermatozoïde provenant de la cellule sans Z fécondant un ovule avec Z donnera un individu ZO qui sera une femelle à 55 chromosomes. Tous les descendants femelles de celle-ci seront ZO et les descendants mâles ZZ, et la variété se perpétuera sans changements par la suite.

D'autre part, si le spermatozoïde ZZ produit par la non-disjonction féconde un ovule W, un mâle WZZ en résultera, correspondant à la femelle XXY de *Drosophila*. Ce mâle donnera naissance à quelques spermatozoïdes possédant à la fois Z et W, et si l'un de ces spermatozoïdes ZW féconde un ovule O provenant de la femelle à 55 chromosomes, une femelle à 56 chromosomes pourra en résulter. Doncaster a effectivement trouvé une femelle de ce genre parmi les descendants d'un croisement entre une femelle provenant de la souche à 55 chromosomes et un mâle de type sauvage, et il a également observé les exceptions génétiques exigées par l'hypothèse que ce mâle possédait une formule WZZ.

Les explorateurs des chromosomes

Résumé des épisodes précédents

Sutton (1903) et Boveri (1905) ont découverts plusieurs éléments qui soutiennent la théorie chromosomique de l'hérédité. Ils ont montré que les « unités » de Mendel (les gènes) se comportent, lors de la formation des gamètes, exactement comme le font les chromosomes :

- ils vont par paires
- chaque membre d'une paire se répartit dans un des deux gamètes,
- les différentes paires se comportent de manière indépendante.

Les observations et les expériences trouvant que les gènes sont, physiquement, des morceaux de chromosome ont été apportés par :

- les travaux de Morgan et son équipe, qui montrèrent tout d'abord que le gène déterminant le caractère « oeil blanc » chez la drosophile était porté par un chromosome sexuel, avant de faire de même pour de nombreux autres gènes.
- les travaux de Calvin Bridges qui, en 1913, a analysé les erreurs se produisant lors de la répartition des chromosomes entre cellules filles.
- les travaux de Morgan et Sturtevant qui ont permis d'établir la première carte génétique chez la drosophile, en 1913. Les cartes génétiques correspondant exactement aux chromosomes, leur rôle support physique des gènes était alors établi.

Comme l'Europe, à cette époque, était en train de se suicider dans la première guerre mondiale, les travaux de l'équipe de Morgan passèrent inaperçus.

Fritz **Baltzer** (1884 — 1974)

Étudiant de T. Boveri, qui a dirigé sa thèse à l'Université de Würzburg, spécialiste de la biologie du développement et de l'usage des mérogones, organismes haploïdes se développant (partiellement!) à partir d'ovules énucléés ayant été fécondés, et ne contenant donc que les chromosomes paternels. Il a étudié le rôle en génétique du noyau et du cytoplasme chez les salamandres. Baltzer a également publié une biographie de Theodor Boveri.

William **Bateson** (1861-1926)

Diplômé de Cambridge en 1883, Bateson étudie la variabilité des organismes, en liaison avec les mécanismes de l'évolution. Il montre ainsi que la distribution de certaines caractéristiques biologiques s'écarte de la loi normale, ce qu'il interprète comme pouvant être un début de spéciation. En 1894, dans son livre « Materials for the study of variation », il met en évidence les types de variations continues et discontinues pour les caractères, et il souligne l'intérêt des expériences de croisement dans la recherche des

mécanismes de l'hérédité. En 1897, il s'intéresse aux expériences de croisements de végétaux menés à Cambridge par une de ses étudiantes, E.R. Saunders, sur la lunetière (*brassica biscutella laevigata*), plante à petites fleurs jaunes et aux feuilles plus ou moins velues. Il note que dans la descendance des hybrides, les caractères velus et glabres sont séparés. Il poursuit ses expériences, mais H. de Vries et C. Correns retrouvent avant lui les résultats mis en lumière par Mendel.

Par la suite, Bateson s'illustre dans les débats entre évolution gradualiste et saltationiste en défendant ce dernier point de vue.

Entre 1900 et 1910, Bateson dirige un groupe de recherche informel sur la génétique, qui a la particularité d'être majoritairement féminin. Ce groupe mène différentes expériences de croisement chez les animaux et les végétaux, confirmant les lois de Mendel et précisant ces dernières. Bateson est souvent crédité à tort d'avoir inventé le terme génétique, utilisé bien avant lui par le comte Imre Festetics. Toutefois, il est probable qu'il ait réinventé le terme sans connaître cette utilisation antérieure. Travaillant avec Reginald Punnett, ils découvrent la liaison génétique (qu'ils nomment couplage gamétique) et tous deux fondent en 1910 le « Journal of genetics ».

Erwin **Baur** (1875 – 1933)

En 1909, indépendamment de Correns, il a décrit les premiers exemples de phénomènes d'hérédité non mendélienne à partir du caractère « feuillage panaché » chez deux espèces de plantes à fleurs, la Belle-de-nuit (*Mirabilis jalapa*) et un "géranium", le Pelargonium zonale. La première espèce montre que l'hérédité du caractère est de type maternel, la seconde établit une hérédité non mendélienne biparentale, donc une situation plus complexe à décrire.

Theodor **Boveri** (1862-1915)

Démontre, avec E.A. Strasburger, entre 1880 et 1882, que le nombre de chromosomes est fixe dans une espèce donnée. Inspiré par Van Beneden, il prend l'Ascaris comme modèle, ce qui lui permet d'établir l'individualité des chromosomes, leur persistance et leur contribution égale, en nombre, à la fécondation. En 1887, il précise les mécanismes de la méiose, et en 1900 il soutient la théorie chromosomique de W. Sutton.

A. Brauer

A étudié en 1893 la spermatogenèse chez l'Ascaris, confirmant les travaux de Boveri et ses conclusions sur la méiose.

Calvin Blackman **Bridges** (1889-1938)

Calvin Bridges assiste en 1909 à un des rares cours donnés par Morgan, professeur dont la passion de la recherche est communicative. Bridges rejoint son laboratoire de recherche à l'université Columbia. Étant encore un étudiant de première année, Bridges travaille surtout à laver les bouteilles où sont élevées les mouches. D'après la légende, c'est lui qui découvre le premier mutant de Drosophile, la mouche aux yeux blancs, au moment où il allait rincer une des bouteilles. Ce qui est plus sur, c'est que

Bridges est le meilleur pour repérer et identifier de nouveaux mutants ainsi que pour établir de nouvelles lignées à partir de ces derniers (les lignées de Bridges sont encore utilisées actuellement). Bridges améliore aussi les conditions de la recherche il met au point un nouveau milieu nutritif pour cultiver les mouches, des incubateurs pour favoriser leur reproduction et améliore le microscope binoculaire pour les repérer. Bridges n'est pas seulement un bricoleur de talent il va mettre au point le système de nomenclature des mutations des drosophiles et obtenir les données permettant de relier les gènes de drosophile et les stries visibles sur les chromosomes salivaires. En 1928, il quitte Columbia (en y conservant un poste d'attaché de recherches) pour suivre le reste de la « dream team », Morgan et Sturtevant, au Caltech. Il mourra en 1938 d'un arrêt cardiaque consécutif à une infection.

Estella Eleanor **Carothers** (1882 – 1957).

Zoologiste et généticienne américaine. Elle a découvert, en étudiant des embryons de sauterelle, la première preuve physique que les chromosomes homologues se séparent indépendamment pendant la méiose*. En 1914, elle est nommée professeur assistant de zoologie à l'université d'état de Pennsylvanie, et obtiendra son doctorat en 1916.

* Carothers, E. Eleanor (1917). "The Segregation and Recombination of Homologous Chromosomes as Found in Two Genera of Acrididae (Orthoptera)". *Journal of Morphology* 28 (2).

Carl Franz Joseph Erich **Correns** (1864-1933),

Botaniste allemand, c'est un des trois « redécouvreurs » des lois de Mendel.

En 1885 à l'Université de Munich, il étudie la botanique et rencontre Karl Wilhem von Nägeli, lui aussi botaniste qui, outre les travaux de Mendel, connaît les parents de Correns (qui se mariera avec la petite fille de Von Nägeli). En 1892 il commence ses travaux sur les plantes tout en étant chef de travaux à l'Université de Tübingen. En 1900 il publie ses résultats, nommant modestement les lois de l'hérédité « lois de Mendel ». Il a été, en 1913, le premier directeur du Kaiser Wilhelm Institut für Biologie à Berlin, qui venait d'être créé.

Leonard **Doncaster** (1877 – 1920)

Ce généticien anglais a complété la génétique mendélienne avec la découverte des caractères liés au sexe, qu'il met en évidence chez la phalène du groseillier *Abraxas grossulariata*. Il a été un des premiers à montrer la fausseté de l'hérédité lamarckienne dans un livre paru en 1910, *Heredity in the Light of Recent Research*.

Harry **Federley** (1879 – 1951)

Considéré comme le père de la génétique en Finlande. Il est également connu pour des activités aujourd'hui décriées d'eugéniste, ayant contribué à la mise en place de la politique de stérilisation de personnes mentalement handicapées.

Harry Federley a commencé en 1896 à étudier la zoologie à l'Université de Helsinki. Initialement intéressé par les champignons, il étudie ensuite les lépidoptères.

Vers 1905-1906, il étudie les effets de la température sur le développement des écailles des ailes de papillon, et quatre ans plus tard, il se rend à Jena pour poursuivre ses études sur les papillons. Il y fait la connaissance de Ernst Haeckel, âgé alors de 76 ans, et du biologiste et généticien suédois Herman Nilsson-Ehle. Pendant ses années à Jena, entre 1910 et 1911, Federley réalise une étude des ensembles de chromosomes et de leur devenir dans des croisements entre hybrides chez les lépidoptères. Son article le plus important, concernant la disposition des chromosomes pendant la spermatogenèse d'un papillon, date de 1913. Avant que l'importance des chromosomes dans l'hérédité n'ait été pleinement réalisée, Federley a été l'un des premiers qui ont délibérément essayé d'associer les résultats des expériences de croisement et les études chromosomiques. Ainsi, il parvient à expliquer des exceptions à la génétique mendélienne au moyen du comportement des chromosomes, et en particulier de leur conjugaison chez les hybrides. De 1923 à 1949, il sera professeur de génétique à l'Université d'Helsinki.

Comte Imre (Emmerich) **Festetics** (1764–1847)

Imre Festetics appartenait à une noble famille (son frère George avait organisé l'enseignement des sciences agricoles en Hongrie, fondant en 1797 l'Université Georgikon, première école d'agriculture en Europe) spécialisée dans l'élevage de moutons, à Brünn (Brno), capitale de la laine en Moravie. Les éleveurs y ont fondé la première société d'élevage d'animaux du monde, la *Schafzüchtervereinigung* ou SBS (société des éleveurs de moutons), qui publiait un journal hebdomadaire édité par le secrétaire de la société Christian Carl André (1763-1832), spécialiste du développement des sciences agricoles en Moravie à l'époque. Les membres du SBS n'étaient pas de rudes paysans, mais des grands propriétaires, fins lettrés, pragmatiques, aux bibliothèques (et aux portefeuilles) bien fournies. Imre Festetics, dont le château de Keszthely, sur le lac Balaton, contenait une immense bibliothèque de livres agricoles, était membre de la SBS.

Avant le milieu du 18^e siècle, les éleveurs pensaient que les conditions locales avaient plus d'importance que les croisements éventuels pour l'obtention des caractères qu'ils recherchaient. Toutefois, à la fin du 18^e siècle, les méthodes et les succès des éleveurs étrangers (dont l'anglais Robert Bakewell qui avait obtenu et fixé la variété de mouton « New Leicester ») laissent penser que la race des animaux est plus importante que le sol où ils vivent, et que certains caractères désirables (laine, viande...) peuvent être fixés dans la descendance pour obtenir de nouvelles variétés stables. Toutefois, de 1816 à 1819, deux écoles s'affrontent:

- Le baron autrichien J.M Ehrenfels soutient que l'hérédité est contrôlée par des « *lois physiologiques de la nature* » : comme la laine des moutons espagnols mérinos a perdu de sa qualité lorsque ces animaux ont été élevés hors d'Espagne, Ehrenfels donne une importance prépondérante aux conditions climatiques, et pense qu'il faut éviter la consanguinité qui diminuerait forcément la qualité de la laine.
- Le comte Imre Festetics soutient que l'hérédité est strictement contrôlée par des facteurs internes, et que la consanguinité peut être utilisée pour concentrer ces facteurs et obtenir des caractères plus prévisibles. Il se base sur ses expériences d'éleveur, car

depuis 1803 il croise, selon les méthodes de Bakewell et ses propres trouvailles, dans ses propriétés hongroises, des moutons, et a amélioré son élevage au point qu'il ne peut plus trouver de bêtes meilleures que les siennes.

Carl André arbitre le débat entre Ehrenfels et Fesetics, et demande à ce dernier de résumer ses conceptions. Fesetics écrit une série d'articles publiés en 1819. Il y formule un certain nombre de règles de l'hérédité et se réfère à « *die **genetische** Gesätze der Natur* » (les lois génétiques de la nature). Le terme « génétique » fait pour la première fois son apparition, afin de se différencier clairement des « lois physiologiques » d'Ehrenfels. Fesetics énonce quatre règles

- Les animaux sains et robustes sont capables de se reproduire et de transmettre leurs caractéristiques spécifiques.
- Les caractères des grands-parents, qui sont différents de ceux de la descendance immédiate, peuvent réapparaître dans les générations suivantes.
- Les animaux possédant des caractères désirables qui ont été hérités pendant de nombreuses générations peuvent parfois avoir une progéniture avec des traits divergents. Ces descendants sont des caprices de la nature et ne conviennent pas à la propagation ultérieure si l'objectif est l'hérédité de caractères spécifiques.
- Une condition préalable à l'application réussie de la consanguinité est la sélection scrupuleuse des animaux d'élevage.

Dans ces « lois génétiques, » Fesetics minore le rôle du milieu, et souligne l'importance de la sélection et de la consanguinité pour stabiliser les nouveaux caractères et obtenir de nouvelles races. Il est aussi le premier à identifier, de façon empirique, la ségrégation des caractères dans la seconde génération hybride. Pour la petite histoire, Fesetics utilise non seulement des exemples chez les moutons et les chevaux, mais aussi chez les... paysans hongrois des villages isolés, se reproduisant entre eux, et chez lesquels s'observaient de nombreux caractères physiques et mentaux « dégénérés »...

Par la suite, Fesetics essaye de quantifier les résultats de ses recherches, et choisit de se focaliser sur les caractères « longueur » et « densité » de la laine. Malheureusement pour lui, ces caractères ont une origine polygénique, et il ne peut donc analyser ses données façon pertinente.

Curt **Herbst** (1866-1946) était un spécialiste de l'embryogenèse des invertébrés marins.

Oscar **Hertwig** (1849-1922) était un embryologiste. C'est lui qui a montré, chez l'oursin, que la fécondation est due à la fusion des noyaux des gamètes.

Frans Alfons Ignace Maria **Janssens** (1883 — 1924)

F. A. Janssens a obtenu son doctorat en 1890 à l'université catholique de Louvain. Il devient rapidement un spécialiste, si ce n'est le spécialiste de la microscopie, qu'il enseigne à partir de 1896 à Leuven. Il publie en 1909 un article de 30 pages décrivant sa

plus grande découverte: « La théorie de la chiasmotypie ». Janssens a ainsi mis en évidence l'existence de crossing-over entre chromosomes homologues lors de la méiose. Ses observations, contrevenant aux opinions en vigueur sur l'individualité des chromosomes, seront sévèrement critiquées avant de s'imposer. Morgan va utiliser le crossing-over découvert par Janssens pour expliquer les groupes de liaison des gènes, et contribuer à montrer que ces derniers sont portés par les chromosomes.

Frank Eugene **Lutz (1879-1943)**, entomologiste américain.

De 1904 à 1909, ce chercheur travaillait à la nouvelle Station for Experimental Evolution de l'Institut Carnegie à Cold Spring Harbor, New York. Il y effectuait des recherches génétiques sur la Drosophile. En 1907, son doctorat avait pour sujet les variations génétiques des criquets. Toutefois, il continuait à élever des drosophiles chez lui, étudiant les anomalies des veines de leurs ailes et leur transmission éventuelle. Il découvre dans son élevage une mouche bizarre, avec des yeux blancs, une anomalie intéressante, mais qu'il n'a pas le temps d'étudier. Il conseille à Morgan d'utiliser la drosophile comme modèle d'étude de l'hérédité, et lui fournit, pour commencer son élevage, des descendants (en apparence normaux) de sa mouche aux yeux blancs. Lutz deviendra curateur du département de zoologie des invertébrés au muséum américain d'histoire naturelle de New York.

Thomas Hunt **Morgan (1866-1945)**

Morgan montre dès son enfance son intérêt pour les êtres vivants en collectionnant œufs d'oiseaux et fossiles. Il obtient son doctorat à l'université Johns-Hopkins en 1890 (en morphologie et physiologie). Ayant travaillé dans des laboratoires de biologie marine (Woods Hole, Naples...), il y rencontre H. Dreisch, qui dirige son intérêt vers l'embryologie expérimentale, et Curt Herbst.

En 1904, il quitte le Collège Bryn Mawr pour femmes, où il enseignait, pour rejoindre E. B. Wilson à l'université Columbia, à New York, en tant que professeur de zoologie expérimentale. C'est là qu'il va mener une série d'études expérimentales qui vont faire sa gloire, et qu'il va servir de professeur à une génération exceptionnelle d'étudiants dont beaucoup, tout comme lui, recevront le prix Nobel (HJ Muller, G.W. Beadle, E.B. Lewis).

S'intéressant de façon croissante, sans doute sous l'influence de Wilson, à l'hérédité et l'évolution, il cherche un modèle peu encombrant, peu coûteux et à la reproduction rapide. Quelques années auparavant, l'entomologiste C.W. Woolworth avait utilisé *Drosophila* comme modèle pour ses recherches et avait mis au point les techniques de croisement utilisant cet insecte. Il suggéra à W.E. Castle que cet insecte pouvait être utilisé en génétique, et un membre de l'équipe de Castle, F.E. Lutz, fit connaître ce modèle à Morgan, qui à l'origine souhaitait se focaliser sur l'étude de son embryogenèse.

En 1909, alors qu'il commence ses recherches avec quelques étudiants recrutés dans ses cours, un mâle mutant aux yeux blancs est découvert parmi les individus sauvages aux yeux rouges de son élevage de Drosophiles. La descendance d'un

croisement de ce mâle aux yeux blancs avec une femelle aux yeux rouges suggère que le caractère « yeux blancs » est récessif par rapport au caractère yeux rouges.

Morgan remarque également que parmi les descendants d'un croisement de femelles mutantes aux yeux blancs avec des mâles sauvages aux yeux rouges, seuls les mâles présentent des yeux blancs.

À partir de ce résultat, il montre que

- certains caractères héréditaires sont liés au sexe
- le support du caractère « couleur de l'œil », son gène, est probablement porté par le chromosome sexuel
- et donc que les autres gènes sont probablement eux aussi portés par d'autres chromosomes

Avec ses étudiants, il va analyser les caractères de milliers de drosophiles et étudier leur transmission. En se basant sur la recombinaison chromosomique, il construit avec A. Sturtevant les premières cartes de localisation des gènes sur les chromosomes, et démontre que les gènes sont portés par les chromosomes.

Pour cela, il reçoit le prix Nobel en 1933.

Réginald Crundal **Punnett** (1875-1967)

Zoologiste anglais. En 1901, encore étudiant, il travaille sur les vers némertiens, et commence à collaborer avec un autre chercheur qui deviendra célèbre, William Bateson. Ce dernier, partisan de la génétique mendélienne, oriente Punnett vers la génétique. À eux deux, avec Saunders, ils vont mener des expériences mettant en lumière la liaison des gènes sur des végétaux (les pois), mais aussi sur des animaux (des poulets), dont Punnett va devenir spécialiste (il écrira en 1923 un livre sur la génétique de la volaille, créant une nouvelle race de poulets). En 1909, au Sri Lanka, il collectera des papillons afin d'étudier leur mimétisme et sa génétique.

En 1910, il est devenu professeur de biologie à Cambridge et a fondé, avec Bateson, la revue *journal of genetics*. Son nom est associé au tableau utilisé pour donner les génotypes possibles découlant d'un croisement, et que l'on nomme échiquier de Punnett.

Alfred Henry **Sturtevant** (1891-1970)

Une de ses premières publications concernait l'analyse du pedigree des chevaux de son père. En 1909 il est étudiant à l'université Columbia et suit un cours de T.H. Morgan. Il est si impressionné qu'il lui demande s'il peut travailler avec lui. Sturtevant devient ainsi un des premiers étudiants de Morgan à travailler sur *Drosophila melanogaster*. Un soir, pendant qu'il discute d'un article sur l'hérédité de la couleur du pelage des lapins avec d'autres membres du laboratoire, une idée s'impose à lui : les gènes voisins doivent être liés entre eux sur les chromosomes, et cela peut être démontré en analysant l'hérédité de plusieurs mutations des drosophiles. Au lieu de réviser ses cours, Sturtevant va passer une nuit à mettre au point les détails de l'analyse de la liaison des gènes. Quelques années plus tard, pour son doctorat, il publiera la première carte génétique jamais établie.

En 1928, la « dream team » ; Morgan, Sturtevant et Bridges, quitte Columbia pour le Caltech. Sturtevant y enseignera la biologie jusqu'en 1951.

Walter Stanborouh **Sutton**, (1877-1916)

Médecin et généticien. Pour son mémoire de master, il étudie la spermatogenèse de *brachystola magna*, une grosse sauterelle commune dans les champs du Kansas, où travaille Sutton. Ce sujet le dirige vers E B Wilson, à l'université Columbia, et c'est là qu'il publie, en 1902 et 1903, « *on the morphology of the chromosome group in Brachystola magna.* » (Biol. Bull. 4: 24-39.) et « *the chromosomes on heredity* ».

Dans les conclusions de son premier travail, il note : « *Je dois enfin attirer l'attention sur la probabilité que l'association des chromosomes paternels et maternels en paires et leur séparation subséquente au cours de la division réductionnelle peuvent constituer la base physique de la loi mendélienne de l'hérédité.* »

Indépendamment, T. Boveri, en Allemagne, sur des embryons d'oursin, est parvenu aux mêmes conclusions, à savoir que ce sont les chromosomes qui portent l'information génétique. Lorsqu'il fait ces découvertes, alors assez largement acceptées par les cytologistes, il est encore étudiant, mais va interrompre ses études pour sa passion de la mécanique, qui le conduit à améliorer des moteurs et des dispositifs de forage de puits de pétrole. Il reprendra ses études de médecine en 1905 et obtiendra son doctorat en 1907. Il enseignera ensuite la chirurgie, améliorant différents dispositifs, dont certains permettant de mieux soigner les blessés de la Grande Guerre. Parmi les élèves de Sutton, on note WRB Robertson, le découvreur des translocations « Robertsoniennes ». Ce précieux médecin mourra à l'âge de 39 ans d'une... Appendicite !

Édouard Joseph Louis Marie **Van Beneden**, (1846 — 1910),

Zoologiste et embryologiste, il est le découvreur de la Méiose. Il montre que l'ovule est bien une cellule vivante détachée de l'organisme maternel et rendu capable de multiplication par la fécondation. Il est nommé professeur à l'université de Liège où il succède à T. Schwann lui-même. C'est en 1883 et 1884 qu'il met en évidence la méiose (en particulier la division réductionnelle) chez l'ascaris du cheval. Il précise également le fonctionnement de la mitose.

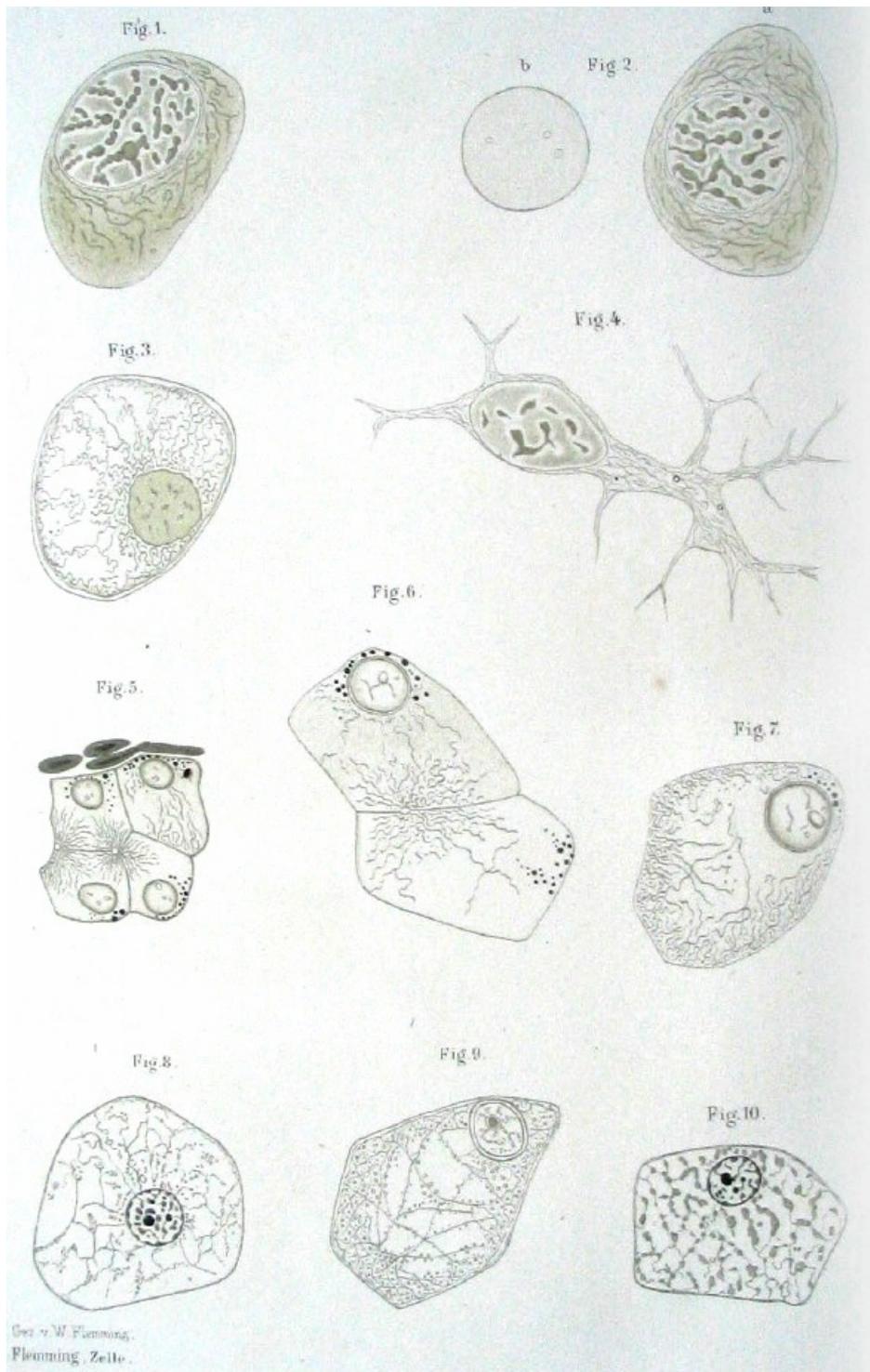
Edmund Beecher **Wilson** (1856 — 1939)

C'est à lui que le livre de Morgan & cie est dédié.

Diplômé de Yale en 1878, il est considéré comme le premier biologiste cellulaire des USA. Il a enseigné dans les universités les plus prestigieuses, et découvert en 1898 que les similarités du développement des embryons, à l'échelon cellulaire, pouvaient s'expliquer par l'hypothèse d'une origine commune, renforçant ainsi la théorie de l'évolution.

EXEMPLES D'ACTIVITÉS RÉALISABLES AVEC LES ÉLÈVES

1 —Voici 10 dessins de cellules différentes, réalisées par W. Flemming en 1882.



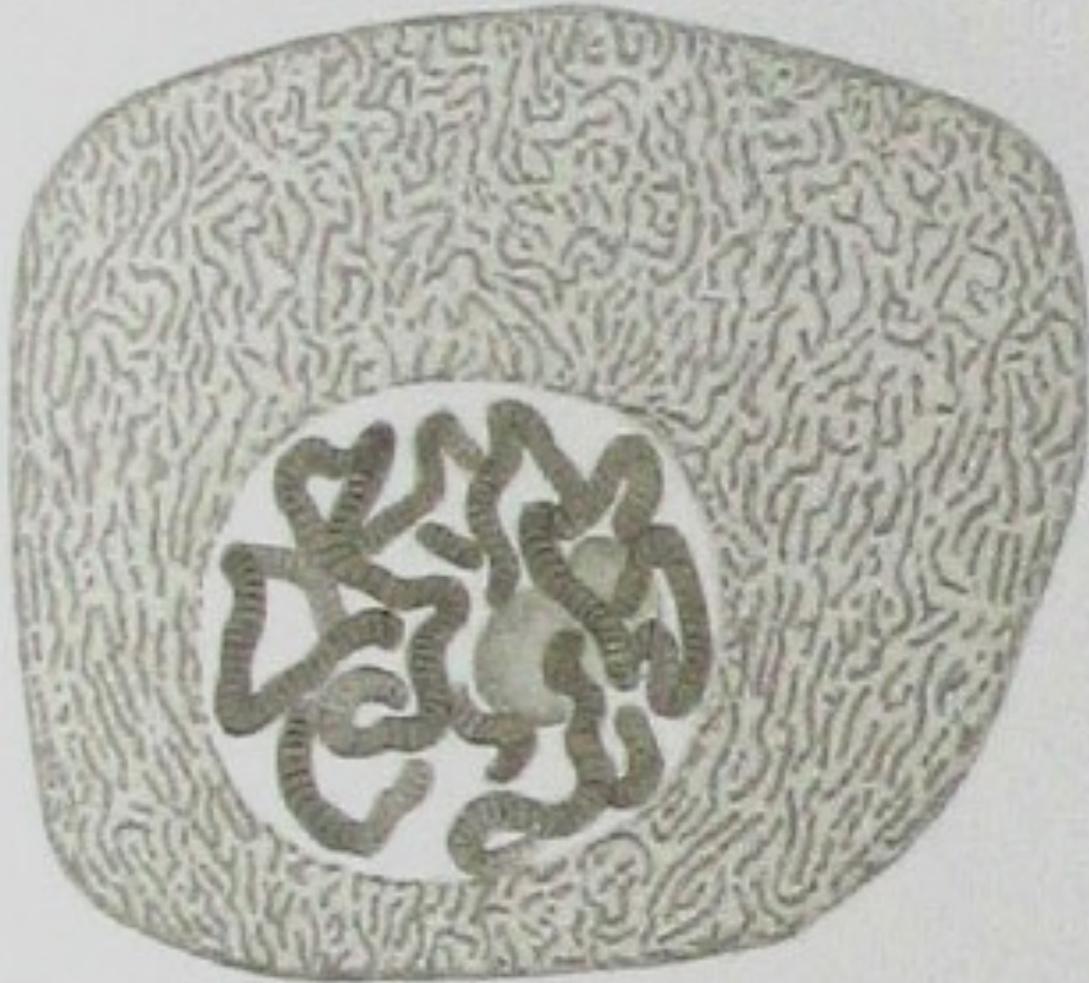
11—Légendez 3 de ces schémas, au choix, en notant les différentes parties des cellules ici visibles. (*utile en 6e comme en 3e, hélas*)

12—Dans la fig. 2 sont représenté une cellule entière, et à sa gauche le noyau seul d'une cellule de même nature. Quelles sont les différences entre ces deux noyaux ? À quoi peuvent-elles être liées ?

13—Le noyau de toutes les cellules représentées ne présente pas une structure homogène. À quoi cela est-il dû ? Quelles sont les structures que l'on peut y observer ?

Légende 1, 2a = cartilage de larve de Salamandre, avec 2b noyau seul, lors d'une autre phase de la vie de la cellule. 4 tissu conjonctif des branchies, 5, 6, 7, foie de grenouille, 8, 9, hépatocytes de grenouille, 10 hépatocyte de porc.

Fig.14.



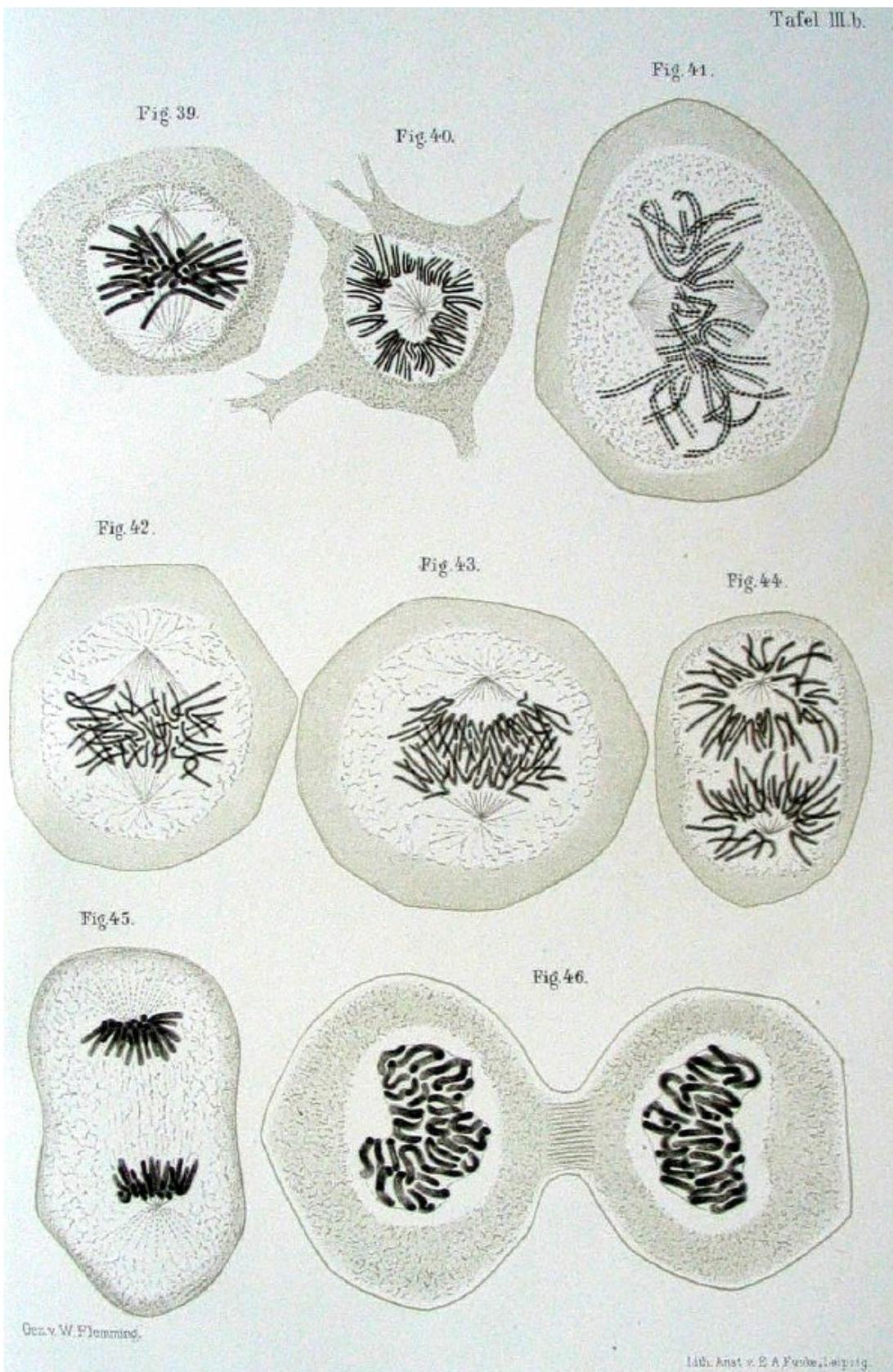
2— Cellule de glande salivaire de larve de Chironome. W. Flemming,1882.

21—Légendez ce dessin.

22—Quelles sont les particularités de ce type de cellules ?

23—Que peut-on y observer ?

24—L'aspect du noyau est-il toujours le même ? Expliquez votre réponse.



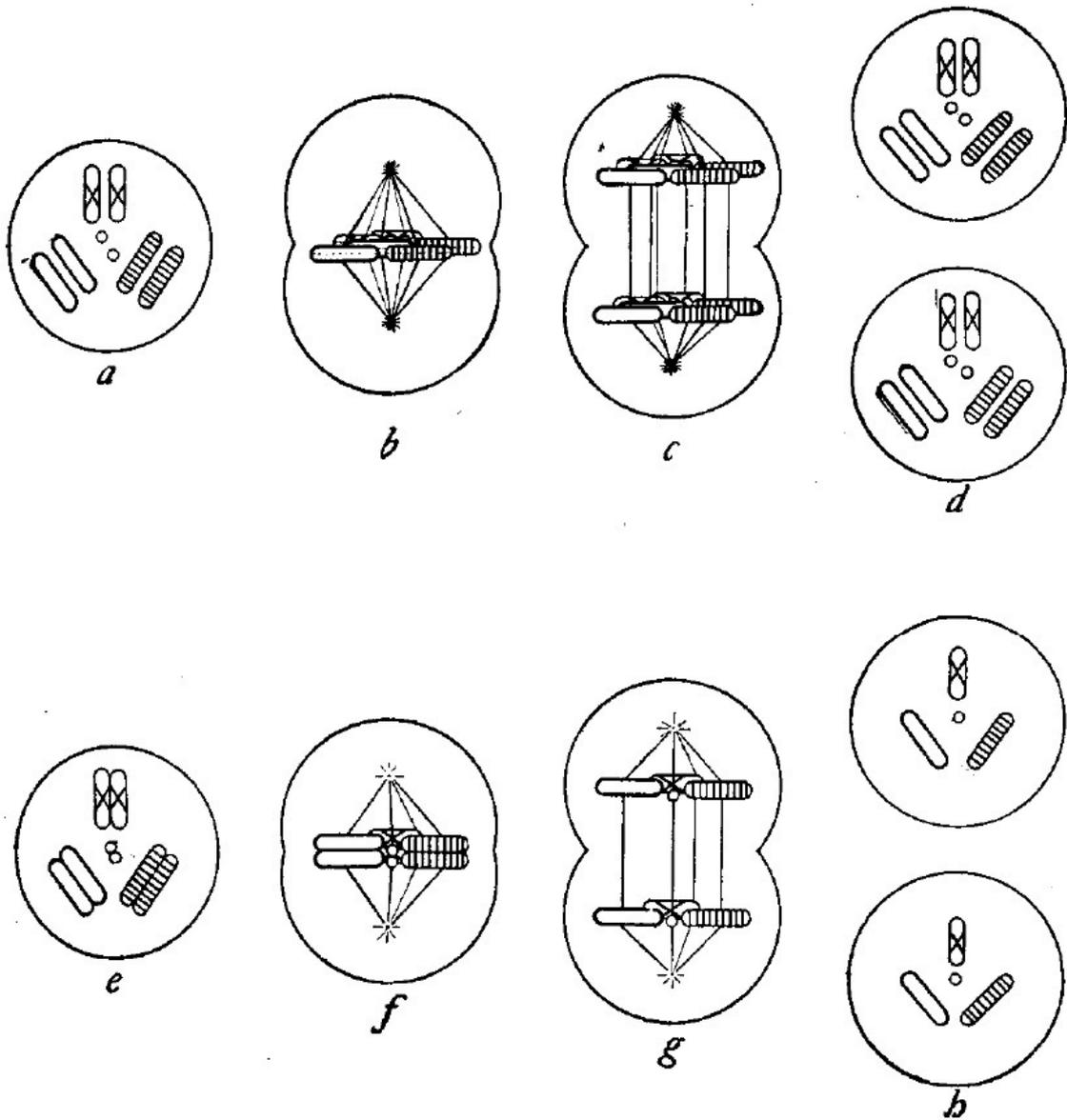
3 – Cellules épithéliales de salamandre (W. Flemming, 1882)

31 – l'ensemble de ces dessins illustre quel phénomène cellulaire ?

32 – légendez ces différents dessins

33 – Comment décririez-vous ce qu'il arrive aux chromosomes de ces cellules ?

34 – Dans cet exemple, le nombre de chromosomes est-il conservé, ou bien est-il divisé par deux à chaque division cellulaire ?



4 — Le schéma ci-dessus représente deux modes de reproduction des cellules.

41 — Nommez-les et légendez ces schémas.

42 — Comparez ces deux modes de reproduction au niveau de la répartition des gènes.

43 — Les schémas f, g et h ne tiennent pas compte d'un phénomène bien particulier. Quel est ce phénomène et quelle est son importance ?

5 — Tout est lié

Dans son livre, Morgan insiste sur la notion de groupe de liaison : certains caractères sont plus fréquemment présents ensemble, dans la descendance des croisements, que d'autres.

51 — Qu'est-ce qui pourrait expliquer, au niveau cellulaire, une telle association de caractères ?

521 —Si l'on veut avoir une bonne probabilité d'observer des caractères liés, faut-il réaliser des croisements chez des espèces qui possèdent un grand nombre de chromosomes, ou qui en possèdent peu ? Expliquer votre raisonnement.

522 —La mouche *Drosophila melanogaster*, utilisée par Morgan, comporte 8 chromosomes. Le pois, utilisé par Mendel, 22. Les résultats obtenus par ces scientifiques corroborent-ils votre réponse ? Expliquez pourquoi.

6 — Tous ensemble, tous ensemble...

Dès le début de son livre, Morgan note (p.5) : « *En 1906, Bateson et Punnett ont fait la découverte de la liaison des caractères, qu'ils ont appelés couplage gamétique. Ils ont constaté que quand un pois lisse avec des facteurs de fleurs violettes et de longs grains de pollen a été croisé avec un pois avec des facteurs de fleurs rouges et de grains de pollen ronds, les deux facteurs qui proviennent du même parent ont tendance à être hérités ensemble. C'était ici le premier cas qui a donné le genre de résultat qui était attendu si les facteurs étaient dans les chromosomes, bien que cette relation n'ai pas été soulignée à l'époque.* »

61 —Quel est le terme moderne qui correspond au mot « facteur » employé dans ce texte de 1915 ?

62 —« *C'était ici le premier cas qui a donné le genre de résultat qui était attendu si les facteurs étaient dans les chromosomes* ». Expliquez donc pourquoi .

7 — Cytoplasme ou noyau ?

À l'époque de Morgan (1915), certains scientifiques ne sont pas persuadés que c'est le noyau qui contient les éléments héréditaires. Pour les persuader, Morgan cite les résultats d'une expérience de Theodor Boveri : « *Boveri a montré, au moyen de l'ingénieuse comparaison suivante, que les résultats doivent être attribués aux chromosomes plutôt qu'au cytoplasme. Des ovules normaux ont été divisés en fragments, les morceaux nucléés ont été fécondés avec le sperme d'autres espèces, et ces fragments, de la moitié du volume de l'ovule normal, ont été isolés. Comme on le sait, de tels fragments se développent en larves complètes, dont les noyaux auront la teneur habituelle en chromatine. Le cytoplasme de l'ovule est, cependant, réduit de moitié. Néanmoins, les larves ne manifestent aucune inclinaison vers le côté paternel, bien que ces larves, comme toutes les larves obtenues à partir de fragments, soient souvent plus simples que la normale.* »

71 —À partir de ce texte, réalisez une suite de schémas décrivant l'expérience de Boveri et ses résultats.

72 —Expliquez en quoi les résultats obtenus favorisent l'hypothèse faisant du noyau le support, ou le contenant, des caractères héréditaires.

8 – Chromosomes invisibles

Pour pouvoir affirmer que les chromosomes étaient les porteurs des gènes, il fallait montrer qu'ils sont des structures stables, qui se perpétuent, au cours des divisions de cellule en cellule, mais un problème se posait : en dehors des périodes de division cellulaire, où les chromosomes sont visibles, ils semblent disparaître dans le noyau. Comment montrer, en 1915*, que les chromosomes qui réapparaissent au moment de la division cellulaire sont les « mêmes » que ceux qui avaient disparu à la fin de la division ayant donné naissance à la cellule ?

Morgan aborde ce problème de la façon suivante : « *Dans quelques cas, certains observateurs croient qu'ils ont même été en mesure de distinguer les chromosomes pendant la période de repos des cellules, mais ces observations doivent être considérées avec une certaine prudence. Dans de nombreux animaux et dans certaines plantes, les chromosomes sont de tailles et formes très différentes, et la plupart, voire la totalité d'entre eux, peuvent être identifiés à chaque division. On constate que les relations entre leurs tailles relatives se maintiennent tout au long de l'intégralité des divisions des cellules.* »

81 —À la lumière de vos (immenses) connaissances, que pouvez-vous penser des observateurs qui pensent avoir vu les chromosomes « *pendant la période de repos de cellules* » ? La prudence du commentaire de Morgan vous semble-t-elle alors justifiée ?

82 —Morgan donne un argument pour prouver que les chromosomes sont des structures stables. Expliquez son raisonnement.

83 Dans la suite du texte, Morgan note : « *Bien que cette observation (celle de la question précédente) semble à première vue démontrer que les chromosomes sont des structures qui se perpétuent elles-mêmes en préservant leur identité, il pourrait toutefois être maintenu (en fait, il a été maintenu) que chaque espèce possède son propre cytoplasme particulier, à partir duquel les chromosomes, étant d'un nombre et d'un genre particulier, se cristallisent, pour ainsi dire, de nouveau avant chaque division cellulaire. Cette conception n'est toutefois pas compatible avec l'observation suivante. Chez *Metapodius*** (insecte de la famille des punaises), Wilson a découvert que les individus peuvent différer au niveau d'un chromosome particulier qu'il a appelé le chromosome *m*. Alors que les individus normaux ont une paire de chromosomes *m*, un individu possédait trois *m* ; mais toutes les cellules d'un individu donné en possèdent le même nombre. Ces chromosomes fournissent un fort soutien à la continuité des chromosomes ; car quel que soit leur nombre dans un individu lors de la fécondation, ce nombre de chromosomes est conservé à travers toutes les générations ultérieures de cellules. La même chose est vraie, bien entendu, pour les chromosomes sexuels.* »

Quelle est l'objection soulevée par ceux qui ne croient pas au rôle des chromosomes (formulez là selon vos propres termes) ? En quoi les nouvelles observations citées par Morgan permettent-elles de lever cette objection ?

* *Il est indispensable de prendre en compte le fait qu'à cette époque toutes les techniques modernes de « marquage » d'un chromosome, ou a fortiori d'un gène, n'existaient pas...*

* * Edmund B. Wilson. Note on the Chromosome-Groups of *Metapodius* and *Banasa*. Biological Bulletin Vol. 12, n° 5 (avril 1907), pp. 303-313 — disponible ici : http://www.jstor.org/stable/1535680?seq=1#page_scan_tab_contents

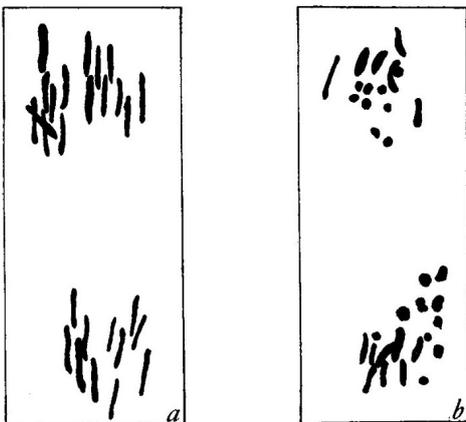
9 – Hybrides.

Afin de prouver que les chromosomes sont des structures stables, même s'ils deviennent invisibles entre les périodes de division des cellules, Morgan utilise le résultat de nombreuses expériences réalisées par d'autres scientifiques.

Ici, il résume des travaux portant sur des hybrides de deux espèces d'actinoptérygiens. Le schéma ci-dessous représente uniquement le dessin des chromosomes visibles lorsqu'une cellule de l'embryon du poisson hybride se divise. En a (à gauche), il s'agit d'une division cellulaire dans un embryon non hybride, le sperme de l'espèce *Fundulus*

ayant fécondé un ovule de la même espèce.

En b (à droite), les chromosomes visibles lors de la division d'une cellule embryonnaire provenant de la fécondation d'un ovule de *Fundulus* par du sperme de l'espèce *Ctenolabrus*. Point important : les chromosomes de *Ctenolabrus* sont beaucoup plus petits que ceux de *Fundulus*, qui sont, eux, allongés.



91 — Quel est l'intérêt du document a ? Quel nom lui donne-t-on ?

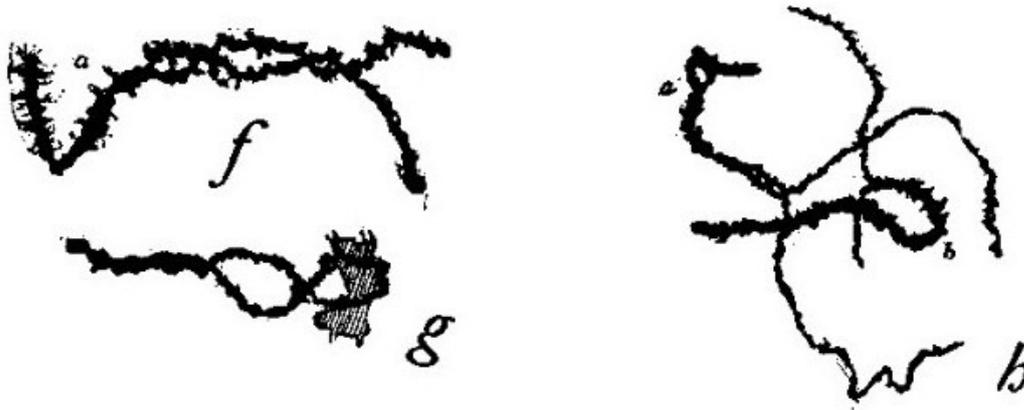
92 — Quelle particularité de la reproduction des actinoptérygiens rend l'expérience décrite possible et facilement réalisable ?

93 — En quoi les résultats obtenus renforcent-ils l'opinion de Morgan sur la permanence des chromosomes à travers les générations successives de cellules ?

10 – Salamandres

Pour démontrer l'importance des chromosomes dans l'hérédité, Morgan étudie leur devenir lors de la formation des gamètes. Il utilise pour cela les travaux de Janssens, et précise « *La salamandre *Batrachoseps attenuatus* fourni un des meilleurs modèles pour l'étude de la maturation des cellules germinales du mâle.* » Il précise ensuite : « *Les chromosomes commencent à émerger sous la forme de longs filaments minces (...) Comme ils se réunissent par paires, ces minces filaments semblent souvent être étroitement tordus l'un autour de l'autre, en commençant par l'extrémité où ils se*

sont tout d'abord rapprochés l'un de l'autre. Les détails de l'union des filaments sont présentés en outre en f, g, h. Comme ils s'unissent, ils se contractent jusqu'à ce qu'ils soient sous la forme d'un filament plus épais. »

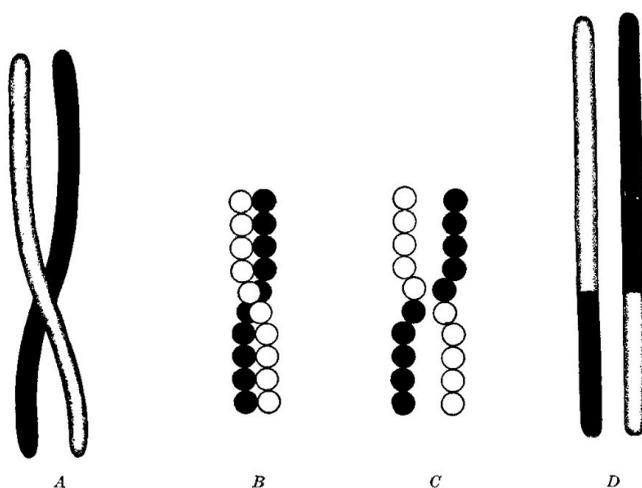


10-1 Quels sont les gamètes dont on étudie ici la formation ?

10-2 Cette « union des filaments », quel nom lui donneriez vous en utilisant le vocabulaire moderne ? Morgan en fait la condition principale de la répartition des chromosomes, et donc des gènes, dans les gamètes. Expliquez donc son raisonnement.

11 – Schéma sans titre

Le schéma suivant décrit un évènement survenant lorsque les chromosomes, lors de la formation des gamètes, sont étroitement entremêlés, et que Morgan décrit en ces termes : « au cours des phases par lesquelles passent les chromosomes pendant les stades de maturation, il existe une opportunité pour un échange de morceaux entre eux. La recherche en génétique montre très clairement que ces échanges ont lieu »



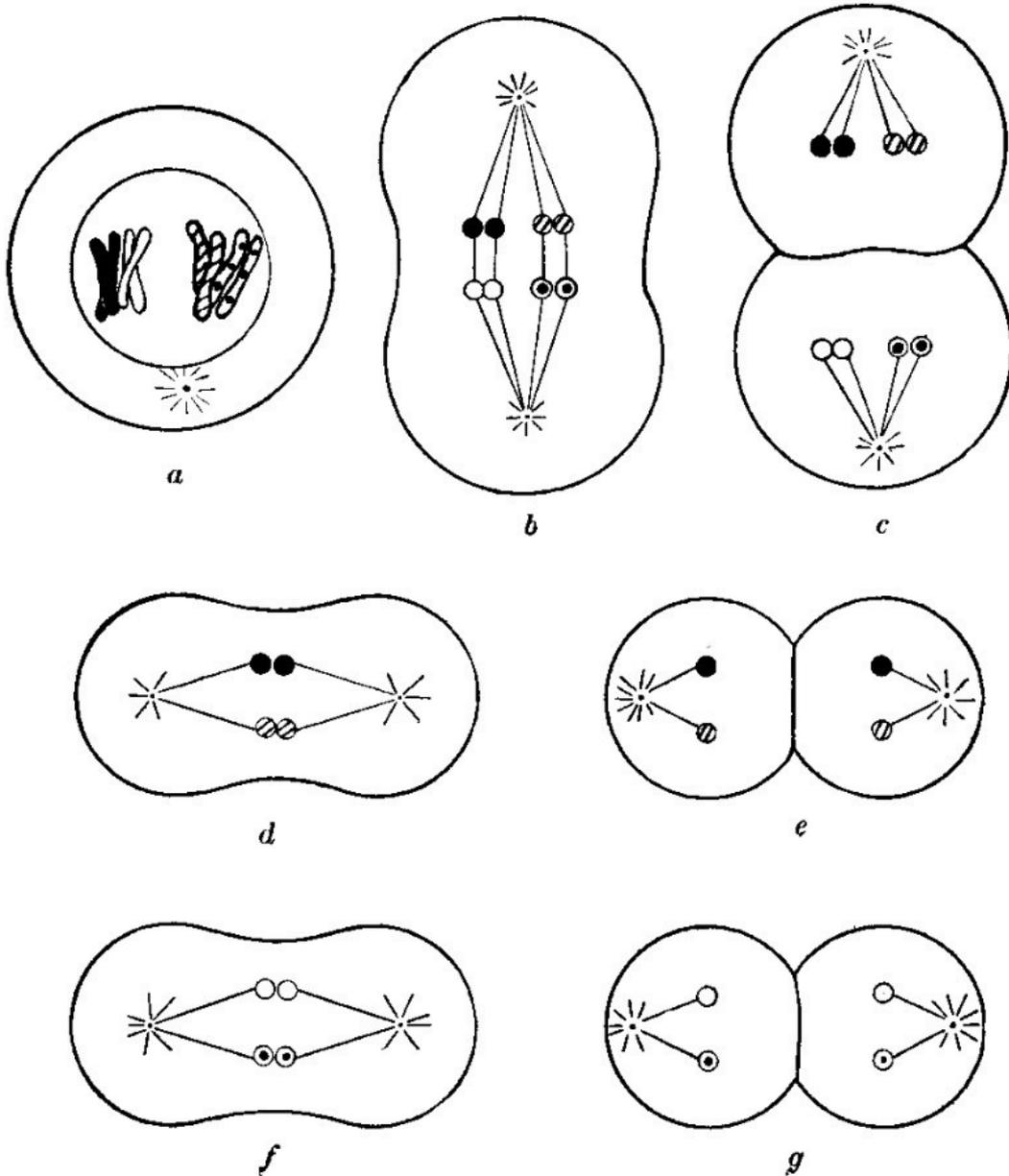
11— Quel est le nom de cet évènement ?

12 –Titrez et légendez le schéma afin qu'il soit plus clair.

13 –Morgan insiste sur la très grande importance de cet évènement. Expliquez donc ses conséquences pour la transmission des gènes.

12 — Légende

Voici un schéma décrivant une division cellulaire (Fig. 45 du livre de Morgan) :



12-1 Combien de chromosomes possède la cellule mère a ? Combien en possèdent les cellules filles en e et g ? Quel est donc le nom de ce genre de division ? Quelles sont les cellules qui se reproduisent de cette façon ?

12-2 Titrez et légendez ce schéma. Coloriez d'une même couleur les cellules appartenant à la même génération.

12-3 Parmi ces 7 schémas, quel est celui qui correspond à la période où se produisent les crossing-over ? Expliquez votre réponse.

13 – Couper - coller

Dans son livre de 1915, dans le chapitre consacré au crossing-over, Morgan note : « Notre travail a montré positivement qu'il existe une tendance pour de grandes sections des chromosomes à s'échanger chaque fois qu'un crossing-over se produit. Une autre idée qui est susceptible d'être proposée à cet égard a également été réfutée par les éléments de preuve mis en évidence chez la drosophile. On peut supposer qu'à un stade de repos les chromosomes sont morcelés, et que les fragments se réunissent à nouveau avant la prochaine période de division. Les groupes de liaison entre gènes seraient alors liés à la probabilité des fragments restants intacts, etc. Mais si les chromosomes se fragmentaient complètement en leurs éléments constitutifs à chaque période de repos, il n'y aurait alors aucune explication quant à la raison pour laquelle les facteurs d'un groupe restent ensemble dans des sections (...). Si l'on suppose que les chromosomes ne se brisent qu'une ou deux fois, et que ce lien représente ce qui reste ensemble sur les morceaux, on est alors forcé de croire que la rupture est la même dans les deux membres d'une paire, bien que totalement variable dans des cellules différentes ; car autrement la réunion des fragments aboutirait à la duplication ou la perte de pans entiers des chromosomes, et tout ordre serait bientôt perdu. »

13-1 Quelle objection a été faite à la possibilité des crossing-over? Comment a-t-elle été réfutée ? Vous rédigez vous même vos réponses sans recopier des morceaux du texte.

13-2 Résumez le texte ci-dessus au moyen de plusieurs schémas, décrivant les différentes possibilités envisagées.

13-3 A la lumière des connaissances actuelles, que pensez vous de la dernière phrase de ce texte ?

14 – Le cytoplasme est-il un des supports de l'hérédité ?

À la p.135 de son livre de 1915, Morgan examine la possibilité d'une hérédité liée au cytoplasme : « L'interprétation de l'hérédité mendélienne sur une base chromosomique n'exclut en aucun cas la possibilité qu'il puisse y avoir d'autres formes de transmission dépendant d'autres matériaux cellulaires. Bien que le cytoplasme soit essentiel pour le développement de l'organisme, et est transmis par l'ovule à chaque nouvelle génération, ses matériaux ne se perpétuent pas eux-mêmes inchangés comme les chromosomes, et ne sont donc pas vraiment héréditaires. Il y a, cependant, certains éléments apportés par le cytoplasme (...) qui, comme la chromatine, sont capables de croître et de se diviser, et donc pourraient avoir le pouvoir de se perpétuer indéfiniment par eux même de façon inchangée. Ces organites pourraient non seulement produire des produits passifs, comme l'amidon ou des pigments, mais aussi des enzymes actives qui, en interaction avec d'autres produits du développement, seraient susceptibles de déterminer les caractéristiques de l'espèce. »

14-1 - Quels sont donc ces éléments cytoplasmiques « capables de croître et de se diviser » ? Contiennent-ils des gènes ? Peuvent-ils les transmettre ?

14-2 - A la lumière de vos connaissances actuelles, que peut-on penser de la dernière phrase de ce texte ?

15 – L'étrange M. Correns

Morgan relate une expérience réalisée par le botaniste Carl Franz Joseph Erich Correns :

*« Un cas d'hérédité cytoplasmique a été décrit par Correns chez la Belle de nuit, *Mirabilis jalapa*. Il existe une variété dont les feuilles sont mêlées de vert et de blanc, mais certaines branches peuvent avoir des feuilles entièrement vertes, d'autres branches ne peuvent avoir que des feuilles blanches. Si les fleurs des branches vertes sont autofécondées, les jeunes plantes sont vertes. Si les fleurs des branches blanches sont autofécondées, la descendance possède des feuilles blanches, et ces plantes périssent par manque de chlorophylle. Pour les branches de couleurs mêlées, la descendance peut être verte, mêlée, ou blanche.*

Quand un croisement est fait entre les fleurs portées par les branches qui sont différentes, l'héritage est purement maternel. Par exemple, si le pistil d'une branche blanche est fécondé avec le pollen d'une branche purement verte, seuls des descendants à feuilles blanches sont obtenus. Le croisement réciproque, le pistil d'une branche verte fécondé avec le pollen d'une branche blanche, donne une descendance verte seulement, et qui reste verte pour toutes les générations suivantes.

Correns souligne que ces résultats peuvent être interprétés si le blanchiment est causé par une sorte de maladie qui est transportée par le cytoplasme. Le cytoplasme de l'ovule transmet la maladie à la génération suivante. Comme le pollen ne rapporte pas de cytoplasme, la maladie ne se transmet pas par le côté masculin. »

15-1 Ce texte serait avantageusement accompagné par un schéma décrivant les expériences réalisées et leurs résultats. Réalisez donc ce schéma, titré et légendé comme il se doit.

15-2 L'interprétation donnée par Correns vous semble-t-elle plausible ? Expliquez votre réponse.

15-3. À quoi est due la couleur des feuilles ?

15-4. Proposez une autre hypothèse que celle de Correns permettant d'expliquer les résultats obtenus. Votre hypothèse devra se baser sur la possibilité, ou non, d'une hérédité liée au cytoplasme, où à ce qu'il contient.

16 – Correspondances

Le sixième chapitre du livre de T. Morgan sur la génétique, paru en 1915, s'intitule « *Correspondance entre la répartition des chromosomes et des facteurs génétiques* ». Il y note : « *L'attention a été attirée sur le fait que les facteurs pairs sont répartis de la même façon que le sont les chromosomes homologues, et que les facteurs qui sont assortis de façon indépendante sont distribués de la même manière que les chromosomes non homologues. (...) Non seulement les paires de facteurs sont assorties indépendamment, comme le sont les chromosomes, mais chez la Drosophile, où l'on a déterminé le nombre de groupes de facteurs indépendants, on a découvert que ce nombre est identique à celui des paires de chromosomes. De plus, même les tailles relatives des groupes, déterminées par le nombre des facteurs qu'ils contiennent et par la fréquence de leurs crossing-over, sont les mêmes que celles des chromosomes. Enfin, la distribution des facteurs à l'intérieur de n'importe quel groupe est précisément celle que réclame l'hypothèse chromosomique* ».

16-1 En 1915, on utilisait couramment le mot « facteur » à la place d'un autre, utilisé largement de nos jours. Lequel ?

16-2 Ce texte établit plusieurs parallèles entre distribution des chromosomes et distribution des « facteurs ». Lesquels ?

16-3 Quelles particularités génétiques de la mouche drosophile ont permis d'obtenir relativement facilement les résultats mentionnés par Morgan dans ce texte ? En quoi ces résultats favorisent-ils l'hypothèse selon laquelle les chromosomes sont les « porteurs » des gènes ?

17 – L'origine du sexe

En 1891, Hermann Henking, en étudiant la spermatogenèse chez le gendarme (la punaise rouge...), constate que les spermatozoïdes qui se forment reçoivent soit 11 chromosomes, soit 11 chromosomes + un « *élément chromatique particulier* ». Comme il ignore ce qu'est cet élément particulier, il lui donne le nom traditionnel de l'inconnu en mathématiques, X. Un peu plus tard, Mc Clung et Sutton montrent que cet « élément X » est bien un chromosome. Comme il est présent dans 50 % des spermatozoïdes, ils proposent qu'il détermine le sexe... masculin !

17-1 A votre avis, pourquoi Sutton et Mc Clung ont-ils pensé que le chromosome X correspondait au sexe mâle ?

17-2 Nettie Stevens, une ancienne étudiante de Morgan, étudiant la spermatogenèse des scarabées, montre en 1905 que les cellules des femelles contiennent 20 grands chromosomes, et celles des mâles 19 gros et un minuscule chromosome supplémentaire. Du coup, elle note que ce mini-chromosome « *détermine le sexe mâle* ». En suivant l'alphabet, Wilson nommera « Y » ce mini chromosome. Pourtant, ce même Wilson, spécialiste incontesté de la biologie cellulaire, écrit après la découverte de

Stevens: « *il est probable que la différence entre les ovules et les spermatozoïdes est d'abord due à des différences de degré ou d'intensité dans l'activité des groupes de chromosomes des deux sexes plutôt qu'à une différence de nature entre chromosomes* ».

Pourquoi Wilson avait-il tant de mal à croire à la détermination du sexe par les chromosomes X et Y ? En quoi la découverte de Stevens a-t-elle été fondamentale ?

17-3 La plupart des chercheurs ont utilisé la spermatogenèse, et non l'ovogenèse, pour suivre la répartition et le devenir des chromosomes. Pourquoi ont-ils fait ce choix ?

18 – La critique est aisée ...

En 1916, William Bateson, généticien célèbre, n'acceptait qu'avec beaucoup de réticence l'idée que les gènes étaient des morceaux de chromosome. Voici ce qu'il écrivit dans une critique du livre de Morgan The mechanism of the Mendelian heredity

: « *il est inconcevable que des particules de chromatine ou de toute autre substance, quelle que soit sa complexité, puisse posséder les pouvoirs qui doivent être assignés aux gènes. (...) L'hypothèse que des particules de chromatine, que l'on ne peut distinguer l'une de l'autre et homogènes pour tous les tests connus, puissent par leur nature matérielle donner toutes ses propriétés à la vie dépasse le champ du matérialisme le plus extrême.* »

18-1 En quoi les travaux de Morgan pouvaient ils susciter une telle critique ?

18-2 A la lumière des connaissances actuelles, que penser des arguments de Bateson et de ses objections ?

18-3 A la fin de sa critique, Bateson conclut ainsi : « *Même le plus sceptique des lecteurs ne peut pas considérer le travail sur les drosophiles sans être emporté par l'admiration envers le zèle et la rigueur avec lesquels ils ont été conduits, et pour la grande extension qu'ils représentent pour la connaissance en génétique, supérieure à tout ce qui a été réalisé par ailleurs depuis les expériences de Mendel lui-même.* »

Comment relier logiquement cette conclusion avec le reste de la critique ? À quoi se résume la principale difficulté ressentie par Bateson, sa différence avec Morgan ? Cette difficulté fait-elle partie de la démarche scientifique ? Vous expliquerez vos raisonnements.

ANNEXE

Textes anglais originaux

From ancient times heredity has been looked upon as one of the central problems of biological philosophy. It is true that this interest was largely speculative rather than empirical. But since Mendel's discovery of the fundamental law of heredity in 1865, or rather since its re-discovery in 1900, a curious situation has begun to develop. The students of heredity calling themselves geneticists have begun to draw away from the traditional fields of zoology and botany, and have concentrated their attention on the study of Mendel's principles and their later developments. The results of these investigators appear largely in special journals. Their terminology is often regarded by other zoologists as something barbarous,—outside the ordinary routine of their profession. The tendency is to regard genetics as a subject for specialists instead of an all-important theme of zoology and botany. No doubt this is but a passing phase ; for biologists can little afford to hand over to a special group of investigators a part of their field that is and always will be of vital import. It would be as unfortunate for all biologists to remain ignorant of the modern advances in the study of heredity as it would be for the geneticists to remain unconcerned as to the value for their own work of many special fields of biological inquiry. What is fundamental in zoology and botany is not so extensive, or so intrinsically difficult, that a man equipped for his profession should not be able to compass it. In the following pages we have attempted to separate those questions that seem to us significant from that which is special or merely technical. We have, of course, put our own interpretation on the facts, and while this may not be agreed to on all sides, yet we believe that in what is essential we have not departed from the point of view that is held by many of our co-workers at the present time. Exception may perhaps be taken to the emphasis we have laid on the chromosomes as the material basis of inheritance. Whether we are right here, the future—probably a very near future — will decide. But it should not pass unnoticed that even if the chromosome theory be denied, there is no result dealt with in the following pages that may not be treated independently of the chromosomes; for, we have made no assumption concerning heredity that cannot also be made abstractly without the chromosomes as bearers of the postulated hereditary factors. Why then, we are often asked, do you drag in the chromosomes? Our answer is that since the chromosomes furnish exactly the kind of mechanism that the Mendelian laws call for; and since there is an ever-increasing body of information that points clearly to the chromosomes as the bearers of the Mendelian factors, it would be folly to close one's eyes to so patent a relation. Moreover, as biologists, we are interested in heredity not primarily as a mathematical formulation but rather as a problem concerning the cell, the egg, and the sperm.

T. H. M.

MENDELIAN SEGREGATION AND THE CHROMOSOMES

Mendel's law was announced in 1865. Its fundamental principle is very simple. The units contributed by two parents separate in the germ cells of the offspring without having had any influence on each other. For example, in a cross between yellow-seeded and green-seeded peas, one parent contributes to the offspring a unit for yellow and the other parent contributes a unit for green. These units separate in the ripening of the germ cells of the offspring so that half of the germ cells are yellow bearing and half are green bearing. This separation occurs both in the eggs and in the sperm.

Mendel did not know of any mechanism by which such a process could take place. In fact, in 1865 very little was known about the ripening of the germ cells. But in 1900, when Mendel's long-forgotten discovery was brought to light once more, a mechanism had been discovered that fulfill exactly the Mendelian requirements of pairing and separation.

The sperm of every species of animal or plant carries a definite number of bodies called chromosomes. The egg carries the same number. Consequently, when the sperm unites with the egg, the fertilized egg will contain the double number of chromosomes. For each chromosome contributed by the sperm there is a corresponding chromosome contributed by the egg, i.e., there are two chromosomes of each kind, which together constitute a pair.

When the egg divides (Fig. 1, a-d), every chromosome splits into two chromosomes, and these two daughter chromosomes then move apart, going to opposite poles of the dividing cell (Fig. 1, c). Thus each daughter cell (Fig. 1, d) receives one of the daughter chromosomes formed from each original chromosome. The same process occurs in all cell divisions, so that all the cells of the animal or plant come to contain the double set of chromosomes.

The germ cells also have at first the double set of chromosomes but when they are ready to go through the last stages of their transformation into sperm or eggs the chromosomes unite in pairs (Fig. 1, e). Then follows a different kind of division (Fig. 1, f) at which the chromosomes do not split but the members of each pair of chromosomes separate and each member goes into one of the daughter cells (Fig. 1, g, h). As a result each mature germ cell receives one or the other member of every pair of chromosomes and the number is reduced to half. Thus the behavior of the chromosomes parallels the behavior of the Mendelian units, for in the germ cells each unit derived from the father separates from the corresponding unit derived from the mother. These units will henceforth be spoken of as factors; the two factors of a pair are called allelomorphs of each other. Their separation in the germ cells is called segregation.

Fig. 1.—In the upper line, four stages in the division of the egg (or of a body cell) are represented. Every chromosome divides when the cell divides. In the lower line the "reduction division" of a germ cell, after the chromosomes have united in pairs, is represented. The members of each of the four pairs of chromosomes separate from each other at this division.

The possibility of explaining Mendelian phenomena by means of the maneuvers of the chromosomes seems to have occurred to more than one person, but Sutton was the first to present the idea in the form in which we recognize it today. Moreover, he not only called attention to the fact above mentioned, that both chromosomes and hereditary factors undergo segregation, but showed that the parallelism between their methods of distribution goes even further than this. Mendel had found that when the inheritance of more than one pair of factors is followed, the different pairs of factors segregate independently of one another. Thus in a cross of a pea having both green seeds and tall stature with a pea having yellow seeds and short stature, the fact that a germ cell receives a particular member of one pair (e.g., yellow) does not determine which member of the other pair it receives; it is as likely to receive the tall as the short. Sutton pointed out that in the same way the segregation of one pair of chromosomes is probably independent of the segregation of the other pairs.

It was obvious from the beginning, however, that there was one essential requirement of the chromosome view, namely, that all the factors carried by the same chromosome should tend to remain together. Therefore, since the number of inheritable characters may be large in comparison with the number of pairs of chromosomes, we should expect actually to find not only the independent behavior of pairs, but also cases in which characters are linked together in groups in their inheritance. Even in species where a limited number of Mendelian units are known, we should still expect to find some of them in groups.

In 1906 Bateson and Punnett made the discovery of linkage, which they called gametic coupling. They found that when a sweet pea with factors for purple flowers and long pollen grains was crossed to a pea with factors for red flowers and round pollen grains, the two factors that came from the same parent tended to be inherited together. Here was the first case that gave the sort of result that was to be expected if factors were in chromosomes, although this relation was not pointed out at the time. In the same year, however, Lock called attention to the possible relation between the chromosome hypothesis and linkage.

In other groups a few cases of coupling became known, but nowhere had the evidence been sufficiently ample or sufficiently studied to show how frequently coupling occurs. Since 1910, however, in the fruit fly, *Drosophila ampelophila*, a large number of new characters have appeared by mutation, and so rapidly does the animal reproduce that in a relatively short time the inheritance of more than a hundred characters has been studied. It became evident very soon that these characters are inherited in groups. There is one great group of characters that are sex linked. There are two other groups of

characters slightly greater in number. Finally a character appeared that did not belong to any of the other groups, and a year later still another character appeared that was linked to the last one but was independent of all the other groups. Hence there are four groups of characters in *Drosophila*. A partial list of these groups is given in the following table:

The four pairs of chromosomes of the female of *Drosophila* are shown in Fig. 2 (to the left). There are three pairs of large chromosomes and one pair of small chromosomes. One of the four is the pair of sex chromosomes (X chromosomes). In the male, Fig.2 (to the right), there are likewise three pairs of large chromosomes and a smaller pair. The two sex chromosomes in the male are here represented as differing from each other in shape.

Fig. 2.—Diagram of female and of male group (duplex) of chromosomes of Drosophila ampelophila showing the four pairs of chromosomes. The hook on the Y chromosome is a convention. The members of each pair are usually found together, as here.

In the diagrams the Y chromosome is represented as hook shaped, but this is intended only as a convention. It is true that in the case of non-disjunction where the Y chromosome has been transferred to the female it has this hook shape, but as yet it has not been possible to identify the Y chromosome as hook shaped in the male. Stevens' work had seemed to show that the X chromosome is attached to another chromosome and that there is no Y chromosome.

In the earlier papers on *Drosophila* this relation of the chromosomes was assumed to be correct and the female was represented as XX and the male as XO. In *Drosophila*, then, there is a numerical correspondence between the number of hereditary groups and the number of the chromosomes. Moreover, the size relations of the groups and of the chromosomes correspond. The method of inheritance of the factors carried by these chromosomes will now be considered more in detail.

THE CHROMOSOMES AS BEARERS OF HEREDITARY MATERIAL

The evidence in favor of the view that the chromosomes are the bearers of hereditary factors comes from several sources and has continually grown stronger, while a number of alleged facts, that seemed opposed to this evidence, have either been disproven, or else their value has been seriously questioned. We propose now to examine in some detail the observations and experiments that bear on the chromosome theory of heredity.

The Evidence from Embryology

Relating to the Influence of the chromosomes on Development

It has been argued that since the sperm transmits equally with the egg, and since only the sperm head, consisting of the nucleus, enters the egg, inheritance is only through the nucleus. But it must be admitted that around the entering sperm nucleus there may be a thin enveloping protoplasm, which, however scanty, might suffice to transmit certain cytoplasmic factors. Moreover, while the tail of the sperm appears in some cases to be left outside the egg, in other cases it appears to enter and to be absorbed.

Behind the head of the spermatozoon, and at the base of the tail, there is a middle piece which contains a derivative of the old centriole or division center. Since the centrosome carried by the sperm has been found in some forms to give rise to the new centrosomes that occupy the poles of the first cleavage spindle of the egg, it may appear that a paternal contribution can come about in this way. It is true that the continuity of the centrosome of the sperm with that of the dividing egg has been disputed in some forms; but it is difficult to prove that the sperm centrosome is lost, even though it may disappear owing to loss of staining power.

The nucleus contains a sap which is probably of cytoplasmic origin. The presence of this sap may again be appealed to by those who do not accept the chromosomes as the bearers of heredity, as a weak link in the evidence. It is true that the nuclear sap appears to be squeezed out of the nucleus of the sperm head, leaving a compact and apparently solid mass of chromatin, yet its complete elimination can not be proved. Hence, while those who favor chromosomal transmission find in the facts of normal fertilization strong indications favorable to that view, yet it is also true that those who are inclined to dispute this view find several loopholes in the argument of their opponents.

The importance of the nucleus in heredity has further been shown by experiments of Bierens de Haans, Herbst, and Boveri on giant eggs of sea urchins fertilized by sperm of another species. The hybrid larvæ produced when normal eggs of one species are fertilized by sperm of the other species are intermediate in character between the two parental types of larvæ; while those from giant eggs of the same species fertilized by sperm of the other, also intermediate, incline more to the maternal side. The nucleus of the

giant egg is double the size of that of the normal egg and according to Bierens de Haans the chromosomes are also double in number. Consequently, the amount of maternal chromatin should be double that introduced by the sperm, and might produce a corresponding influence on the hybrid character. But since in these giant eggs the cytoplasm is also doubled, it is not evident that the results are due to the chromosomes rather than to the cytoplasm. By means of the following ingenious comparison Boveri has shown that the results must be ascribed to the chromosomes rather than to cytoplasm. Normal eggs were broken into fragments, the nucleated pieces were fertilized with the sperm of the other species, and those fragments of half the volume of the normal egg were isolated. As is known, such fragments develop into whole larvæ, whose nuclei will have the usual chromatin content. The egg cytoplasm is, however, reduced to half. Nevertheless the larvæ did not incline to the paternal side, although these larvæ, like all larvæ from fragments, were often simpler than the normal. Hence since a relative decrease in the amount of cytoplasm does not here affect the character of the larvæ, it is rational to suppose that an increase such as is present in the giant eggs likewise produces no such effects as observed in the larvæ. At the same time, normal eggs were cross fertilized and in the two-cell stage the blastomeres were separated. The contributions by the two parents were relatively the same as in the normal egg. These larvæ were like those from egg fragments, and serve as a control of those larvæ in so far as they bear on the question of how far size alone may affect the result. Moreover, in them, the relation of the chromosomes to the cytoplasm is the same as in the normal egg (whether the sperm does or does not bring in cytoplasm). Hence, since the amount of cytoplasm is shown to have no influence on the character of these larvæ, there is no reason for supposing that it had any influence in the case of the giant eggs.

Boveri's studies upon dispermic fertilization of the egg of the sea urchin bear directly upon the question at issue. He found that when two sperm simultaneously enter the same egg, each brings in a centrosome, so that a tetra- or tri-polar spindle is formed for the first division, as shown in Fig. 37. Instead of a double set of chromosomes, as in normal fertilization, there are three sets. At the first division, the chromosomes are irregularly distributed upon the multipolar spindles. In consequence, some cells may get one of each kind of chromosome, while other cells may get less than a full complement (Fig. 38).

These dispermic eggs almost always give rise to abnormal embryos, as several observers have recorded. The result can best be attributed to the irregular distribution of qualitatively different chromosomes; only those embryos in which each cell has a full complement developing normally.

Fig. 37.—Dispermic fertilization of egg of sea urchin. The four centrosomes cause an unequal distribution of the fifty-four chromosomes, leading at the first division to four cells which contain different numbers of chromosomes.

Boveri's evidence went still further, for he separated the first cleavage cells of these dispermic eggs and followed their history. Some of them gave rise to perfect dwarf larvæ. The number of normal embryos was small, but was that expected on the chance distribution of the chromosomes, for we should expect to find in a few cases an isolated cell that contained a full complement of chromosomes and from such a cell a normal embryo would be formed. The abnormality in development of the rest of the isolated cells was not due to any harmful effect caused by isolation, for it had been shown by Driesch and others that when the first two cells of a sea-urchin egg that has been normally fertilized are separated, each forms a perfect embryo. Such cells, although containing only half the cytoplasm, contain a full set of chromosomes. The difference, therefore, between these cells and isolated cells from dispermic eggs would seem to be due mainly to their different chromosomal contents.

Fig. 38.—Diagram to show five combinations of chromosomes resulting from the first division of dispermic eggs, in which either each cell gets one complete set of chromosomes, c; or three cells get a full set, b; or two cells, c; or one cell, d; or none of the four cells, e, get a full set. (After Boveri.)

Further evidence in favor of the chromosomal hypothesis is found in certain cases of hybrids between species of sea urchins. The best analyzed cases are those that Baltzer has worked out. Crosses were made between four species of sea urchins; one such cross will serve as an example (Fig. 39). The eggs of *Sphærechinus* were fertilized by the sperm of *Strongylocentrotus*. The division of the chromosomes proceeded in normal manner,

FIG. 39.—1 and 1a, chromosomes in the first normal cleavage spindle of Sphærechinus; 2, equatorial plate of two-oell stage of same; 3 and 3a, spindles of two-cell stage of egg of hybrid of Sphærechinus by Strongylocentrotus; 4 and 4a, same, equatorial plates; 5 and 5a, hybrid of Strongy-locentrotus by Sphærechinus cleavage spindle in telophase; 6, next stage of last; 7, same, two-cell stage; 8, same, later; 9, same, four-cell stage; 10, same, equatorial plate in two-cell stage (22 chromosomes); 11, same, from later stage, 24 chromosomes. (After Baltzer.)

The pluteus that developed was intermediate in character; or at least showed peculiarities both of the maternal and of the paternal types. The reciprocal cross was made by fertilizing the eggs of *Strongylocentrotus* with the sperm of *Sphærechinus*. At the first cleavage of the egg some of the chromosomes divide normally, while other chromosomes remain inactive and finally become scattered in the region between the others that have retreated toward the poles. When the division is completed the belated chromosomes are found to be excluded from the daughter nuclei. They appear irregular in shape and show signs of degeneration. At the next division of the egg they may still be found, but they are lost later, and seem to take no part in the development. The difference between this and the other cross seems directly caused by the differences observed in the behavior of the chromosomes.

A count of the chromosomes in the hybrid embryos shows about twenty-one chromosomes. The maternal nucleus contained eighteen. It appears that only three of the paternal chromosomes have taken a regular part in the development—fifteen of them must have degenerated in the way described above. The hybrid embryos that developed were often abnormal; the few that developed as far as plutei were apparently entirely maternal in character. Since the reciprocal cross proves that the maternal characters are not dominant, the most reasonable interpretation is that, although the foreign sperm had started the development, it had produced little or no effect on the character of the larvæ, and this absence of effect would seem most probably to be due to the elimination of most of the paternal chromosomes. It might possibly be maintained that the same kind of effect produced by the egg of *Strongylocentrotus* on the chromosomes of *Sphærechinus* is likewise produced on the protoplasm introduced by the sperm. But there is here, in contrast to the case for the chromosomes, no evidence of any abnormal cytoplasmic behavior which could account for the observed abnormal effect.

Tennent also has found that when the sea urchin *Toxopneustes* is crossed to *Hipponoé* no loss of chromatin occurs, and the larvæ are predominantly paternal, but in the reciprocal cross (*Hipponoé* by *Toxopneustes*) some of the chromatin is eliminated and the larvæ are more like the maternal type.

Some experiments by Herbst also have an important bearing on the question. The eggs of *Sphærechinus* were put into sea water to which a little valerianic acid had been added. This is one of the recognized methods of starting parthenogenetic development. After five minutes the eggs were taken out and put into pure sea water to which sperm of *Strongylocentrotus* was added. The sperm fertilized a few of the eggs. The eggs had already begun to undergo some of the changes that lead to development. The belated sperm failed to keep pace with the division so that the paternal chromosomes did not reach the poles of the egg before the egg chromosomes reformed their nuclei (Fig. 40). In consequence, the paternal chromosomes formed a nucleus of their own that came to lie in one of the cells formed by the division of the egg. As a result one cell had a maternal nucleus and the other had a double, paternal and maternal, nucleus. In later development the paternal nucleus became incorporated with the maternal nucleus of its cell. Embryos were found later, in the cultures, that were on one side maternal and on the other side hybrid in character and probably came from such half-fertilized eggs. It will be recalled that Baltzer has shown that when the cross is made in this direction both paternal and

Fig. 40. — 1, The chromosomes of the egg lie in the equator of the spindle, the chromosomes of the sperm at one side; 2, a later stage showing all of the paternal chromosomes lying at one side passing to one pole; 3 (to the right), later stage; the conditions are the same; there is also a supernumerary sperm in the egg (shown to the left, in another section); 4, same condition as last; 5, pluteus larva that is purely maternal on one side, and hybrid on the other. (After Herbst.) maternal chromosomes behave normally at each division. The conclusion follows with much plausibility that the absence of paternal characters on one side is due to the absence of paternal chromosomes on that side.

The Individuality of the Chromosomes

The view that the chromosomes are persistent as individual structures in the cell has steadily gained ground during the last twenty years. The process of karyokinetic or mitotic division by means of which at each cell division the halves derived from a lengthwise split of each chromosome are carried to opposite poles, so that a genetic continuity is maintained between corresponding chromosomes (and parts of chromosomes) in mother and daughter cells, has been found to be almost universal in both plants and animals. It is true that several instances have been described in which the nucleus simply pinches into two parts, and there can be little doubt that such cases occur; but no one has been able to show in a convincing way that cells which have once divided in this manner ever return to the regular process of karyokinetic division. Case after case of amitosis that has been described for the germ cells has been either disproven, or found to rest on faulty observation, or else to relate to cells like those of the egg coats that take no part in the germinal stream.

There are several observations that lead to the view, at present generally accepted, that the chromosomes retain their individuality from one cell division to the next. These may now be given.

During the resting stage the chromosomes spin out in such a way that they appear to form a continuous network in the nucleus. They can not be identified individually during this period. When the chromosomes again become visible, preparatory to the next division, it has been found by Boveri in *Ascaris*, which is particularly well suited for the study of this point, that in sister cells the configuration of the groups of chromosomes is the same (Fig. 41). The similarity of the sister cells would be expected had the chromosomes retained during the resting stage the same shape and size and relative location that they had at the end of the last division.

Fig. 41. — Four pairs of sister cells of Ascaris, in which the chromosomes are reappearing. Note the similarity of arrangement in the cells of each pair. (After Boveri.)

On no other view can we so readily understand the similarities between the sister cells; for, in other cells of these same embryos that are not sister cells, a great variety of arrangements is found, and no two arrangements are so nearly alike as are those that are found in cells that have separated from each other at the last division. In a few instances certain observers believe that they have even been able to distinguish resting period of the cells, but this must be received with some caution. In many animals and in some plants the chromosomes are of very different sizes and shapes, and many, or even all of them, can be identified at each division. It is found that these size relations hold throughout all divisions of the cells.

While this evidence appears at first sight to show that the chromosomes are structures that perpetuate themselves, preserving their identity, yet it might be maintained, in fact it has been maintained, that each species has its own peculiar protoplasm from which chromosomes of a particular kind and number are, as it were, crystallized out anew before each cell division. This point of view can not, however, be reconciled with the evidence that follows. In *Metapodius*, Wilson has found that individuals may differ in the particular chromosome that he calls the *m* chromosome. While the normal individuals have a pair of *m* chromosomes, one individual had three *m*'s; but all of the cells of any given individual have the same number. These chromosomes furnish strong support of the continuity of the chromosomes; for, in whatever number they enter the individual during fertilization, they retain that number throughout all the subsequent generations of cells. The same is true, of course, for the sex chromosomes.

Corroborative proof is found in certain hybrids, where the evidence is even more significant, because in such cases the chromosomes introduced by the male are, as it were, in a foreign medium. For example, Moenkhaus first pointed out that when the separate chromosomes throughout the whole the fish *Fundulus* is crossed to another fish, *Menidia*, the two kinds of chromosomes present in the fertilized egg can readily be distinguished in later divisions. Similar observations have been made for many other crosses (Fig. 42) by Morris, G. and P. Hertwig, Federley, Doncaster, Rosenberg, etc. Despite the fact that the paternal chromosomes are in a foreign medium they retain their characteristic size, form, and number.

Fig. 42. —a, Telophase, division of an embryonic cell of Fundulus; b, telophase, division of an embryonic cell of egg of Fundulus fertilized by sperm of Ctenolabrus. (After Morris.)

The embryos from these eggs are abnormal, and often die, not because chromosomes are eliminated but because the combination does not work out successfully. On the other hand, in hybrid embryos (studied by Herbst, Baltzer, and Tennent), in which paternal chromosomes are eliminated, they seem never to re-appear subsequently, while those not eliminated always re-appear at the next cell division. Other cases of the same sort are known.

In general it may be said that even an abnormal set of chromosomes, once established in a cell, tends to persist through all succeeding cell generations. This evidence indicates that the chromosomes are not mere products of the rest of the cell but are self-perpetuating structures.

The Chromosomes during the Maturation of the germs cells

On the most essential point concerning the maturation of the egg and sperm there is no dispute: the observed number of chromosomes is reduced to half. It is generally agreed that this lowering of the number is due to the union of similar chromosomes in

pairs, each chromosome derived from the father conjugating with the homologous chromosome derived from the mother. In cases where different chromosomes can be distinguished by their shape or size relations, the relations of these pairs correspond exactly to what they should be if like chromosomes conjugated.

When we come to consider how this union of chromosomes is brought about, there is much divergence of opinion, for the evidence is fragmentary or contradictory on almost every point. The reason for this uncertainty is clear: the stages at which the reduction in the number of the chromosomes takes place are extraordinarily difficult to interpret, because at this time the chromosomes are in the form of what seems to be a dense tangle of long threads. When this stage has been passed through, and the chromosomes are distinguishable again, the pairing has been completed. For any information that is worth while we have to rely on the best material available. It may be disputed which material is the best, but it will be generally conceded that a few types have shown themselves superior to others. The account of maturation that is here followed confines itself to two types—one for the male and the other for the female. These are selected cases, it is true, but they are those that give, in the opinion of the writers, two of the most complete accounts of these stages. The selection is admittedly not without bias, for these types can be most advantageously utilized to illustrate how crossing over can take place between the members of homologous pairs of chromosomes.

The salamander, *Batrachoseps attenuatus*, has furnished some of the best material for the study of the ripening of the germ cells of the male. The account that follows is taken from Janssens' elaborate and detailed study of the spermatogenesis of *Batrachoseps*.

At the end of the multiplication period (spermatogonial divisions) the nucleus appears as shown in Fig. 43, a. It then passes into a condition resembling a resting stage, b. Later the chromosomes begin to emerge in the form of long thin threads as shown in c, d, e. In the last figure (the leptotene stage) the ends of the thin threads are directed toward one pole where some of the ends can be seen to be arranged in pairs. As they unite in pairs these thin threads often have the appearance of twisting tightly around each other, beginning at the end where they first approached each other.

FIG. 43.—Spermatogenesis of Batrachoseps attenuatus. a, late telophase of spermatogonial division; b, resting stage after the last spermatogonial division; c, appearance of the spireme; d and e, later stage of last (bouquet grele); f, g, h, twisting of leptotene threads around each other (amphitene stage); i, amphitene stage (entire cell); j, pachytene stage (bouquet pachytene); k, longitudinal splitting of threads (strepsinema stage); l, shortening and thickening of the chromosomes. (After Janssens.)

The details of the union of the threads are further shown in f, g, h. As they unite they contract until they are in the form of a thicker thread, as seen in i, where the process of fusion has progressed as far as the middle of the nucleus. Later, j, the threads become fused throughout their length (pachytene stage). Still later the thick threads begin to show

a longitudinal split (diplotene stage), and cross connections, uniting the halves of the threads, appear in different places.

The threads thicken until finally a stage is reached like that shown in k, which, by further contraction, reaches the condition shown in l, a stage preparatory to the first maturation division. The threads of each pair, in all the stages of the latter part of the diplotene stage, are much twisted around each other; they are now so thick that they show the twisted condition very plainly.

The egg undergoes a series of changes during its maturation which parallels those of the sperm, and which leads also to the reduction in the number of the chromosomes to half of the full number. The eggs of a shark (*Pristiurus melanostomus*) have been described by Maréchal as passing through the following stages. At the end of the period of multiplication the eggs pass into a resting stage (Fig. 44, a) in which the chromatin appears as a delicate reticulum. A later stage is shown in b, c, when the separate thin threads begin to make their appearance, and take parallel courses, d (leptotene stage).

Fig. 44.—The growth, synapsis, and reduction stages in the egg of Pristiurus melanostomus. (After Marechal.)

These thin threads next assume the form of loops with their free ends pointing toward one pole, e (bouquet stage, also called the period of synapsis). At their free ends the threads soon appear to meet in pairs, d and e. Each pair, by the apparent fusion of its threads, leads to the formation of a thick thread in the form of a loop, f. Further condensation and separation of the threads leads to the condition shown in g. The thick double threads next show a lengthwise split, the halves being often twisted around each other (diplotene stage) h. The pairs of threads now begin again to become longer and to occupy more of the interior of the nucleus as seen in i. The eggs have grown larger meanwhile and the yolk appears. As the nucleus grows still larger, keeping pace with the growth of the cell, the chromosomes begin to lose their staining capacity. Despite the difficulty of tracing the chromosomes throughout the remaining period, Maréchal has succeeded in following them, step by step. His drawings of the chromosomes give the impression of the existence of a central core or filament remaining, as shown in fig. 44 i, j, k. Delicate loops and threads are attached to this core and may be traced out into the region of each side of the chromosome. During these stages deeply staining balls of material, the nucleoli, appear in the nucleus. Finally the chromatin threads begin to condense again and once more take the stain; the chromosomes are found lying in pairs often twisted around each other as before, as seen in f. They pass in this condition on to the first polar spindle, which develops in the egg as the nuclear membrane breaks down.

Fig. 45.—Diagram to illustrate the two reduction divisions of spermatogonial cells. a, first spermatocyte with two tetrads; b and c, division of last; d and f, division of two cells of c; e and g, completion of second division.

At the time when the double chromosomes of the sperm and the egg are about to pass onto the first maturation spindle each half of the double chromosome splits lengthwise so that four parallel strands are present (Figs. 45 and 46) ; such a group of strands is known as a tetrad. It is usually held, although there is some dissent, that the first longitudinal split that appears in the thick thread (pachytene stage) lies between the two chromosomes that had previously come together, such a separation of the members of a pair of chromosomes being known as a reductional split. The second lengthwise split is supposed to separate like halves of the same chromosomes. It is called an equational split. These two splits are in preparation for the two maturation divisions that usually take place in rapid succession, without an intervening resting stage.

It is customary therefore to look upon the second lengthwise split as a precocious split in the chromosomes preparatory to the second division. If the reduction in the number of the chromosomes to half of the original number were the sole object of the reduction divisions, one division would suffice to separate the two chromosomes of a pair that had united and it is not apparent why there should be a second division at all.

The two maturation divisions with tetrad formation are typically illustrated in the changes that take place in the spermatogenesis and oogenesis of *Ascaris*, the thread worm of the horse, as worked out by van Beneden, Brauer, O. Hertwig and others. In one variety four chromosomes occur which become reduced to two; hence there are only two tetrads present (Fig. 45, a). At the first division two halves of each thread move to one pole and two to the other as in b and c. At the second division the separation of the two remaining threads takes place. d and f. At the end of the process there are two chromosomes remaining in each of the four cells, e and g. Each cell becomes a spermatozoon. Here as in most cases there is nothing to show whether the first division is reductional and the second equational, or the reverse. There is much divergence of opinion on this point for different species. The end result, however, is the same so far as the genetic problem is concerned, the sequence being ordinarily a matter of no significance.

Fig. 46.—Diagram to show the extrusion of the two polar bodies. Two tetrads are represented in a. The two succeeding divisions b-c, d-e, show the separation of the members of the tetrads with the result that one of each kind is left in the egg.

In the egg (Fig. 46) the process is identical with that in the sperm, except that one of the two cells formed is much smaller than the other. The small cell is the polar body. At the first division the nucleus sends out half of its chromatin into the first polar body (Fig. 46, c). Without a resting stage a new spindle is formed around the chromosomes in the egg and a second polar body is thrown off, as in e. The first polar body may also divide. The three polar bodies and the egg, f, are comparable to the four spermatozoa. All four spermatozoa are functional, but only one product of the two divisions of the egg is functional. Unless the tetrad is specifically oriented upon the polar spindle of the egg the

chance is equally good that any one of the four threads that make up the tetrad will be the one that remains in the egg.

Crossing-Over

If the preceding account of the maturation of the egg and of the sperm were accepted as covering the entire behavior of the chromosomes during this period, there would be no possibility for an interchange between the members of a pair. But there are several stages in the ripening of the germ cells when an interchange between homologous chromosomes might possibly take place. For instance, when the thin threads are coming together (Fig. 43, e, f, g, h) several observers have described them as twisting around each other (synaptic twisting) as represented in these figures. If where the threads cross a part of one thread becomes continuous with the remainder of the other thread (Fig. 24) an interchange of pieces will have been accomplished. If, as shown in Fig. 24, B, the chromosomes are represented as a linear series of beads (chromomeres), then, when the conjugating chromosomes twist around each other, whole sections of one chain will come to lie, now on one side, now on the other side, in the double chromosome. If, when the two series of beads come to separate from each other, all of the segments that lie on the same side tend to go to one pole, and all of those on the opposite side to the other pole, each series must, in order to separate, break apart between the beads at the crossing point. Moreover, since the essential part of the process is that homologous beads go to opposite poles it follows that the break between the beads of two chains must always be at identical levels. It is not necessary to assume that crossing over takes place at every node, but only that it may sometimes take place. In fact, our work on *Drosophila* shows for the sex chromosome in the female that crossing over takes place in only about half of the cells, and double crossing over is a rather rare event.

There is a later stage also at which crossing over might be supposed to take place. After the thin threads have conjugated to form the thick threads, and these have shortened and split lengthwise, four strands are present (Fig. 47). If two of the strands fuse at the crossing place (the pieces of one strand uniting endwise with the pieces of the other) crossing over is brought about. It is this type in particular that Janssens named chiasmatype. In support of this method of crossing over are Janssens observations on *Batrachoseps*, where he concludes from the method by which the strands are found joined at the time when they draw apart, that cross union of the threads must have previously taken place. If crossing over be supposed to take place between two single threads (Fig. 24) all four gametes that ultimately result from such a cell will be crossover gametes. On the other hand, if crossing over takes place by means of the chiasmatype (Fig. 47) only two of the resulting four cells will be crossover gametes, the other two being non-crossover gametes.

Fig. 47.—Four stages in crossing over, according to the "typical" chiasma type of Janssens. The white rod and the black rod are each split lengthwise; crossing over takes place only between two of the four strands.

Looked at from the point of view of the total output, there would be no way in which to tell whether one or the other of the above processes has taken place; although the formation of a given number of crossover gametes involves only half as many participating cells in the case of the single thread type as in the case of the double thread type.

1. If, after the thick threads have split, crossing over involving both strands of each chromosome should take place, instead of only one strand as in the chiasmatype, *sensu stricto*, the four gametes that result would be crossover gametes.

At present it seems better not to attempt to commit the theory of crossing over to one rather than to another of these stages; for, whether the process occurs at the leptotene thread stage as suggested above, or, as Janssens believes, at a later stage (*strepsinema*), the genetic result is the same. What we wish to point out is that in the phases through which the chromosomes pass at the maturation stages there is given an opportunity for an interchange of parts. The genetic evidence shows very clearly that interchanges do take place, as is best illustrated in the case of the sex chromosomes, whose history can be traced with some assurance from one generation to the next.

What we wish especially to insist upon and emphasize is that the evidence from linkage in *Drosophila* has shown beyond any doubt that crossing over is not a process that involves only a particular factor in relation to its allelomorph. Our work has shown positively that there is a tendency for large sections of the chromosomes to interchange whenever crossing over occurs.

Another idea that is likely to suggest itself in this connection has also been disproven by the evidence from *Drosophila*. It might be supposed that at a resting stage the chromosomes go to pieces and the fragments come together again before the next division period. Linkage might then mean the likelihood of fragments remaining intact, etc. But if the chromosomes broke up completely into their constituent elements at each resting period then there is no explanation as to why the factors in a group remain together in sections as explained on page 66. If it is supposed that the chromosomes break only once or twice, and that linkage represents the holding together of the pieces, then one is forced to assume that the breaking up is the same in both members of a pair, yet entirely inconstant in different cells; for otherwise the reunion of the fragments would lead to duplication or loss of whole sections of the chromosomes, and all order would soon be lost.

A large amount of data relating to sex linked characters has shown that the sex chromosomes must remain intact as often as they break apart, and even when they break apart this takes place, as a rule, at only one place.

The interpretation of Mendelian inheritance on a chromosomal basis by no means excludes the possibility that there may be other forms of inheritance depending on other cell materials. Although the cytoplasm is essential for the development of the organism, and is transmitted by the egg to each new generation, its materials do not perpetuate themselves unchanged as do the chromosomes, and are therefore really not hereditary. There are, however, certain bodies carried by the protoplasm, such as plastids (possibly also chondriosomes), which like the chromatin are able to grow and divide, and hence might have the power to perpetuate themselves unchanged indefinitely. Such bodies might not only produce passive products, like starch or pigment, but even active enzymes, which, interacting with other products of development, might determine the characteristics of the race.

CHAP. VI

Structures like the shell and the yolk of eggs are purely maternal in origin, but since they do not have the power of growth and division, they are not able to perpetuate themselves indefinitely, nevertheless they may determine certain characteristics of the embryo, and to this extent may appear to influence the hereditary characters of the generation to which the embryo belongs. For instance, the females of certain races of silkworm moths have white eggs, because the shell is white. If such eggs are fertilized by sperm of another race, that has eggs with a dominant green colored shell, the shells are nevertheless white. Conversely when the green eggs of a female moth of the green egg race are fertilized by the sperm of a male of a white egg race, the color remains green. When the moths develop from either of these two kinds of hybrid eggs, one white, one green, they lay only green eggs, because in the hybrid the factor for green dominates and determines the color of the shell that is produced in the new eggs.

These green eggs give rise to moths, three of which lay eggs that are green to one that lays eggs that are white, showing that here there is only the ordinary case of Mendelian inheritance, which is obscured, however, when the characters of the young embryo are considered, because, as has been shown, these characters are due to peculiarities of the eggs before they are laid.

The serosa on the other hand is a cellular membrane that develops around the embryo and produces pigment. The pigment seen through the shell gives the embryo a definite color, which in the hybrid embryo is characteristic of the maternal race. Since the serosa pigment is not present in the egg, but develops after fertilization the inheritance here appears to be determined by the character of the egg and not by the sperm. But the genetic history of this character of the embryo is apparently the same as that of the color of the shell or of the yolk. It can, therefore, be interpreted in the same way. There must, then, be present in the egg some substance that is at first uncolored, and later this substance when carried into the serosa produces pigment, presumably by interacting with

something else there. In the next generation, however, the influence of the father comes to light when the F^1 embryo produces its serosa material; for now the nucleus of the P^1 male has had opportunity to determine what this material may be, and should the paternal factor be the dominant one it determines the kind of material that the eggs will contain and hence the color of the serosa of this new generation.

A case of cytoplasmic inheritance has been described by Correns in the four-o'clock, *Mirabilis jalapa*. There is a race whose leaves are checkered with green and white, but some branches may have leaves entirely green, other branches may have only white leaves. If the flowers of the green branches are self-fertilized, the young plants are green. If the flowers of the white branches are self-fertilized, the offspring have white leaves and these plants perish for want of chlorophyll. From the checkered branches the offspring may be green, or checkered, or white.

When a cross is made between the flowers borne by branches that are unlike, the inheritance is purely maternal. For example, if the pistil of a white branch is fertilized with pollen from a pure green plant, only white leaved offspring are produced. The reciprocal cross, the pistil from a green branch fertilized with pollen from a white branch, gives only green offspring, and these remain green through all subsequent generations.

Correns points out that these results can be interpreted if the whitening is due to a sort of disease that is carried by the cytoplasm. The egg cytoplasm carries over the disease to the next generation. As the pollen does not bring in any cytoplasm the disease is not transmitted through the male side.

Baur points out that in several other plants in which varieties with leaves marked with white exist, as in *Melandrium*, *Antirrhinum*, etc, the inheritance is strictly Mendelian, for the F^1 generation is green and the F^2 generation is made up of three greens to one marked with white. In these cases the color may depend on a chromosomal factor. But there is a case in *Pelargonium* that Baur thinks can not be explained in either of the foregoing ways. Here again there are mosaic branches, white branches, and also green branches. Flowers on green branches crossed with flowers on white branches give mosaic plants, irrespective of which way the cross is made.

A self-fertilized flower from a green branch gives rise to a plant with purely green leaves. If a flower from a checkered branch is self-fertilized it produces a checkered plant. If a flower from a white branch is self-fertilized it gives rise to a white plant.

Baur suggests tentatively, the following hypothesis to explain the case of *Pelargonium*. The green color of this plant, like that of all flowering plants, is due to chlorophyll grains and these grains multiply, supplying all the cells in generations that subsequently arise with their quota of grains. In the white parts these grains are defective

in the sense that they fail to produce the green color, but retain their power of multiplying. If now it is assumed that the pollen as well as the egg may transmit some chlorophyll grains the results can be explained. For, in the division of the cells that contain both green (normal) and white (abnormal) grains there will arise at times an unequal distribution of the grains, and in extreme cases two kinds of branches may arise, one with green and the other with white grains. The hypothesis calls for transmission through the cytoplasm of the pollen as well as through that of the egg cell. Baur states that until this fact can be established the interpretation must be uncertain.

BIBLIOGRAPHIE

- Site web de la Columbia University
- **The mechanism of mendelian heredity** - TH. Morgan - reprint de l'édition originale de 1915 - Facsimile publisher, Delhi, 2015
- **A history of genetics** . A.H. Sturtevant, ed. Harper int., 1965
- **Les chromosomes, artisans de l'hérédité et du sexe.** J. Rostand, 1928
- **Elements d'histoire des sciences à l'usage des professeurs du secondaire.** R. Raynal, Itunes/ calameo / www.exobiologie.info - 2013
- Cours d'E. lander, MIT - **introduction to biology** - the secret of life - MOOC 2013
- **Histoire du développement de la biologie.** HCD de Wit - presses polytechniques et universitaires romandes - 1994
- **Lewin's Gene X** . Krebs, Goldstein, Kilpatrick. Jones and Bartlett publishers - 2008

Photo de couverture : Columbia University



Licence : CC-BY-NC. Attribution. Pas d'utilisation commerciale.



« CONNAÎTRE ENTIÈREMENT LA NATURE DES CHOSES ! »

LUCRÈCE, DE RERUM NATURA