

LES LOIS DE L'HEREDITE : RECHERCHES SUR DES HYBRIDES VEGETAUX^{1,2,3} ; Mendel, Gregor Johann : *Versuche ueber Pflanzenhybriden*

Traduit en français par A. CHAPPELLIER, « Recherches sur les hybrides végétaux », *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, t. 41, 1907, pp. 371-419.

REMARQUES PRÉLIMINAIRES

C'est en procédant, sur des plantes d'agrément, à des fécondations artificielles destinées à obtenir de nouveaux coloris, que l'on a été amené aux recherches qui vont être exposées ici. La régularité remarquable avec laquelle revenaient les mêmes formes hybrides, toutes les fois que la fécondation avait lieu entre les mêmes espèces, donna l'idée de nouvelles expériences dont le but serait de suivre les hybrides dans leur descendance.

De consciencieux observateurs comme Kœlreuter, Gaertner, Herbert, Lecoq, Wichura⁴ et d'autres encore, ont, avec une infatigable persévérance, consacré une partie de leur vie à l'étude de ces questions. Gaertner, notamment, a consigné des observations de grande valeur dans son livre intitulé «*die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche* » et, dans ces derniers temps, Wichura a publié des recherches approfondies sur les hybrides de Saule. On n'a pu encore parvenir à dégager, pour la formation et le développement des hybrides, une loi s'étendant à tous les cas sans exception ; cela ne saurait étonner quiconque connaît l'étendue du problème et sait apprécier les difficultés que l'on a à surmonter dans des essais de cette nature. Une solution définitive ne pourra intervenir qu'à la suite d'*expériences détaillées* faites chez les familles végétales les plus variées. Si l'on jette un regard d'ensemble sur les travaux accomplis dans ce domaine, on arrivera à la conclusion que, parmi ces nombreux essais, il n'en est aucun qui ait été exécuté avec assez d'ampleur et de méthode pour permettre de fixer le nombre des différentes formes sous lesquelles apparaissent les descendants des hybrides, de classer ces formes avec sûreté dans chaque génération et d'établir les rapports numériques existant entre ces formes. Il faut, en effet, avoir un certain courage pour entreprendre un travail aussi considérable. Lui seul, cependant, semble pouvoir conduire finalement à résoudre une question dont il ne faut pas méconnaître l'importance quant à l'histoire de l'évolution des êtres organisés⁵.

La présente communication a trait à un essai d'expérimentation détaillée de ce genre. Cet essai a été, comme il convient, limité à un petit groupe de plantes; il est actuellement, au bout de huit ans, achevé dans ses parties essentielles. À une bienveillante critique de dire si le plan suivant lequel ont été ordonnées et conduites les différentes expériences répond bien au problème posé.

¹ Le texte original en allemand dans une édition commentée par Tschermak est disponible à la Bibliothèque Cantonale et Universitaire de Lausanne : AUTHOR Mendel, Gregor Johann ; TITLE Versuche ueber Pflanzenhybriden : zwei Abhandlungen (1866 und 1870) / Gregor Mendel ; hrsg. von Erich von Tschermak ; ED./VERSION 3. Aufl ; PLACE/DATE Leipzig : W. Engelmann, 1913 ; MATERIAL 68 p. : ill. ; 8° ; SERIES Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften ; Nr 121 ; VTLS NR 0463-18360 ; RERO NR 0500814 ; VAUD BCU/Dorigny La C1

² Le très grand intérêt qui s'attache à juste titre aux travaux de G. MENDEL récemment tirés de l'oubli, a engagé la rédaction du « Bulletin » à donner une traduction française de ses deux mémoires fondamentaux sur l'hybridation. Elle espère ainsi rendre service au public scientifique français qui entend fréquemment parler des « lois de Mendel » sans en trouver nulle part un exposé satisfaisant.

³ G. MENDEL, « Recherches sur des hybrides végétaux »: « Versuche ueber Pflanzen-Hybriden », Mémoire imprimé dans les *Verhandlungen des naturforschenden Vereins in Brünn*, t. IV, 1866, pp. 3-47, reprint in *Fundamenta Genetica*, Prague, Publishing House of the Czechoslovak Academy of Science, Moravian Museum, Brno. 1965. Traduit en français par A. CHAPPELLIER, « Recherches sur les hybrides végétaux », *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, t. 41, 1907, pp. 371-419.

⁴ J.-G. KOLREUTER (1733-1806), *Vorläufige Nachricht von einigen der Ceschiecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen, nebst Fortsetzungen 1, 2 un 3*. Lipsiae. Reprinted in *Ostwald 's Klassiker der ekten Wissenschaften*, Leipzig, No. 41, 1893.

Karl F. von GAERTNER (1772-1850), *Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche*, Stuttgart, 1849. William HERBERT (1778-1847), « On Hybridization Amongst Vegetable », *Journal of the Horticultural Society of London*, 2, 1847, pp. 81-107

Henri LECOQ (1802-1871), botaniste hybrideur français.

Max Ernst WICHURA (1817-1866), *Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich*, Breslau, 1865.

⁵ Die Entwicklungs-Geschichte der organischen Formen.

CHOIX DES PLANTES D'EXPÉRIENCE

La valeur et l'importance de toute expérience dépendent du choix judicieux des matériaux employés, ainsi que de leur bonne utilisation. Et dans le cas présent, on ne peut se désintéresser ni du choix des espèces végétales servant de substratum aux expériences, ni de la façon dont celles-ci sont conduites.

Le choix du groupe végétal à utiliser dans des recherches de ce genre doit être fait avec les plus grandes précautions si l'on ne veut, dès le début, compromettre toute chance de succès.

Les plantes d'expériences doivent absolument satisfaire à certaines conditions :

- 1° Elles doivent posséder des caractères différentiels⁶ constants.
- 2° Il faut que, pendant la floraison, leurs hybrides soient naturellement, ou puissent facilement, être mis à l'abri de toute intervention d'un pollen étranger.
- 3° Les hybrides et leurs descendants ne doivent éprouver aucune altération notable de fertilité dans la suite des générations.

Des adultérations par pollen étranger, si elles se produisaient au cours des recherches et n'étaient pas reconnues, pourraient conduire à des conclusions tout à fait fausses. Une diminution de fécondité ou une stérilité complète de certaines formes, comme on en rencontre dans la descendance de beaucoup d'hybrides, rendraient les recherches très difficiles ou les feraient complètement échouer. Pour que l'on puisse connaître les rapports qui unissent les formes hybrides entre elles et avec leurs espèces souches, il paraît indispensable que tous les individus de chaque génération soient soumis à l'observation.

Dès le début, les Légumineuses ont particulièrement attiré l'attention, à cause de la structure spéciale de leur fleur. Des expériences entreprises avec plusieurs espèces de cette famille ont conduit à ce résultat que le genre *Pisum* répondait suffisamment aux desiderata exprimés. Quelques formes bien déterminées de ce genre ont des caractères différentiels constants et faciles à reconnaître avec certitude ; elles donnent, par fécondation croisée de leurs hybrides, des descendants à fécondité illimitée. De plus, il ne peut facilement se produire de perturbations par pollen étranger, car les organes de la fécondation sont étroitement entourés par la carène et les anthères éclatent quand la fleur est encore en bouton, de telle sorte que le stigmate est couvert de pollen dès avant la floraison. Ce fait a une grande importance. D'autres avantages méritent encore d'être cités : la culture facile de ces plantes en pleine terre et en pots, ainsi que la durée relativement courte de leur végétation. La fécondation artificielle est certainement assez minutieuse, mais elle réussit cependant presque toujours. Pour la pratiquer, on ouvre le bouton encore incomplètement développé, on écarte la carène et on enlève chaque étamine avec précaution au moyen d'une petite pince ; après quoi, l'on peut aussitôt recouvrir le stigmate de pollen étranger.

On se procura dans plusieurs graineteries en tout 34 espèces de Pois plus ou moins différentes les unes des autres ; elles furent mises à l'épreuve pendant deux ans. On remarqua, chez l'une des espèces, à côté d'un très grand nombre de plantes semblables, quelques formes particulièrement anormales. Celles-ci ne variaient cependant pas l'année suivante et concordaient complètement avec une autre espèce provenant de la même maison : sans aucun doute les graines avaient été tout simplement mélangées par hasard. Chacune des autres espèces donna des descendants tous semblables et constants ; on ne put, du moins, remarquer aucune modification essentielle pendant les deux années d'essai. On choisit, pour la fécondation, 22 espèces qui furent cultivées chaque année pendant toute la durée des expériences. Elles se maintinrent sans aucune exception.

⁶ Differierende Merkmale.

Une classification systématique de ces formes est difficile et peu sûre. Si l'on voulait employer dans toute sa rigueur la notion d'espèce, d'après laquelle n'appartiennent à une espèce que les individus qui, toutes choses égales d'ailleurs, présentent des caractères absolument semblables, on ne pourrait ranger deux de ces individus dans une même espèce. Cependant, d'après les spécialistes, la majorité appartient à l'espèce *Pisum sativum*, tandis que les autres ont été considérés et décrits, tantôt comme sous-espèces de *P. sativum*, tantôt comme espèces indépendantes ; par exemple : *P. quadratum*, *P. saccharatum*, *P. umbellatum*. Du reste, la place qu'on leur donne dans la classification n'a aucune importance pour les recherches en cause. On a aussi peu réussi, jusqu'à présent, à établir une différence essentielle entre les hybrides des espèces et des variétés, qu'à tirer une ligne de démarcation nette entre espèces et variétés.

Une partie de ces caractères ne comporte cependant pas une délimitation certaine et nette, car la différence repose sur un « plus ou un moins » difficile à déterminer. De tels caractères ne pouvaient donner lieu à des expériences particulières ; celles-ci devaient se limiter à des caractères ressortant chez les plantes d'une manière claire et tranchée. Le résultat devait finalement indiquer si, réunis par hybridation, ces caractères se comportent tous d'une façon concordante et si l'on peut se faire une opinion sur ceux de ces caractères qui ont une signification secondaire pour l'espèce.

DIVISION ET DISPOSITION DES EXPÉRIENCES

Si l'on croise deux plantes qui diffèrent d'une manière constante par un ou plusieurs caractères, ceux qui leur sont communs passent, comme le montrent de nombreuses expériences, sans modifications chez les hybrides et leurs descendants. Au contraire, chaque couple de caractères différentiels se fond chez l'hybride en un nouveau caractère, ordinairement assujéti aux mêmes variations dans la descendance de cet hybride. Le but de ces expériences était d'observer ces variations pour chaque couple de caractères différentiels et de trouver la loi suivant laquelle ceux-ci apparaissent dans les générations successives. Ces recherches se divisent donc en autant d'expériences différentes qu'il se rencontre de caractères différentiels constants chez les plantes d'essai. Les diverses formes de Pois choisies pour la fécondation présentaient des différences dans la longueur et la coloration de la tige, dans la taille et la forme des feuilles, dans la situation, la coloration et la taille des fleurs, dans la longueur de la hampe florale, dans la coloration, la forme et la taille des gousses, dans la forme et la taille des graines, dans la coloration de l'épisperme et de l'albumen.

Les caractères qui ont été mis en expérience se rapportent :

1. Aux différences de forme des graines mûres. Celles-ci sont ou sphériques ou arrondies : les dépressions, quand il en existe à leur surface, ne sont jamais que peu profondes ; ou bien elles sont irrégulièrement anguleuses et ont des rides profondes (*P. quadratum*).
2. Aux différences de coloration de l'albumen de la graine (endosperme). La coloration de l'albumen des graines mûres est jaune pâle, jaune clair, orangé ou d'un vert plus ou moins intense. Ces différences de coloration se reconnaissent aisément chez les graines, grâce à la transparence de leur épisperme.
3. Aux différences de coloration de l'épisperme⁷. Celui-ci est blanc (caractère auquel est constamment liée une coloration blanche des fleurs) ou gris, gris-brun, brun-cuir avec ou sans pointillé violet : dans ce cas, l'étendard est violet, les ailes sont pourpres et la tige marquée de rougeâtre à l'aisselle des feuilles. Les épispermes gris deviennent brun-noir dans l'eau bouillante.

⁷ Samenschale

4. Aux différences de forme de la gousse mure. Celle-ci présente soit un renflement uniforme, sans aucun étranglement, soit de profonds étranglements entre les graines et des rides en nombre variable (*P. saccharatum*).
5. Aux différences de coloration de la gousse non mûre. Elle a, soit une coloration allant du vert pâle au vert sombre, soit une coloration d'un jaune vif à laquelle participent également la tige les nervures des feuilles et le calice⁸.
6. Aux différences de position des fleurs. Elles sont ou bien axiales, (c'est-à-dire réparties le long de l'axe) ou bien terminales, accumulées à l'extrémité de l'axe et presque réunies en une courte fausse ombelle. Dans ce cas la partie supérieure de la tige a une section transversale plus ou moins élargie (*P. umbellatum*).
7. Aux différences de longueur des tiges. La longueur de l'axe varie beaucoup d'une forme à l'autre ; cependant elle est, pour chacune d'elles un caractère constant, car cet axe ne subit que des modifications insignifiantes chez des plantes saines cultivées en terrains comparables. Au cours des expériences relatives à ce caractère, on a toujours pour reconnaître avec certitude les différences de longueur d'axe, croisé l'axe long (ayant de 6 à 7 pieds) avec l'axe court (ayant de $\frac{3}{4}$ de pied à un pied $\frac{1}{2}$).

Les caractères différentiels précités furent réunis deux à deux par fécondation.

On fit pour la	1 ^{re}	expérience	60	fécondations sur	15	plantes.
„	2 ^e	„	58	„	10	„
„	3 ^e	„	35	„	10	„
„	4 ^e	„	40	„	10	„
„	5 ^e	„	23	„	5	„
„	6 ^e	„	34	„	10	„
„	7 ^e	„	37	„	10	„

Parmi un assez grand nombre de plantes de la même espèce, on ne choisit, pour la fécondation que les plus résistantes. Des exemplaires faibles donnaient toujours des résultats incertains : dès la première génération d'hybrides et encore plus dans les suivantes, beaucoup de descendants ou ne donnent aucune fleur ou ne produisent que quelques graines de mauvaise qualité.

De plus, dans toutes les recherches, on pratiqua la fécondation croisée, c'est-à-dire que celle des deux espèces qui servait de porte-graine pour un certain nombre de fécondations fournissait le pollen pour les autres.

Les plantes ont été cultivées en planches, quelques-unes en pots, et maintenues dans leur position naturelle dressée, au moyen de tuteurs, de branches et de cordons tendus. A chaque expérience on mettait en serre, pendant la floraison un lot de plantes en pots ; elles devaient servir à contrôler le lot principal cultivé dans le jardin quant aux perturbations possibles du fait des insectes. Parmi ceux qui visitent les Pois, un Coléoptère, *Bruchus pisi*, pouvait constituer un danger pour l'expérience s'il était apparu en grand nombre. On sait que la femelle de cette espèce pond ses œufs dans la fleur en ouvrant la carène. Aux tarsi d'un exemplaire qui fut pris dans une fleur, on pouvait très distinctement remarquer à la loupe quelques grains de pollen. Une autre circonstance pourrait, peut-être, favoriser

⁸ Une espèce a sa gousse colorée d'un beau rouge-brun qui passe au violet et au bleu vers l'époque de la maturité. L'expérience touchant ce caractère n'a été commencée que l'an dernier.

l'intervention d'un pollen étranger : parfois, en effet, bien que rarement, certaines parties des fleurs, pour le reste tout à fait normalement constituées, avortent ; il en résulte une mise à nu partielle des organes de la fécondation. C'est ainsi que l'on a observé un développement imparfait de la carène ; le style et les anthères sont alors en partie à découvert. Il arrive aussi parfois que le pollen n'atteigne pas son complet développement. Dans ce cas, le style s'allonge graduellement pendant la floraison et le stigmate arrive à dépasser la pointe de la carène. Cet aspect remarquable a été également observé chez les hybrides de *Phaseolus* et de *Lathyrus*.

Le danger d'une adultération par du pollen étranger est cependant très faible chez *Pisum* ; il ne peut aucunement troubler le résultat dans ses grandes lignes. Sur plus de 10 000 plantes très minutieusement observées, il n'y a eu que quelques cas où une immixtion étrangère n'était pas douteuse. Comme cette perturbation n'a jamais été observée en serre, on peut, très vraisemblablement, supposer que la faute en est à *Bruchus pisi* et, peut-être aussi, aux anomalies de structure florale déjà citées.

LA FORME DES HYBRIDES

Les recherches faites les années précédentes sur des plantes d'ornement avaient déjà fourni la preuve que, en règle générale, les hybrides ne tiennent pas exactement le milieu entre les espèces souches. Pour quelques caractères particulièrement frappants, pour ceux, par exemple, qui sont basés sur la forme et la dimension des feuilles, sur la pubescence des différentes parties, etc., on observe presque toujours une forme intermédiaire. Dans d'autres cas, par contre, l'un des deux caractères souches a une telle prépondérance qu'il est difficile ou complètement impossible de retrouver l'autre.

Il en est de même chez les hybrides de *Pisum*. Chacun des sept caractères hybrides, ou bien s'identifie d'une façon si parfaite à l'un des deux caractères souches que l'autre échappe complètement à l'observation, ou bien lui ressemble tellement que cet autre ne peut être reconnu avec certitude. Ce fait est de grande importance pour la dénomination et le groupement des formes sous lesquelles apparaissent les descendants des hybrides. Dans la discussion qui va suivre, on appelle : *caractères dominants*⁹ ceux qui passent chez l'hybride complètement ou presque sans modification, représentant eux-mêmes, par conséquent, des caractères hybrides, - *caractères récessifs*¹⁰ ceux qui restent à l'état latent dans la combinaison. L'expression «récessif» a été choisie parce que les caractères qu'elle désigne s'effacent ou disparaissent complètement chez les hybrides pour reparaître sans modifications chez leurs descendants, ainsi qu'on le montrera plus tard.

L'ensemble des recherches a montré, en outre, qu'il est absolument indifférent que le caractère dominant appartienne à la plante femelle ou à la plante mâle ; la forme hybride reste absolument la même dans les deux cas. Gaertner, lui aussi, insiste sur cet intéressant phénomène ; il ajoute que même l'observateur le plus exercé est incapable de distinguer chez un hybride celle des deux plantes souches qui était plante femelle ou plante mâle.

Parmi les caractères différentiels mis en expérience, les suivants sont dominants :

1. La forme ronde ou arrondie des graines avec ou sans dépressions peu profondes.
2. La coloration jaune de l'albumen.
3. La couleur grise, gris-brun ou brun cuir de l'épisperme en corrélation avec des fleurs rouge-violacé et des taches rougeâtres sur l'axe foliaire.
4. La forme à renflement uniforme de la gousse.

⁹ Dominirende Merkmale.

¹⁰ Recessive Merkmale

5. La coloration verte de la gousse non mûre liée à une coloration semblable de la tige, des nervures, des feuilles et du calice.
6. La répartition des fleurs le long de la tige.
7. La longueur de l'axe le plus grand.

Pour ce qui est de ce dernier caractère, il faut remarquer que la taille du plus grand des deux axes des plantes mâles est ordinairement dépassée par les hybrides. On doit peut-être attribuer ce fait simplement à la grande exubérance de végétation qui se manifeste dans toutes les parties de la plante lorsque l'on unit des axes de longueurs très différentes. Ainsi, par exemple, le croisement de deux tiges d'une longueur de 1 et 6 pieds donna, sans exception, dans des expériences répétées, des axes dont la longueur variait entre 6 et 7 pieds. Les *épispermes hybrides* sont souvent plus pointillés, et quelquefois aussi les points se fondent en de très petites taches violet-bleuâtre. Le pointillé apparaît souvent, même quand il manque comme caractère souche.

Les caractères hybrides relatifs à la *configuration des graines* et à *l'albumen* apparaissent immédiatement après la fécondation artificielle, sous la seule action du pollen étranger. On peut donc les observer dès la première année d'expérience, tandis que tous les autres n'apparaissent que l'année suivante chez les plantes qui proviennent des graines fécondées.

LA PREMIÈRE GÉNÉRATION DES HYBRIDES

Pendant cette génération *les caractères récessifs* réapparaissent dans toute leur intégrité à côté des caractères dominants, et cela dans la remarquable proportion de 3 à 1 ; de la sorte, sur quatre plantes de cette génération, trois possèdent le caractère dominant et une le caractère récessif. Il en a été ainsi, sans exception, pour tous les caractères qui ont été mis en expérience. La forme ridée et anguleuse des graines, la coloration verte de l'albumen, la couleur blanche de l'épisperme et de la fleur, les étranglements de la gousse, la couleur jaune de la gousse non mûre, de la tige, du calice et des nervures des feuilles, l'inflorescence en forme de fausse ombelle, l'axe nain, reparaissent dans le rapport indiqué, sans aucune variation numérique appréciable. *Des formes de passage n'ont été observées dans aucune expérience.*

Comme les hybrides issus de croisements réciproques avaient une forme bien définie ; comme, de plus, on n'observait dans leur post-développement aucune anomalie remarquable, on pouvait faire entrer en ligne de compte, pour chaque expérience, les résultats obtenus de part et d'autre. Les rapports numériques obtenus pour chaque couple de caractères différentiels sont les suivants :

1^{re} expérience.— *Forme des graines.* 253 hybrides ont donné, dans la deuxième année d'expérience, 7324 graines parmi lesquelles 5474 étaient rondes ou arrondies, et 1850 ridées anguleuses. D'où l'on déduit le rapport 2 à 6.

2^e expérience.— *Coloration de l'albumen.* 258 plantes donnent 8 023 graines ; 6 022 sont jaunes et 2 001 vertes ; donc celles-là sont à celles-ci dans le rapport de 3,01 à 1.

Dans ces deux expériences chaque gousse donne en général deux sortes de graines. Dans des gousses bien formées, contenant en moyenne de 6 à 9 graines, il arrivait parfois que toutes les graines étaient rondes (expérience 1) ou toutes jaunes (expérience 2) ; par contre on n'a jamais observé plus de 5 graines anguleuses ou vertes dans une même gousse. Que celle-ci se développe de bonne heure ou tardivement chez l'hybride, qu'elle appartienne à l'axe principal ou à un axe secondaire, cela ne semble faire aucune différence. Chez un petit nombre de plantes, il ne se forma dans les gousses les premières venues que très peu de graines : elles possédaient alors exclusivement l'un des deux caractères ; toutefois, dans les

gousses formées plus tard, le rapport resta normal. La répartition des caractères varie chez les différentes plantes, comme elle varie dans les différentes gousses.

Les dix premiers individus des deux séries d'expériences pourront servir de démonstration :

plantes	1 ^{re} Expérience Forme des graines		2 ^e Expérience Coloration de l'albumen	
	rondes	à arêtes vives	jaune	verte
1	45	12	25	11
2	27	8	32	7
3	24	7	14	5
4	19	10	70	27
5	32	11	24	13
6	26	6	20	6
7	88	24	32	13
8	22	10	44	9
9	28	6	50	14
10	25	7	44	18

Les extrêmes observés dans la répartition, chez *une même* plante, des deux caractères de la graine sont, pour la première expérience : 43 graines rondes contre seulement 2 anguleuses ou encore 14 rondes et 15 anguleuses ; pour la deuxième : 32 graines jaunes contre seulement 1 verte, mais, d'autre part, 20 jaunes et 19 vertes.

Ces deux expériences sont importantes pour l'établissement des rapports numériques moyens, parce que, avec un petit nombre de plantes d'expérience, elles rendent possibles des moyennes très significatives¹¹. Le recensement des graines demande toutefois quelque attention, notamment dans la 2^e expérience, car, dans quelques cas isolés, la coloration verte de l'albumen n'est pas très développée et peut, au début, facilement échapper à l'attention. La cause de la disparition partielle de la coloration verte n'est aucunement liée au caractère hybride des plantes, attendu que cette disparition se constate également chez la plante souche. De plus, cette particularité se limite à l'individu seul et ne se transmet pas aux descendants ; elle a été souvent observée chez des plantes à végétation luxuriante. Les graines qui, pendant leur développement, ont été abîmées par les insectes présentent souvent des variations de couleur et de taille ; cependant, avec un peu d'habitude, on peut facilement éviter les erreurs de triage. Il est presque inutile de faire remarquer que les gousses doivent rester sur les plantes, jusqu'à ce qu'elles soient complètement mûres et sèches. C'est alors, seulement, que les graines ont atteint leur forme et leur coloration définitives.

3^e expérience. — *Couleur de l'épisperme*. Sur 929 plantes 705 ont donné des fleurs rouge-violacé et des épispermes brun-gris ; 224 avaient des fleurs blanches et des épispermes blancs. On en déduit le rapport 3.15/1.

4^e expérience. — *Forme des gousses*. Sur 1181 plantes 882 avaient des gousses à renflement uniforme, 299 des gousses étranglées. D'où le rapport 2.95/1.

5^e expérience.— *Coloration de la gousse non mûre*. Le nombre des plantes d'expérience était 580 dont 428 avaient des gousses vertes et 152 des gousses jaunes : elles sont dans le rapport 2.82/1

¹¹ Sehr bedeutende Durchschnitte

6^e expérience.— *Position des fleurs*. Sur 858 cas, il y avait 651 fleurs axiales et 207 terminales. D'où le rapport 3.13/1

7^e expérience. — *Longueur de l'axe*. Sur 1 064 plantes 787 avaient l'axe long, 277 l'axe court : d'où le rapport 2,84 à 1. Dans cette expérience, les plantes naines furent enlevées avec soin et transportées dans une planche spéciale. Cette précaution était indispensable, car sans cela elles auraient pu dépérir au milieu de leurs sœurs à haute tige. On peut les distinguer facilement, dès les premiers temps du développement, à leur port trapu, à leur feuilles épaisses et vert sombre.

Si l'on groupe les résultats de toutes les expériences en déduit, entre le nombre des formes à caractère dominant et celui des formes à caractère récessif, le rapport moyen 2,98 à 1 c'est-à-dire 3 à 1.

Le caractère dominant peut avoir ici *deux significations différentes* : celle d'un caractère souche¹² ou celle d'un caractère hybride¹³. L'examen de la génération suivante peut seul indiquer les cas particuliers auxquels se rapportent l'une ou l'autre signification. En tant que caractère souche, le caractère dominant doit se transmettre sans modification à tous les descendants, tandis que comme caractère hybride, il doit se comporter comme dans la première génération.

LA DEUXIÈME GÉNÉRATION DES HYBRIDES

Les formes qui, dans la première génération, possèdent le caractère récessif, ne varient plus dans la deuxième ce qui concerne ce caractère ; elles restent *constantes* dans leur descendance.

Il en est autrement de celles qui possèdent, dans la première génération, le caractère dominant. Les *deux tiers* d'entre elles donnent des descendants qui portent les caractères dominant et récessif dans le rapport 3 à 1, et se comportent par conséquent exactement comme les formes hybrides ; le caractère dominant ne reste constant que d'un seul tiers.

Les différentes expériences ont donné les résultats suivants :

1^{re} expérience.— Sur 565 plantes provenant de graines rondes de la première génération, 193 redonnent uniquement des graines rondes et, par conséquent, restent constantes quant à ce caractère, tandis que 372 fournissent à la fois des graines rondes et des graines anguleuses dans le rapport 3 à 1. Donc le nombre des individus hybrides est à celui des individus constants comme 1.93 est à 1.

2^e expérience.— Sur 519 plantes nées de graines dont l'albumen avait dans la première génération une coloration jaune, 166 donnent exclusivement des graines jaunes, et 353 des graines jaunes et des graines vertes dans le rapport 3 à 1. Il en résulte, par conséquent, une répartition des formes hybrides et formes constantes dans le rapport 2,13 à 1.

Pour chacune des expériences suivantes, on choisit 100 plantes ayant, dans la première génération, le caractère dominant ; et, pour essayer de discerner la signification de ce dernier, on sème 10 graines de chacune d'elles.

3^e expérience.— Les descendants de 36 plantes donnent exclusivement des épispermes brun-gris : 64 plantes produisent épispermes blancs.

¹² Stamm-Merkmal.

¹³ Stamm-Charakter oder Hybriden-Merkmal.

4^e expérience.—Les descendants de 29 plantes possèdent uniquement des gousses à renflement uniforme par contre, ceux de 71 autres portaient des gousses les unes bombées, les autres étranglées.

5^e expérience. Les descendants de 40 plantes n'avaient que des gousses vertes, ceux de 60 autres un mélange de gousses vertes et de gousses jaunes.

6^e expérience. Les descendants de 33 plantes n'avaient que des fleurs axiales ; par contre, ceux de 67 autres avaient des fleurs axiales et des fleurs terminales

7^e expérience. Les descendants de 28 plantes acquirent les uns un axe long, les autres un axe court.

Dans chacune de ces expériences, un certain nombre de plantes ont gardé le caractère dominant. Pour bien concevoir le rapport qui existe entre ces formes et celles qui ne présentent plus ce caractère constant, les deux premières expériences sont d'une importance capitale, car elles permettent de comparer un très grand nombre de plantes. La moyenne des rapports 1,93 à 1 et 2,13 à 1 fournis par ces deux expériences est presque exactement 2 à 1.

Le résultat de la sixième expérience concorde exactement avec ces nombres ; pour d'autres, le rapport varie plus ou moins, comme l'on devait s'y attendre d'après le petit nombre (100) de plantes d'expérience. La 5^{ème} expérience, qui donne le plus grand écart, fut recommencée et l'on obtint alors le rapport 65 à 35 au lieu de 60 à 40. *Le rapport moyen 2/1 paraît donc certain.* Par conséquent parmi les individus qui, dans la première génération, possèdent le caractère dominant, les deux tiers possèdent le caractère hybride, l'autre tiers conserve constamment le caractère dominant.

Le rapport 3 à 1, suivant lequel se répartissent les caractères dominant et récessif dans la première génération, se résout donc, pour l'ensemble des expériences, dans le rapport 2 : 1 : 1 si l'on considère le caractère dominant à la fois dans sa signification de caractère hybride et dans celle de caractère souche. Comme les individus de la première génération proviennent directement des graines des hybrides, *il est maintenant évident que les hybrides de chaque couple de caractères différentiels produisent des graines dont une moitié reproduit la forme hybride, tandis que l'autre donne des plantes qui restent constantes et prennent, par parties égales les unes le caractère dominant, les autres le caractère récessif.*

LES GENERATIONS ULTERIEURES DES HYBRIDES

Les proportions suivant lesquelles se développent et se répartissent les descendants des hybrides dans la première et la seconde génération sont probablement les mêmes pour toutes les autres. Les expériences 1 et 2 ont déjà duré 6 générations, les 3^e et 7^e, 5 générations, les 4^e, 5^e et 6^e, 4 générations (bien qu'avec un petit nombre de plantes, à partir de la 3^e), sans qu'aucune anomalie ait été constatée. Les descendants des hybrides se subdivisaient, à chaque génération, en formes hybrides et formes constantes dans le rapport 2 : 1 : 1.

Si A désigne l'un des deux caractères constants, par exemple le dominant, a le caractère récessif et Aa la forme hybride dans laquelle ils sont réunis tous deux, l'expression

$$A + 2Aa + a$$

donne la série des formes pour les descendants des hybrides de chaque couple de caractères différentiels.

Les expériences dont on vient de parler confirment également la remarque faite par Gaertner, Kœlreuter et d'autres auteurs, que les hybrides ont tendance à retourner aux

espèces souches. On constate que le nombre des hybrides qui proviennent d'une fécondation diminue d'une façon marquée de génération en génération par rapport à celui des formes devenues constantes et de leur descendants, sans que toutefois ces hybrides puissent disparaître. Si l'on admet, en moyenne, pour toutes les plantes de toutes les générations, une fécondité également grande ; si l'on considère, d'autre part, que chaque hybride produit des graines dont une moitié redonne des hybrides, tandis que l'autre moitié se divise en deux parties égales conservant constamment chacune l'un des deux caractères, les rapports numériques des descendants dans chaque génération sont alors donnés par le tableau suivant dans lequel *A* et *a* désignent les deux caractères souches et *Aa* la forme hybride. Pour simplifier, admettons que chaque plante ne donne que 4 graines à chaque génération.

Génération	<i>A</i>	<i>Aa</i>	<i>A</i>	Rapports déduits :		
				<i>A</i> :	<i>Aa</i> :	<i>a</i>
1	1	2	1	1 :	2 :	1
2	6	4	6	3 :	2 :	3
3	28	8	28	7 :	2 :	7
4	120	16	120	15 :	2 :	15
5	496	32	496	31 :	2 :	31
n				$2^n - 1$:	2 :	$2^n - 1$

À la 10^e génération, par exemple : $2^n - 1 = 1\ 023$. Il y a donc pour 2 048 plantes provenant de cette génération 1 023 avec le caractère dominant constant, 1 023 avec le caractère récessif et seulement 2 hybrides.

LES DESCENDANTS DES HYBRIDES CHEZ LESQUELS SONT GROUPÉS PLUSIEURS CARACTÈRES DIFFÉRENTIELS

Pour les expériences dont il vient d'être parlé, on a employé des plantes qui différaient par un seul caractère essentiel. Il restait à rechercher si la loi de formation déjà trouvée était également valable pour chaque couple de caractères différentiels, lorsque plusieurs caractères différents sont réunis dans l'hybride par la fécondation. Les recherches concordent pour montrer que, dans ce cas, la forme des hybrides se rapproche constamment de celle des deux plantes souches qui a le plus grand nombre de caractères dominants. Si, par exemple, la plante femelle a un axe court, des fleurs blanches terminales et des gousses à renflement continu ; si, de son côté, la plante mâle a un axe long, des fleurs rouge violacé axiales et des gousses étranglées, l'hybride ne rappelle la plante femelle que par la forme de la gousse ; pour les autres caractères, il coïncide avec la plante mâle. Si l'une des plantes souches n'a que des caractères dominants, l'hybride ne peut alors en être distingué que peu ou pas du tout.

Deux expériences ont été faites avec un assez grand nombre de plantes. Dans la première, les plantes souches différaient par la forme des graines et la coloration de l'albumen ; dans la seconde, par la forme des graines, la coloration de l'albumen et la couleur de l'épisperme. Les expériences faites avec des caractères empruntés aux graines conduisent le plus simplement et le plus sûrement au but.

Pour faciliter l'exposition, on désigne, dans ces expériences, les caractères différentiels de la plante femelle par *A*, *B*, *C*, ceux de la plante mâle par *a*, *b*, *c*, et les formes hybrides de ces caractères par *Aa*, *Bb*, *Cc*.

Première expérience :

<i>AB</i> plante femelle	<i>ab</i> plante mâle
<i>A</i> forme ronde	<i>a</i> forme anguleuse
<i>B</i> albumen jaune	<i>b</i> albumen vert

Les graines fécondées sont rondes et jaunes, semblables à celles de la plante femelle. Les plantes que l'on a élevées donnent des graines de quatre sortes qui se trouvent souvent ensemble dans la même gousse. 15 plantes donnèrent en tout 556 graines dont

315 rondes et jaunes ;
 101 anguleuses et jaunes ;
 108 rondes et vertes ;
 32 anguleuses et vertes.

Toutes furent semées l'année suivante.

Parmi les graines rondes et jaunes 11 ne levèrent pas, et 3 plantes n'arrivèrent pas à fructification. Parmi les plantes restantes :

38	avaient des	graines	rondes et jaunes	<i>AB</i>
65	„	„	rondes, jaunes et vertes	<i>ABb</i>
60	„	„	rondes, jaunes, et anguleuses et jaunes	<i>AaB</i>
138	„	„	rondes, jaunes et vertes et anguleuses, jaunes et vertes	<i>AaBb</i>

96 plantes provenant des graines anguleuses arrivèrent à fructification :

28 n'avaient que des graines anguleuses jaunes. *aB* ;
 68 des graines anguleuses, jaunes et vertes *aBb*.

Sur 108 graines rondes et vertes, 102 plantes donnèrent des fruits :

35 n'avaient que des graines rondes et vertes *Ab* ;
 67 des graines vertes, rondes et anguleuses *Aab*.

Les graines vertes et anguleuses donnèrent 30 plantes avec des graines toutes semblables, elles restaient constantes : *ab*.

Les descendants des hybrides se présentent donc sous 9 formes différentes dont quelques-unes en quantités très inégales. En les groupant ou en les rangeant par ordre, on obtient :

38	plantes	avec la	caractéristique	...	<i>AB</i>
35	„	„	„		<i>Ab</i>
28	„	„	„		<i>aB</i>
30	„	„	„		<i>ab</i>
65	„	„	„		<i>ABb</i>

68	„	„	<i>aBb</i>
60	„	„	<i>AaB</i>
67	„	„	<i>Aab</i>
138	„	„	<i>AaBb</i>

Toutes les formes peuvent être classées dans trois subdivisions essentiellement différentes. La première comprend celles désignées par *AB*, *Ab*, *aB*, *ab* ; elles ne possèdent que des caractères constants et ne changent plus dans les générations suivantes. Chacune de ces formes est représentée 33 fois en moyenne. Le second groupe contient les formes *ABb*, *aBb*, *AaB*, *Aab* ; elles sont constantes par un caractère, hybrides par l'autre, et ne varient, dans la génération suivante, qu'en ce qui touche ce dernier. Chacune d'elles apparaît en moyenne 65 fois. La forme *AaBb* se trouve 138 fois, elle est hybride par ses deux caractères et se comporte exactement comme les hybrides dont elle provient.

Si l'on compare le nombre des formes dans les trois subdivisions, on doit admettre le rapport moyen 1 : 2 : 4. Les nombres 33, 65, 138 donnent des valeurs très suffisamment approchées de 33, 66, 132.

La série des formes évolutives comprend donc 9 termes dont 4 s'y trouvent chacun une fois et sont constants par leurs deux caractères : les formes *AB* et *ab* sont semblables aux espèces souches; les deux autres représentent les autres combinaisons constantes que l'on peut encore obtenir de la réunion des caractères *A*, *a*, *B*, *b*. Quatre termes figurent chacun deux fois et sont constants par un caractère, hybrides par l'autre. Un terme apparaît quatre fois et est hybride par ses deux caractères. Par conséquent, la descendance des hybrides, quand des caractères différentiels de deux sortes se trouvent groupés chez ceux-ci, est représentée par l'expression :

$$AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb.$$

Cette série de formes est, sans contredit, une suite de combinaisons dans lesquelles sont réunies les deux séries de formes données par les caractères *A* et *a*, *B* et *b*. On obtient tous les termes de la série en multipliant :

$$A + 2Aa + a \text{ par } B + 2Bb + b$$

Deuxième expérience :

<i>ABC</i> plante femelle	<i>abc</i> plante mâle
<i>A</i> forme ronde	<i>a</i> forme rugueuse
<i>B</i> albumen jaune	<i>b</i> albumen vert
<i>C</i> épisperme brun-gris	<i>c</i> épisperme blanc

Cette expérience fut conduite de façon tout à fait analogue à la précédente : de toutes les expériences, c'est celle qui a demandé le plus de temps et de peine. 24 hybrides donnèrent en tout 687 graines, toutes pointillées, colorées en brun-gris ou vert grisâtre, rondes ou

anguleuses. Elles produisirent l'année suivante 639 plantes fertiles, parmi lesquelles, ainsi que le montrèrent les recherches ultérieures, se trouvaient :

8 plantes	<i>ABC</i>	22 plantes	<i>ABCc</i>	45 plantes	<i>ABbCc</i>
14 „	<i>Abc</i>	17 „	<i>AbCc</i>	36 „	<i>aBbCc</i>
9 „	<i>AbC</i>	25 „	<i>aBCc</i>	38 „	<i>AaBCc</i>
11 „	<i>Abc</i>	20 „	<i>abCc</i>	40 „	<i>AabCc</i>
8 „	<i>aBC</i>	15 „	<i>ABbC</i>	49 „	<i>AaBbC</i>
10 „	<i>aBc</i>	18 „	<i>ABbc</i>	48 „	<i>AaBbc</i>
10 „	<i>abC</i>	19 „	<i>aBbC</i>		
7 „	<i>abc</i>	24 „	<i>aBbc</i>		
		14 „	<i>AaBC</i>	78 „	<i>AaBbCc</i>
		18 „	<i>AaBc</i>		
		20 „	<i>AabC</i>		
		16 „	<i>Aabc</i>		

La série des formes évolutives comprend 27 membres dont 8 sont constants par tous leurs caractères, chacun se rencontre en moyenne 10 fois ; 12 ont deux de leurs caractères constants et le troisième hybride, chacun apparaît en moyenne 19 fois ; 6 ont un caractère constant, les deux autres hybrides, chacun d'eux se présente en moyenne 43 fois ; une forme se rencontre 78 fois et a tous ses caractères hybrides. Les nombres 10:19 : 43 : 78, sont si rapprochés de 10 : 20: 40 : 80 ou de 1 : 2: 4 : 8 que ces derniers représentent, sans aucun doute, les valeurs réelles.

Le développement des hybrides, dans le cas où les espèces souches diffèrent par trois caractères, a donc lieu suivant l'expression :

$$ABC + ABc + 2ABCc + 2AbCc + 2aBCc + 2abCc + 2ABbC + 2ABbc + 2aBbC + 2aBbc + 2AaBC + 2AaBc + 2AaBC + 2Aabc + 4ABbCc + 4aBbCc + 4AaBCc + 4AabCc + 4 AaBbC + 4 AaBbc + 8AaBbCc.$$

Nous avons également ici une série de combinaisons dans lesquelles les séries évolutives relativement aux caractères *A* et *a*, *B* et *b*. *C* et *c* sont liées entre elles. En multipliant

$$A + 2Aa + a \text{ par } B + 2Bb + b \text{ et le résultat obtenu par } C + 2Cc + c$$

on obtient tous les termes de la série. Les combinaisons constantes qu'on y rencontre correspondent à toutes celles qui sont possibles entre les caractères *A*, *B*, *C*, *a*, *b*, *c*. Deux d'entre elles, *ABC* et *abc*, sont semblables aux deux plantes souches.

On fit en outre plusieurs expériences avec un plus petit nombre de plantes d'essai, chez lesquelles les autres caractères étaient réunis par deux et par trois par l'hybridation ; toutes ont donné, à peu de chose près, les mêmes résultats. Il n'est par conséquent pas douteux que l'on puisse appliquer à tous les caractères admis en expérience le principe suivant: *les descendants des hybrides chez lesquels sont réunis plusieurs caractères essentiellement différents, représentent les différents termes d'une série de combinaisons dans lesquelles sont groupées les séries de formes de chaque couple de caractères différents. Il est en même*

temps prouvé par-là que la façon dont se comporte en combinaison hybride chaque couple de caractères différents est indépendante des autres différences que présentent les deux plantes souches.

Si n désigne le nombre des différences caractéristiques chez les deux plantes souches, 3^n donne le nombre des termes de la série de combinaisons, 4^n le nombre des individus qui se trouvent dans la série et 2^n le nombre des combinaisons qui restent constantes. Ainsi, par exemple, si les plantes souches diffèrent par quatre caractères, la série contient : $3^4 = 81$ termes, $4^4 = 256$ individus et $2^4 = 16$ formes constantes ; ou bien, ce qui revient au même, sur 256 descendants des hybrides il y a 81 combinaisons différentes dont 16 sont constantes.

Tous les produits constants que l'on peut obtenir chez *Pisum* par la combinaison des sept caractères typiques déjà cités, l'ont été réellement par des croisements répétés. Leur nombre est donné par $2^7 = 128$. Nous avons, par-là même, la preuve effective que *les caractères constants que l'on rencontre chez différentes formes d'un groupe de plantes peuvent donner, par fécondation artificielle répétée, tous les groupements qu'indique la loi des combinaisons.*

Les recherches concernant l'époque de floraison des hybrides ne sont pas encore terminées. On peut cependant dire, dès maintenant, qu'elle est presque exactement intermédiaire entre celle de la plante femelle et celle de la plante mâle, que l'évolution des hybrides se fait vraisemblablement pour ce caractère comme pour les autres. Les formes qu'il faut choisir pour les recherches de ce genre doivent différer au moins d'une vingtaine de jours dans leurs époques moyennes de floraison : il est, de plus, indispensable que les graines soient toutes semées à la même profondeur, afin d'obtenir une germination simultanée. En outre, il faut, pendant toute la floraison, tenir compte des variations de température assez importantes pour accélérer ou ralentir l'épanouissement. On voit que cette expérience doit surmonter des difficultés d'ordres divers et demande une grande attention.

Si nous cherchons à résumer les résultats obtenus, nous trouvons que les caractères différentiels, susceptibles d'être distingués facilement et sûrement chez les plantes en expérience, *se comportent tous absolument de la même façon en combinaison hybride.* La moitié des descendants des hybrides de chaque couple de caractères différentiels est également hybride ; —l'autre moitié est constante, elle se divise en deux groupes égaux possédant, l'un le caractère de la plante femelle, l'autre celui de la plante mâle. Si la fécondation réunit chez un même hybride plusieurs caractères différentiels, les descendants de cet hybride correspondent aux différents termes d'une série de combinaisons dans laquelle sont groupées les séries des formes dérivant de chaque couple de caractères différentiels.

Les résultats si concordants fournis par tous les caractères soumis à l'expérience autorisent parfaitement et justifient une généralisation relative aux autres caractères qui apparaissent dans les plantes d'une façon moins frappante. Bien que ces caractères ne puissent être soumis à des expériences particulières, on doit admettre qu'ils se comportent de la même manière. Une expérience sur des pédoncules floraux de différentes longueurs donna, en bloc, un résultat suffisamment satisfaisant, bien que le triage et le rangement des formes n'aient pu être effectués avec la précision indispensable à des recherches correctes.

LES CELLULES SEXUELLES DES HYBRIDES

Les résultats des recherches précédentes ont suggéré de nouvelles expériences qui semblent donner des indications sur la nature des cellules polliniques et ovulaires des hybrides. Un fait important est que, chez *Pisum*, il apparaît des formes constantes parmi les descendants

des hybrides, —et cela, dans toutes combinaisons des caractères croisés. Aussi loin que l'on pousse l'expérience, on observe constamment qu'il y a formation de descendants constants seulement dans le cas où les cellules ovulaires et le pollen qui les féconde sont de même nature et possèdent tous, par conséquent, la faculté de donner naissance à des individus parfaitement semblables entre eux, comme cela se produit après fécondation normale entre espèces pures. Nous devons donc regarder comme indispensable, dans la production des formes constantes chez les hybrides, la coopération de facteurs absolument de même nature. Les différentes formes constantes apparaissant chez *une* plante et même chez *une* fleur de cette plante, il paraît logique d'admettre qu'il se forme dans l'ovaire des hybrides d'une part autant de sortes de cellules ovulaires (vésicules germinatives), —dans les anthères d'autre part autant de sortes de cellules polliniques qu'il peut y avoir de formes combinées *constantes* ; il est à penser, en outre, que ces cellules ovulaires et polliniques correspondent, par leur structure intime, à chacune de ces formes.

En fait, des considérations théoriques permettent de montrer que cette hypothèse suffirait parfaitement à expliquer le développement des hybrides dans les différentes générations si l'on pouvait également admettre que, en moyenne, les différentes sortes de cellules ovulaires et polliniques sont produites chez l'hybride en quantités égales.

Afin de soumettre ces suppositions à la vérification expérimentale, j'instituais les expériences suivantes : je croisais deux formes qui différaient d'une façon constante par la forme des graines et la coloration de l'albumen.

Si nous désignons encore les caractères différentiels par A, B, a, b , nous avons :

AB plante femelle ab plante mâle
 A forme ronde a forme anguleuse
 B albumen jaune b albumen vert

Les graines obtenues par fécondation artificielle furent cultivées en même temps que plusieurs graines des deux plantes souches ; puis on choisit les exemplaires les plus vigoureux pour pratiquer la fécondation croisée.

On féconda :

- 1° L'hybride avec le pollen de AB .
- 2° L'hybride avec le pollen de ab .
- 3° AB avec le pollen de l'hybride.
- 4° ab avec le pollen de l'hybride.

Pour chacune de ces 4 expériences, on féconda toutes les fleurs de 3 plantes. Si l'hypothèse précédente était exacte, il devait se développer, chez les hybrides, des cellules ovulaires et polliniques des formes AB, Ab, aB, ab . Cela étant, on féconda :

Les ovules	$AB, Ab, aB, ab,$	avec le pollen	AB .
„	$AB, Ab, aB, ab,$	„	ab .
„	AB	„	AB, Ab, aB, ab .
„	ab	„	AB, Ab, aB, ab .

De chacune de ces expériences ne pouvaient donc sortir que les formes suivantes :

- 1° $AB, ABb, AaB, AaBb,$
- 2° $AaBb, Aab, aBb, ab,$
- 3° $AB, ABb, AaB, AaBb,$

4° $AaBb$, Aab , aBb , ab .

De plus, si, d'une façon générale, l'hybride produit des quantités égales des différentes sortes de cellules ovulaires et polliniques, les quatre combinaisons données doivent, dans chaque expérience, présenter les mêmes rapports numériques. Toutefois, on ne devait pas s'attendre à une entière concordance entre ces rapports numériques. En effet, dans toute fécondation, même normale, quelques ovules ne se développent pas ou s'atrophient par la suite ; et même plusieurs des graines bien constituées n'arrivent pas à germination après leur ensemencement. Aussi, notre hypothèse se borne-t-elle à essayer d'obtenir, dans la formation des différentes espèces de cellules ovulaires et polliniques, des chiffres concordants, sans qu'il soit nécessaire d'atteindre, pour chaque hybride en particulier, une précision mathématique.

La première et la deuxième expérience avaient surtout pour but de reconnaître la nature des cellules ovulaires hybrides, tandis que la troisième et la quatrième portaient plus spécialement sur le pollen. Il ressort de l'exposé précédent que la première et la troisième expérience, de même que la deuxième et la quatrième, devaient fournir des combinaisons tout à fait semblables ; de plus, le résultat devait être en partie appréciable dès la deuxième année pour ce qui est de la forme et de la coloration des graines provenant de fécondation artificielle. De la première et de la troisième expérience il résulte que les caractères dominants de forme et de couleur A et B sont en partie constants, en partie en combinaison hybride avec les caractères récessifs a et b ; c'est pourquoi ils doivent imprimer leur marque distinctive à toutes les graines. Celles-ci devaient donc, si la supposition était exacte, affecter la forme ronde et la couleur jaune. Par contre, dans la deuxième et la quatrième expérience, l'une des combinaisons est hybride par la forme et la couleur, les graines sont alors rondes et jaunes, —une autre est hybride par la forme et constante par le caractère récessif de couleur, les graines sont alors rondes et vertes ; —la troisième est constante par le caractère récessif de forme et hybride par la couleur, les graines sont alors anguleuses et jaunes ; —la quatrième est hybride par ses deux caractères récessifs, d'où des graines anguleuses et vertes. On devait donc, dans ces deux expériences, s'attendre à quatre sortes de graines : rondes jaunes, rondes-vertes, anguleuses-jaunes, anguleuses vertes.

La récolte correspondit entièrement aux prévisions

On obtint:

dans la 1^{re} expérience 98 graines toutes rondes jaunes.

2^e expérience 31 graines rondes jaunes, 26 rondes vertes, 27 anguleuses jaunes, 26 anguleuses vertes.

3^e expérience 94 graines toutes rondes jaunes.

4^e expérience 24 graines rondes jaunes, 25 rondes vertes, 22 anguleuses jaunes, 27 anguleuses vertes.

Dès lors, il n'y avait presque plus à douter du succès, la génération suivante devant statuer en dernier ressort. De toutes les graines semées, 90 donnent des fruits l'année suivante, dans la première expérience, 87 dans la troisième. Ces graines se répartissent comme suit :

Expérience 1 Expérience 3

20	25 plantes avec graines rondes jaunes	AB
23	19 plantes avec graines rondes jaunes et vertes	ABb
25	22 plantes avec graines rondes et anguleuses jaunes	AaB
22	21 plantes avec graines rondes et anguleuses vertes et jaunes	$AaBb$

des fleurs rouge violacé	(A a) chez	85	plantes
des fleurs blanches	(a) ”	81	”
un axe long	(Bb) ”	87	”
un axe court	(b) ”	79	”

Notre idée trouve ici encore une confirmation satisfaisante.

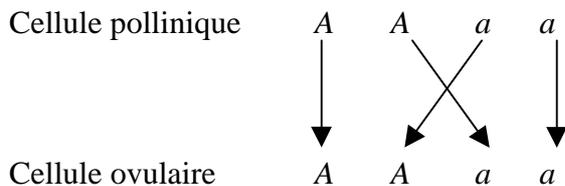
Des expériences furent également entreprises, en petit, pour l'étude des caractères *de forme de gousse*, de *couleur de gousse* et de *disposition des fleurs* : elles donnèrent des résultats tout à fait analogues. Toutes les combinaisons que permettait le groupement des différents caractères apparaissaient au moment voulu et presque en quantités égales.

L'expérience justifie donc cette hypothèse que *les hybrides du genre Pois produisent des cellules germinatives et polliniques qui, d'après leurs propriétés, correspondent, en nombre égal, à toutes les formes constantes qui proviennent de la combinaison des caractères réunis par la fécondation.*

Cette proposition fournit une explication suffisante de la diversité des formes chez les descendants des hybrides, ainsi que des rapports numériques que nous observons entre elles. Le cas le plus simple est fourni par la série des formes provenant d'un couple de caractères différentiels. Cette série est, comme l'on sait, caractérisée par l'expression : $A + 2Aa + a$, dans laquelle A et a représentent les formes à caractères différentiels constants et Aa leur forme hybride ; elle comprend 4 individus en trois groupes différents. Dans la formation de ces individus, les cellules polliniques et germinatives de forme A et a participent généralement à la fécondation par parties égales ; par conséquent chacune d'elle deux fois, puisqu'il y a formation de quatre individus. Prennent donc part à la fécondation

les cellules polliniques $A + A + a + a$
 les cellules ovulaires $A + A + a + a$

Le hasard désignera donc seul celle des deux sortes de pollen qui se lie avec chacune des cellules ovulaires. Cependant, d'après le calcul des probabilités, il doit toujours arriver, en prenant la moyenne d'un grand nombre de cas, que chacune des formes de pollen A et a se conjugue un même nombre de fois avec chacune des formes de cellules ovulaires A et a . Par conséquent, une des deux cellules polliniques A rencontrera dans la fécondation une cellule ovulaire A , l'autre une cellule ovulaire a , et, de même, l'une des cellules polliniques a sera réunie à une cellule germinative A , l'autre à a .



On peut représenter le résultat de la fécondation en mettant sous forme de fraction les caractéristiques des cellules ovulaires et polliniques accouplées, ces dernières au numérateur, les autres au dénominateur. On obtient, dans le cas précédent :

$$A/A + A/a + a/A + a/a$$

Dans le premier et le quatrième terme, les cellules ovulaires et polliniques sont de même nature, les produits de leur combinaison doivent donc être constants, à savoir A et a . Par contre, dans le deuxième et le troisième terme il y a, de nouveau, réunion des deux caractères souches différentiels ; et c'est pourquoi les formes provenant de ces fécondations sont tout à fait identiques à l'hybride dont elles descendent. *Il se produit par conséquent*

une hybridation répétée. Par là s'explique ce phénomène remarquable que les hybrides soient capables de produire, à côté des deux formes souches, des descendants semblables à eux-mêmes: A/a et a/A donnent tous deux la même combinaison Aa , car, ainsi qu'on l'a déjà dit, il importe peu pour le résultat de la fécondation qu'un des deux caractères appartienne à la cellule ovulaire ou à la cellule pollinique. Nous avons donc

$$A/A + A/a + a/A + a/a = A + 2Aa + a.$$

C'est la forme la plus générale de l'auto-fécondation des hybrides lorsque sont réunis chez ceux-ci deux caractères différentiels. Il peut toutefois se produire, chez quelques fleurs et quelques plantes, des variations assez importantes dans les rapports existant entre les formes de la série. Outre que l'on ne peut admettre la généralité de la présence, dans l'ovaire, d'une égale quantité des deux sortes d'ovules, c'est le hasard seul qui désigne celle des deux espèces de pollen qui féconde chacune des cellules ovulaires. C'est pourquoi les chiffres doivent forcément subir des oscillations. Même, il peut se produire des cas extrêmes, tels que ceux signalés plus haut dans les recherches sur la forme des graines et la coloration de l'albumen. Les vrais rapports numériques ne peuvent être donnés que par une moyenne tirée de la somme du plus grand nombre possible de chiffres : plus ils sont nombreux, plus on éliminera avec certitude ce qui est dû au pur hasard.

Dans le cas où sont réunis *des caractères différentiels de deux sortes*, la série évolutive des hybrides contient, pour 16 individus, 9 formes différentes, à savoir : $AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb$. Entre les différents caractères A, a et B, b des plantes souches, il peut y avoir 4 combinaisons constantes ; c'est pourquoi l'hybride produit les quatre formes correspondantes de cellules ovulaires et polliniques : AB, Ab, aB, ab . Chacune d'elles entrera en moyenne 4 fois en fécondation puisque la série contient 16 individus. Prennent donc part à la fécondation :

Les cellules polliniques : $AB + AB + ab$.

Et les cellules ovulaires : $AB + AB + ab$.

En moyenne, au cours de la fécondation, chaque forme de pollen se lie un même nombre de fois avec chaque forme d'ovule ; donc, chacune des 4 cellules polliniques AB se liera une fois avec chacun des ovules $AB + Ab + aB + ab$. De même, les autres cellules polliniques de forme $A b, aB, ab$ se lient avec toutes les autres cellules ovulaires. On obtient donc :

$$AB/AB + AB/Ab + A/aB + AB/ab + Ab/AB + A/Ab + Ab/aB + ab/ab$$

ou:

$$\begin{aligned} & AB + ABb + AaB + AaBb + ABb + Ab + AaBb + Aab + AaB + AaBb + aB + aBb + AaBb \\ & + Aab + Aab + AaB + AaBb + aB + aBb + AaBb + Aab + aBb + ab \\ & = AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2Aab + 2Aab + 4AaBb. \end{aligned}$$

La série évolutive des hybrides est tout à fait analogue quand ceux-ci contiennent *des caractères différentiels de trois sortes*. L'hybride donne huit formes de cellules polliniques et ovulaires : $ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc$, et chaque forme de pollen se réunit également, une fois en moyenne, avec chaque forme de cellules ovulaires. La loi de combinaison des caractères différentiels, suivant laquelle a lieu le développement des hybrides, trouve donc sa base et son explication dans le principe que nous avons établi, à savoir que les hybrides produisent des cellules ovulaires et polliniques qui correspondent en

nombre égal à toutes les formes constantes provenant de la combinaison des caractères réunis par la fécondation.

RECHERCHES SUR LES HYBRIDES D'AUTRES PLANTES

Des recherches ultérieures auront pour but d'établir si la loi de développement, établie pour *Pisum*, vaut également pour les hybrides d'autres plantes. Dans ce but, on a procédé, dernièrement, à plusieurs expériences : deux d'entre elles, faites sur une petite échelle, viennent d'être terminées avec des espèces du genre *Phaseolus* ; on va les mentionner ici. Une expérience faite avec *Phaseolus vulgaris* et *Phaseolus nanus* L. donna un résultat tout à fait concordant. *Ph. nanus* a, en plus de sa tige naine, des gousses vertes uniformément renflées ; par contre, *Ph. vulgaris* a une tige de 10 à 12 pieds et des gousses jaunes et étranglées à la maturité. Les rapports numériques des différentes formes que l'on rencontre dans chaque génération étaient les mêmes que chez *Pisum*. La formation des combinaisons constantes, suivant également la loi de la combinaison simple des caractères, exactement comme dans le cas de *Pisum*. On obtint :

Combinaison constante	Axe	Couleur de la gousse non mûre	Forme de la gousse mûre
1	long	verte	bombée
2	"	"	étranglée
3	"	jaune	bombée
4	"	"	étranglée
5	court	verte	bombée
6	"	"	étranglée
7	"	jaune	bombée
8	"	"	étranglée

La couleur verte de la gousse, sa forme bombée, et la grande tige, étaient, comme chez *Pisum*, des caractères dominants.

Une autre expérience, faite avec deux espèces très différentes de *Phaseolus*, ne donna qu'un résultat partiel. On prit, comme *plante femelle*, *Ph. nanus* L., espèce tout à fait constante, à fleurs blanches en grappes courtes, à petites graines blanches dans des gousses droites, bombées et lisses ; — comme *plante mâle*, *Ph. multiflorus* W. à tige haute et grimpante, à fleurs d'un rouge pourpre en très longues grappes, à gousses rugueuses, recourbées en forme de faucille et grosses graines tachetées et flammées de noir sur un fond rouge fleur de pécher.

L'hybride avait la plus grande analogie avec la plante mâle, seules les fleurs se montraient moins colorées.

La fécondité était très limitée : sur 17 plantes donnant ensemble plusieurs centaines de fleurs, on ne récolta en tout que 49 graines. Celles-ci étaient de taille moyenne et avaient un dessin analogue à celui de *Ph. multiflorus* ; la couleur du fond elle-même n'était pas essentiellement différente. L'année suivante, on obtint 44 plantes dont 31 seulement arrivèrent à floraison. Les caractères de *Ph. nanus*, qui étaient tous latents chez l'hybride, réapparaissaient dans différentes combinaisons ; le rapport dans lequel ils sont avec les caractères dominants devait toutefois rester très peu précis, vu le très petit nombre des plantes d'expérience. Pour quelques caractères cependant, ceux de l'axe et de la forme des gousses par exemple, le rapport était, de même que chez *Pisum*, presque exactement 1 : 3.

Si cette expérience contribue peu à fixer le nombre des différentes formes, elle nous fournit cependant, un exemple *remarquable* de *changement de coloration* chez les fleurs et les

graines des hybrides. On sait que chez *Pisum*, les caractères couleur de fleur et couleur des graines se montrent, sans modification, dans la première génération et dans les suivantes, et que les descendants des hybrides ont exclusivement l'un ou l'autre des deux caractères souches. Il en est autrement dans l'expérience présente. La couleur blanche des fleurs et des graines de *Ph. nanus* apparut, il est vrai, dès la première génération, chez un individu assez fructifère ; mais les fleurs des 30 autres plantes offraient tous les passages du rouge pourpre au violet pâle. La coloration de l'épisperme n'était pas moins variée que celle des fleurs. Aucune plante ne pouvait passer pour parfaitement fertile ; quelques-unes ne produisirent aucun fruit ; chez d'autres, les dernières fleurs seules donnaient des fruits qui n'arrivaient plus à maturité ; 15 plantes seules fournirent des graines bien conformées. Les formes à fleurs rouges dominantes sont celles qui ont la plus grande tendance à l'infécondité : en effet, sur 16 plantes, 4 seulement donnèrent des graines mûres. Trois d'entre elles avaient des graines d'un dessin analogue à celui de *Ph. multiflorus* ; toutefois le fond était moins intense ; la quatrième plante ne donna qu'une graine d'un brun uniforme. Les formes où dominaient les fleurs violettes avaient des graines brun-sombre, brun-noir et noir pur.

L'expérience fut encore poursuivie pendant deux générations dans des conditions également défectueuses, car, même les descendants de plantes relativement fertiles furent, pour une part, peu fertiles ou complètement stériles. On ne retrouva plus d'autres colorations de fleurs et de graines en dehors de celles déjà citées. Les formes qui, dans la première génération, avaient un ou plusieurs des caractères dominés, restaient, en ce qui les concerne, constantes sans exception. De même, parmi les plantes à fleurs violettes et graines brunes ou noires, quelques-unes gardaient la même couleur de fleur et de graines dans les générations suivantes ; la plupart, cependant, à côté de descendants tout à fait semblables à elles-mêmes, en donnaient d'autres à fleurs blanches et à épisperme de la même couleur. Les plantes à fleurs rouges furent si peu fertiles qu'on ne peut rien affirmer avec certitude au sujet de leur descendance.

Malgré les nombreuses causes de perturbation qu'eut à éviter l'observateur, il ressort cependant suffisamment de cette expérience que le développement des hybrides, en ce qui concerne les caractères ayant trait à la forme de la plante, suit les mêmes lois que chez *Pisum*. Pour ce qui est du caractère de couleur, il semble positivement difficile d'obtenir une concordance suffisante dans les résultats. Outre que la combinaison de deux colorations blanche et rouge-pourpre donne toute une série de couleurs allant du pourpre au violet pâle et au blanc, on doit être frappé de ce fait que, sur 31 plantes donnant des fleurs, une seule prend le caractère récessif de couleur blanche, tandis que chez *Pisum* le fait se présente en moyenne une fois sur quatre plantes.

Mais ces phénomènes, énigmatiques en eux-mêmes, trouveraient, peut-être, une explication dans la loi qui s'applique à *Pisum*, si l'on admettait que la couleur des fleurs et des graines du *Ph. multiflorus* est composée de deux ou de plusieurs couleurs complètement indépendantes et dont chacune se comporte, chez la plante, comme tout autre caractère constant. Si la couleur des fleurs A était composée des caractères indépendants $A_1 + A_2 + \dots$ donnant comme effet d'ensemble une coloration rouge pourpre, il devait se former par fécondation avec le caractère différentiel couleur blanche a , les combinaisons hybrides $A_1a + A_2a + \dots$; il en serait de même pour la coloration correspondante d'épispermes. D'après la supposition précédente, chacune de ces combinaisons de couleurs hybrides serait autonome et se développerait, par conséquent, d'une façon absolument indépendante des autres. On voit donc facilement que, de la combinaison des différentes séries des formes évolutives, devrait provenir une série complète de couleurs. Si, par exemple, $A = A_1 + A_2$, aux hybrides A_1a et A_2a correspondent les séries de développement :

$$A_1 + 2A_1a + a$$

$$A_1 + 2A_2a + a$$

Les membres de ces séries peuvent donner 9 combinaisons différentes, et chacune d'elles sert à désigner une autre couleur :

$$1A_1A_2 \quad 2A_1aA_2 \quad 1A_2a$$

$$2A_1A_2a \quad 4A_1aA_2a \quad 2A_2aa$$

$$1A_1a \quad 2A_1aa \quad 1aa$$

Les nombres placés devant chaque combinaison indiquent en même temps combien il y a, dans la série, de plantes avec la coloration correspondante : il y en a au total 16. Donc, sur la moyenne, chaque groupe de 16 plantes comprendra toutes les couleurs, mais, ainsi que la série elle-même l'indique, dans des proportions inégales.

Si la formation des couleurs se faisait vraiment de cette façon, on pourrait également expliquer ce fait, précédemment cité, que la couleur blanche des fleurs et des gousses ne se trouvait qu'une fois sur 31 plantes de la première génération. Cette coloration n'existe qu'une fois dans la série ; elle ne pouvait donc se produire, en moyenne, qu'une fois pour 16 plantes, et même pour 64 dans le cas de trois caractères de couleur.

Il ne faut pas oublier, toutefois, que l'explication proposée ici repose sur une simple supposition qui n'a d'autre appui que le résultat très incomplet de l'expérience dont on vient de parler. Il serait, du reste, intéressant de poursuivre, dans des recherches analogues, l'étude du développement de la couleur chez les hybrides. Nous apprendrions vraisemblablement par là à comprendre l'extraordinaire diversité du *coloris de nos plantes d'ornement*.

La seule chose que l'on connaisse, à peu près avec certitude jusqu'à présent, est que le caractère *coloris* est extrêmement variable chez la plupart des plantes d'ornement. On a souvent émis l'idée que la stabilité des espèces est ébranlée à un haut degré ou même complètement détruite par la culture ; on est très porté à représenter la formation des espèces cultivées comme étant irrégulière et accidentelle ; on cite alors, ordinairement, les colorations des plantes d'ornement, comme exemple d'instabilité. On ne voit cependant pas bien comment le simple transfert dans un jardin pourrait avoir comme conséquence une révolution si décisive et si durable dans l'organisme végétal. Personne ne voudra sérieusement affirmer que le développement de la plante soit régi, en plein champ, par d'autres lois que dans une plate-bande de jardin. Ici comme là, doivent apparaître des modifications typiques lorsque les conditions de vie de l'espèce sont changées et que cette espèce possède la faculté de s'adapter aux conditions nouvelles. Nous admettrons volontiers que la culture favorise la production de nouvelles variétés et que la main de l'homme obtient plus d'une variation qui devrait disparaître à l'état de nature, mais rien ne nous autorise à admettre que la propension à former des variétés soit exaltée au point que les espèces perdent bientôt toute autonomie et que leurs descendants s'enchaînent en une suite sans fin de formes extrêmement instables. Si une modification dans les conditions de végétation était la seule raison de la variabilité, on devrait s'attendre à ce que les plantes cultivées qui ont été entretenues pendant des siècles dans des conditions presque identiques, aient retrouvé une nouvelle fixité. On sait que ce n'est pas le cas, car c'est justement parmi elles que l'on trouve, non seulement les formes les plus différentes, mais aussi les plus variables. Seules les légumineuses, comme *Pisum*, *Phaseolus*, *Lens*, dont les organes

reproducteurs sont protégés par la carène, font une remarquable exception. Là aussi, il y a eu, pendant une culture de plus de 1000 ans dans les conditions les plus diverses, production de nombreuses variétés. Celles-ci montrent cependant, lorsque les conditions de vie restent semblables, une fixité comparable à celle des espèces sauvages.

Suivant toute vraisemblance, la variabilité des végétaux cultivés dépend d'un facteur auquel on a jusqu'ici accordé peu d'attention. Diverses expériences nous amènent à penser que nos plantes cultivées sont, à peu d'exception près *des membres de différentes séries d'hybrides* dont la descendance régulière est modifiée et contrariée par de fréquents croisements entre les différentes formes. Les végétaux cultivés, en effet, sont, la plupart du temps, élevés en grand nombre côte à côte ; cette circonstance favorise les fécondations croisées entre les variétés présentes et les espèces elles-mêmes. La vraisemblance de cette idée se trouve corroborée par ce fait que, dans le grand nombre des formes variables, on en trouve toujours quelques-unes qui restent constantes par l'un ou l'autre de leurs caractères, pourvu que l'on écarte avec soin toute influence étrangère. Ces formes se développent exactement comme certains termes de nos séries d'hybrides. Et même, pour le plus sensible de tous les caractères, celui de couleur, il ne peut échapper à une observation attentive que la tendance à la variabilité apparaît à des degrés très différents chez les diverses formes. Parmi des plantes provenant d'une fécondation spontanée, il y en a souvent dont les descendants diffèrent beaucoup les uns des autres par la nature et le groupement des couleurs, tandis que d'autres donnent des formes peu différentes; et, sur une très grande quantité, on en trouve quelques-unes qui transmettent à leurs descendants leur coloris non modifié. Les *Dianthus* cultivés en sont un instructif exemple. Un spécimen de *Dianthus caryophyllus* à fleurs blanches, dérivant lui-même d'une variété blanche, fut enfermé dans une serre pendant la floraison ; les nombreuses graines obtenues donnèrent toutes également des individus à fleurs blanches. Une aberration rouge tirant un peu sur le violet et une autre blanche rayée de rouge donnèrent un résultat analogue. Beaucoup d'autres, par contre, qui avaient été protégées de la même manière, donnèrent des descendants d'un dessin et d'un coloris plus ou moins différents.

Si l'on considère les coloris qui proviennent, chez les plantes d'ornement, de fécondations semblables, il sera difficile de se refuser à admettre que, dans ce cas également, le développement s'effectue suivant une loi déterminée qui peut trouver son expression *dans la combinaison de plusieurs caractères-couleur indépendants*.

CONCLUSIONS

Il ne serait pas sans intérêt de comparer les observations faites chez *Pisum* avec les résultats auxquels sont arrivés, dans leurs recherches, Kœlreuter et Gaertner qui font autorité en la matière. D'après eux, les hybrides, par leur aspect extérieur, ou bien tiennent le milieu entre les espèces souches, ou bien se rapprochent du type de l'une d'elles, et, quelquefois, en sont à peine distincts. De leurs graines proviennent ordinairement, lorsque leur propre pollen sert à la fécondation, des formes diverses qui s'éloignent du type normal. En règle générale, la majorité des individus provenant d'une fécondation conserve la forme de l'hybride, tandis que quelques autres ressemblent plus à la plante femelle et que, çà et là, un des individus se rapproche de la plante mâle. Toutefois, cela n'a pas lieu pour tous les hybrides sans exception. Pour quelques-uns, une partie des descendants se rapproche de la plante femelle, une autre de la plante mâle, ou bien tous ont une plus grande tendance vers l'une des directions. Chez d'autres, cependant, *ils restent absolument semblables à l'hybride* et se reproduisent sans modifications. Les hybrides des variétés se comportent comme les

hybrides des espèces ; ils possèdent seulement une variabilité des formes encore plus grande et une tendance plus prononcée à revenir aux formes souches.

En ce qui concerne *la forme* des hybrides et leur *développement* tel qu'il se produit en règle générale, on ne peut méconnaître une concordance avec les observations faites chez *Pisum*. Il en est autrement avec les exceptions déjà citées ; Gaertner reconnaît même que l'on éprouve très souvent de grandes difficultés à déterminer avec précision à laquelle des deux espèces souches ressemble le plus une forme donnée, car cela dépend beaucoup de l'appréciation personnelle de l'observateur. Une autre circonstance peut cependant encore contribuer à ce que les résultats, malgré une observation et une diagnose des plus soignées, restent hésitants et imprécis. On s'est servi, la plupart du temps, pour les expériences, de plantes considérées comme bonnes espèces et différant par un très grand nombre de caractères. À côté de caractères nettement apparents, il faut aussi tenir compte, lorsque l'on a affaire à une similitude générale plus ou moins grande, d'autres caractères souvent difficiles à exprimer par des mots, mais qui suffisent cependant, tout botaniste le sait bien, à donner aux formes un aspect particulier. Si l'on admet que le développement des hybrides suit les lois établies pour *Pisum*, la série doit, dans chacune des expériences, comprendre un très grand nombre de formes ; on sait, en effet, que le nombre des termes de cette série varie comme le cube du nombre des caractères différentiels. Avec un nombre relativement petit de plantes d'essai, le résultat ne peut donc être qu'approché et doit, dans quelques cas, varier d'une façon assez appréciable. Si, par exemple, les deux plantes souches diffèrent par 7 caractères, et si l'on élève 100 à 200 plantes provenant des graines de leurs hybrides dans le but de déterminer les relations de parenté de leurs descendants, on voit facilement combien le jugement doit être incertain ; en effet, pour 7 caractères différentiels, la série des combinaisons comprend 16 384 individus avec 2 187 formes différentes. L'affinité pourrait donc se manifester tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre, suivant que le hasard présente à l'observateur l'une ou l'autre des formes en plus grande quantité.

S'il se trouve, d'autre part, parmi les caractères différentiels, des caractères dominants qui passent tels quels, ou presque sans modifications, chez les hybrides, les individus des différentes séries devront toujours se rapprocher plus particulièrement de celle des deux espèces souches qui possède le plus grand nombre de caractères dominants. Dans les expériences faites chez *Pisum* avec trois sortes de caractères différentiels, et rapportées précédemment, les caractères dominants appartenaient tous à la plante femelle. Bien que les termes de la série manifestent une égale tendance, d'après leur constitution intime, vers les deux plantes souches, le type de la plante femelle avait toutefois, dans cette expérience, une telle prépondérance que, sur 64 plantes de la première génération, 54 lui ressemblaient exactement ou n'en différaient que par un caractère. On voit combien, dans certaines circonstances, il peut être risqué de tirer, de la ressemblance extérieure des hybrides, des conclusions sur leur parenté intime.

Gaertner dit que, dans les cas où le développement était régulier, les descendants des hybrides ne reproduisaient pas les deux espèces souches elles-mêmes, mais seulement quelques individus leur tenant de très près. Il ne pouvait évidemment en être autrement avec des séries de formes peu étendues. Dans le cas de 7 caractères différentiels, par exemple, sur plus de 16 000 descendants de l'hybride, on ne trouve qu'une fois chacune des deux formes souches. Par conséquent, il n'est pas très facile de les obtenir lorsqu'on dispose d'un petit nombre de plantes d'expérience ; on peut cependant compter, avec certaine vraisemblance, sur l'apparition de quelques formes qui en approchent dans la série.

Nous rencontrons des *faits essentiellement différents* chez les hybrides qui restent constants dans leur descendance et se reproduisent comme les espèces pures. D'après Gaertner, appartiennent à ce groupe les hybrides suivants qui sont *remarquablement fructifères*, *Aquilegia atropurpurea-canadensis*, *Lavatera pseudolbia-thuringiaca*, *Geum urbano-rivale*, quelques *Dianthus* hybrides et, d'après Wichura, les hybrides de Saules. Ce fait a une grande importance pour l'histoire du développement des plantes, car des hybrides fixés acquièrent la signification d'*espèces nouvelles*. L'exactitude du fait est garantie par d'excellents observateurs et ne peut être mise en doute. Gaertner a eu l'occasion de suivre, jusqu'à la 10^e génération, *Dianthus Armeria-deltoides* qui se reproduisait de lui-même dans son jardin

Chez *Pisum*, des recherches ont montré que les hybrides produisent des cellules ovulaires et polliniques de *différentes sortes* et que, dans ce fait, se trouve l'explication de la variabilité de leurs descendants. Pour d'autres hybrides également, dont les descendants se comportent de la même façon, nous pouvons supposer une raison analogue, par contre, pour ceux qui restent constants, il semble possible d'admettre que leurs cellules sexuelles sont de même nature et en concordance avec la cellule hybride fondamentale. D'après des physiologistes connus, il y a, dans la reproduction des phanérogames, fusion d'un couple ovule-pollen en une seule cellule¹⁴ qui, par assimilation et formation de nouvelles cellules, peut donner un organisme indépendant. Ce développement suit strictement une loi basée sur la structure et la disposition des éléments qui ont réussi à constituer dans la cellule un groupement viable. Si les cellules reproductrices sont de même nature et si elles concordent avec la cellule fondamentale de la plante mère, le développement du nouvel individu suivra également les lois qui régissent la plante mère. S'il arrive qu'une cellule ovulaire s'allie avec une cellule pollinique *de nature différente*, nous devons admettre qu'entre les éléments qui conditionnent les différences réciproques, il se produit une certaine compensation. La cellule intermédiaire qui en résulte devient la base de l'organisme hybride dont le développement suit nécessairement une autre loi que celle des deux plantes souches. Si l'on considère la compensation comme complète, c'est-à-dire si l'on admet que l'embryon hybride est formé de cellules de même nature et dans les quelles les différences sont *conjuguées totalement et d'une façon permanente*, il en résulterait, comme autre conséquence, que l'hybride, de même que tout autre végétal fixe, resterait invariable dans sa descendance. Les cellules reproductrices qui sont formées dans les ovaires et les anthères de cet hybride sont de même nature, et analogues à la cellule intermédiaire originelle.

En ce qui concerne les hybrides dont les descendants sont *variables*, on pourrait peut-être admettre entre les éléments différentiels des cellules ovulaires et polliniques un arrangement tel qu'il puisse encore y avoir formation d'une cellule servant de base à l'hybride, sans que la compensation des éléments opposés soit cependant autre chose qu'éphémère et sans qu'elle dépasse la vie de l'hybride. Comme on ne peut constater aucune modification dans l'aspect extérieur de cet hybride pendant tout le cours de la végétation, nous devrions en conclure que les éléments différentiels ne parviennent à sortir de la combinaison qui a végétation, nous devrions en conclure que les éléments différentiels ne parviennent à sortir de la combinaison qui leur est imposée qu'au moment de la formation des cellules sexuelles. Tous les éléments présents concourent à la formation de ces cellules par un groupement

¹⁴ Chez *Pisum*, il y a, sans aucun doute, dans la formation du nouvel embryon, union complète des éléments des deux cellules sexuelles. Serait-il, sans cela, possible d'expliquer comment les deux formes souches réapparaissent en nombre égal parmi les descendants des hybrides, et avec toutes leurs particularités ? Si l'ovule n'avait sur la cellule pollinique qu'une action superficielle, si son rôle se réduisait à celui d'une nourrice, toute fécondation artificielle ne pourrait avoir d'autre résultat que de donner un hybride ressemblant exclusivement à la plante mâle, ou très voisin d'elle. C'est ce que nos recherches n'ont, jusqu'ici, confirmé en aucune façon. Nous trouvons évidemment une très forte preuve de l'union complète du contenu des deux cellules, dans cette donnée, confirmée de tous côtés, qu'il est indifférent pour la forme de l'hybride que l'une des deux plantes souches serve de plante femelle ou de plante mâle.

absolument spontané et uniforme, dans lequel seuls les éléments différentiels s'excluent réciproquement. De cette façon est rendue possible la production d'autant de sortes de cellules ovulaires et polliniques que les éléments formatifs permettent de combinaisons.

La tentative qui vient d'être faite, pour ramener la principale différence dans le développement des hybrides à *une combinaison durable ou passagère* des différents éléments cellulaires¹⁵, ne peut évidemment prétendre qu'à la valeur d'une hypothèse, à laquelle l'absence de données certaines laisse encore un vaste champ libre. L'opinion que nous venons d'émettre trouve une certaine vraisemblance dans ce fait, établi pour *Pisum*, que la façon dont se comporte chaque couple de caractères différentiels en combinaison hybride est indépendante des autres différences entre les deux plantes souches, et dans cet autre, que l'hybride produit autant de sortes de cellules ovulaires et polliniques qu'il peut y avoir de formes constantes de combinaison. Les caractères différentiels¹⁶ de deux plantes peuvent donc ne reposer finalement que sur des différences dans la qualité et le groupement des éléments qui sont en échanges vitaux réciproques dans leurs cellules fondamentales.

La validité des lois proposées pour *Pisum* aurait certainement elle-même besoin de confirmation ; c'est pourquoi, il serait à souhaiter qu'on refit au moins les expériences les plus importantes, par exemple celles sur la nature des cellules sexuelles hybrides. Il peut très bien échapper à l'observateur isolé un élément de différenciation qui, s'il semble insignifiant au début, peut cependant prendre une importance telle que l'on ne puisse le négliger pour le résultat final. De nouvelles expériences permettront seules de déterminer si les hybrides variables d'autres espèces végétales se comportent d'une façon concordante ; on pourrait, toutefois, penser qu'il ne puisse y avoir de différence essentielle sur les points principaux, car *l'unité* de plan dans le développement de la vie organique est incontestable

En terminant, il faut encore mentionner spécialement les expériences de Kœlreuter, Gaertner et d'autres observateurs *sur la transformation d'une espèce en une autre, par fécondation artificielle*. On a attribué une importance toute particulière à ces expériences que Gaertner range parmi «les plus difficiles de toutes en hybridation».

Si l'on veut transformer une espèce *A* en une autre *B*, on les féconde l'une par l'autre ; puis on féconde les hybrides obtenus avec le pollen de *B*. On choisit alors, parmi les descendants, la forme qui se rapproche le plus de l'espèce *B*, on la féconde de nouveau par cette dernière ; et ainsi de suite, jusqu'à ce que l'on obtienne une forme qui soit semblable à *B* et se reproduise sans variation. On a ainsi transformé l'espèce *A* en l'espèce *B*. Gaertner a fait, à lui seul, 30 expériences semblables, avec des plantes des genres : *Aquilegia*, *Dianthus*, *Geum*, *Lavatera*, *Lychnis*, *Malva*, *Nicotiana*, et *Oenothera*. La durée de la transformation n'était pas la même pour toutes les espèces. Tandis que, pour quelques-unes, il suffisait de 3 fécondations successives, pour d'autres, on devait les répéter 5 ou 6 fois ; et même, des expériences différentes donnèrent des résultats différents pour une même espèce. Gaertner attribue ces différences à ce fait que «la force spécifique, qu'une espèce développe au moment de sa reproduction, en vue de la modification et de la transformation du type maternel, est très différente pour les différents végétaux, et que, par conséquent, la durée et le nombre de générations nécessaires pour transformer une espèce en une autre doit également varier ; certaines espèces exigent donc plus de générations que d'autres pour que la transformation soit complète». Le même observateur remarque encore que «le type et l'individu choisis pour une transformation ultérieure influent sur la manière dont elle s'opère.

¹⁵ Die differirenden Zellelemente.

¹⁶ Die unterscheidenden Merkmale.

Si l'on pouvait admettre que, dans ces expériences, le développement des formes se fait comme chez *Pisum*, tout le processus de transformation serait relativement simple à expliquer. L'hybride forme autant de sortes de cellules ovulaires que les caractères réunis en lui comportent de combinaisons constantes ; l'une d'elles concorde toujours avec les cellules polliniques fécondantes. Par conséquent, il y a toujours possibilité, dans toutes les expériences semblables, d'obtenir, dès la deuxième fécondation, «une forme constante identique à la plante mâle. Mais l'obtention certaine de cette forme dépend, dans chaque cas particulier, du nombre des plantes en expérience, ainsi que du nombre des caractères différentiels qui sont réunis pour la fécondation. Admettons, par exemple, que les plantes choisies pour l'expérience diffèrent par trois de leurs caractères, et qu'il faille transformer l'espèce *ABC* en une autre *abc* par fécondations répétées au moyen du pollen de cette dernière. L'hybride provenant de la première fécondation produit 8 espèces différentes de cellules ovulaires, à savoir :

$$ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC, abc.$$

On les féconde de nouveau, dans la deuxième année d'expérience, avec le pollen *abc* et l'on obtient la série :

$$AaBbCc + AaBbc + AabCc + aBbCc \\ + Aabc + aBbc + abCc + abc.$$

Comme la forme *abc* se trouve une fois dans cette série de 8 termes, il est peu vraisemblable qu'elle arrive à manquer parmi les plantes en expérience, même si on n'en élevait qu'un petit nombre ; et la transformation serait complète après la deuxième fécondation. Si, par hasard, on ne l'obtenait pas, il faudrait répéter la fécondation avec une des combinaisons qui s'en rapprochent : *Aabc*, *aBbc*, *abCc*. Il est clair qu'une telle expérience doit être d'autant plus prolongée que le nombre des plantes en expérience est plus petit et que les caractères différentiels sont en plus grande quantité chez les deux plantes souches ; on voit, de plus, que les mêmes espèces peuvent facilement présenter, ainsi que Gaertner l'a observé, un retard d'une et même de deux générations. La transformation d'espèces très éloignées ne peut, en tout cas, être achevée qu'en 5 ou 6 années d'expériences, puisque le nombre des différentes cellules ovulaires qui se forment chez l'hybride varie par rapport aux caractères différentiels comme les puissances de 2¹⁷.

Gaertner a montré, par des expériences répétées, que la durée d'une transformation *réciproque* varie pour beaucoup d'espèces, de telle sorte que, souvent, une espèce *A* peut être transformée en une autre *B* une génération plus tôt que l'espèce *B* en l'espèce *A*. Il voit dans ce fait la preuve qu'il est bien difficile d'accepter complètement l'opinion de Kœlreuter au dire de qui «les deux natures s'équilibrent parfaitement chez les hybrides ». Il semble cependant que Kœlreuter ne mérite pas ce reproche, que, bien plus, Gaertner n'a pas vu, dans ce cas, un point important sur lequel il a, lui-même, attiré l'attention en une autre circonstance, à savoir que «il faut tenir compte de l'individu choisi pour une prochaine transformation ». Des recherches poursuivies dans cet ordre d'idées avec deux espèces de *Pisum* montrent que le choix des individus convenant le mieux à une fécondation ultérieure peut grandement varier suivant celle des deux espèces qui doit être transformée en l'autre. Les deux plantes en expérience différaient par 5 caractères ; ceux de *A* étaient tous dominants, ceux de *B* tous récessifs. Pour obtenir une transformation *réciproque*, *A* fut fécondé avec le pollen *B* et, inversement, *B* avec celui de *A*. On procéda de même l'année suivante

¹⁷ C'est-à-dire 2ⁿ.

avec les deux sortes d'hybrides. Dans la première expérience *B/A* au bout de la troisième année d'essai, le choix des individus devant servir à une fécondation ultérieure portait sur 87 plantes représentant *les 32 formes possibles*. La deuxième expérience *A/B* fournit 73 plantes qui, par l'extérieur, *ressemblaient parfaitement à la plante mâle*, mais dont la structure intime devait être aussi variée que pour les formes de l'autre expérience. C'est pourquoi un choix raisonné n'était possible que dans la première expérience ; dans la seconde, il fallut éliminer quelques plantes en s'en remettant au simple hasard. Chez ces dernières, une des fleurs seulement fut fécondée avec le pollen de A, le reste fut abandonné à l'autofécondation. Sur chaque groupe de cinq plantes choisies pour la fécondation dans les deux expériences, il y avait, comme le montre la culture de l'année suivante, concordance avec la plante mâle :

dans la 1 ^{re} expérience de	2	plantes,	pour	tous	les caractères
«	3	«	pour	4	caractères
dans la 2 ^e expérience de	2	«	«	3	«
«	2	«	«	2	«
«	1	«	«	1	«

La transformation était donc complète dans la première expérience. Quant à la deuxième, qui ne fut pas poursuivie, une seconde fécondation aurait été probablement nécessaire.

Bien qu'il ne doive guère arriver souvent que les caractères dominants appartiennent exclusivement à l'une ou l'autre des plantes souches, le résultat n'en différera pas moins suivant que l'une ou l'autre possède ces caractères en plus grand nombre. Si la majorité des caractères dominants échoit à la plante mâle, le choix des formes en vue d'une fécondation ultérieure offrira une certitude moindre que dans le cas contraire ; il en résulte un retard dans la durée de la transformation, en supposant que l'on ne considère l'expérience terminée que quand on a obtenu une forme qui, non seulement ressemble à la plante mâle, mais reste également, comme elle, constante dans sa descendance.

Le résultat de ses expériences de transformation amena Gaertner à s'opposer aux naturalistes qui combattent la stabilité de l'espèce plante et admettent un développement continu des espèces végétales. Il voit, dans la complète transformation d'une espèce en une autre, la preuve indubitable que l'espèce est enfermée dans des limites fixes qu'elle ne peut dépasser au cours de ses modifications. Même si on ne peut admettre cette idée sans restriction, on trouve cependant, dans les expériences de Gaertner, une confirmation remarquable de la supposition que nous avons faite précédemment sur la variabilité des plantes cultivées.

Parmi les plantes en expérience, il y a des végétaux cultivés comme *Aquilegia atropurpurea* et *canadensis*, *Dianthus caryophyllus*, *chinensis* et *japonicus*, *Nicotiana rustica* et *paniculata*, qui n'avaient aucunement perdu de leur fixité après des croisements répétés 4 ou 5 fois.

LES LOIS DE L'HÉRÉDITÉ : RECHERCHES SUR DES HYBRIDES VÉGÉTAUX,, ; MENDEL, GREGOR JOHANN : <i>VERSUCHE UEBER PFLANZENHYBRIDEN</i>.....	1
REMARQUES PRÉLIMINAIRES	1
CHOIX DES PLANTES D'EXPÉRIENCE.....	2
DIVISION ET DISPOSITION DES EXPÉRIENCES.....	3
LA FORME DES HYBRIDES	5
LA PREMIÈRE GÉNÉRATION DES HYBRIDES.....	6
LA DEUXIÈME GÉNÉRATION DES HYBRIDES.....	8
LES GÉNÈRES ULTÉRIEURES DES HYBRIDES	9
LES DESCENDANTS DES HYBRIDES CHEZ LESQUELS SONT GROUPÉS PLUSIEURS CARACTÈRES DIFFÉRENTIELS	10
LES CELLULES SEXUELLES DES HYBRIDES	14
RECHERCHES SUR LES HYBRIDES D'AUTRES PLANTES	20
CONCLUSIONS.....	23