LES LOIS DE L'HÉRÉDITÉ

Par M. LUCIEN CUÉNOT

Correspondant de l'Institut,
Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy.

(Suite)

Dans un article précédent (1), nous avons défini les trois lois de l'Hérédité : — dominance ou semi-dominance, — disjonction des facteurs chez les hybrides, — indépendances des facteurs ; mais il ne suffit pas de comprendre ces lois pour interpréter les résultats réels, car il arrive souvent que ceux-ci ne présentent pas la régularité schématique attendue ; aussi, bien des praticiens impatients mettent en doute la généralité du mendélisme ; les cas particuliers que nous allons examiner dans le présent article lui apporteront, au contraire, une nouvelle confirmation en donnant une interprétation simple de faits qui, au premier abord, paraissent tout à fait anormaux.

Facteurs multiples

Lorsqu'il y a union d'un blanc et d'une négresse, ou inversement, tout le monde sait que les enfants sont des *mulâtres*, que l'on considère d'habitude comme des intermédiaires de couleur, à peu près comme le café au lait est intermédiaire entre le café noir et le lait blanc. Nous pourrions supposer que c'est un cas de semi-dominance (1^{re} loi), comme chez la Belle-de-Nuit ; mais si un mulâtre s'unit à une blanche ou à une négresse, le produit est encore mixte, plus clair (quarteron) ou plus foncé (sambo), et ainsi de suite ; les ménages de mulâtres ont aussi, à ce qu'il semble d'après l'observation courante, des enfants mulâtres, et on ne voit pas du tout, dans les familles qui comptent quatre enfants, se réaliser de temps à autre la proportion mendélienne 1-2-1 (1 noir parfait, 2 mulâtres, 1 blanc parfait). Le schéma Souris colorée $\times$ albinos ne paraît donc pas s'appliquer à ce cas.

Une hypothèse très simple, que nous vérifierons du reste, rend bien compte des faits ; nous avons insisté précédemment sur ce point qu'en hérédité il faut penser facteurs et non pas caractères ; or la différence factorielle qui existe entre un noir et un blanc n'est pas du tout compa-

(1) Les lois de l'Hérédité (*Bulletin français de Pisciculture*, 2^e ann., n° 13, Juillet 1929, p. 10-17).

nable à celle qui existe entre une Souris colorée et une Souris albinos : on admet en effet que la couleur du nègre est conditionnée par 3 facteurs indépendants (que nous appellerons A, B et C) dont l'effet s'additionne ; c'est ce que l'on appelle *facteurs multiples* ou *cumulatifs*. Le blanc présente les 3 facteurs symétriques, dominés, *a*, *b* et *c*, et le mulâtre a par conséquent la formule *Aa Bb Cc* ; les facteurs du blanc agissent en diminuant l'effet des facteurs du nègre, tout à fait comme le lait que l'on ajoute au café. En vertu de la deuxième et de la troisième lois, lorsque s'unissent un mulâtre et une mulâtresse, leurs enfants réalisent toutes les combinaisons possibles suivant les proportions 27-9-9-9-3-3-3-1 (voir page 16 de mon précédent article), c'est-à-dire que sur 64 enfants, il n'y aura qu'un noir parfait, homozygote *AA BB CC*, et qu'un blanc parfait, homozygote *aa bb cc*, tandis que les 62 restants seront intermédiaires à

FIG. 14. — Sélection dans le sens « plus » des facteurs de panachure ; le point de départ a été la Souris de gauche qui n'a qu'une tache blanche sous le ventre ; la Souris de droite représente le maximum d'extension du blanc.

des degrés différents. Lorsqu'on examine sur de très gros chiffres la progéniture des mulâtres, on trouve en effet des blancs vrais, des noirs vrais et toute une gamme d'intermédiaires qui ont reçu des noms (sambo, quarteron, octoron, etc.) ; on en voit de nombreux exemplaires dans les rues de New-York, où la population mulâtre est abondante. Mais les familles ne comptant qu'un petit nombre d'enfants, il y a naturellement beaucoup de chances que ceux-ci soient des intermédiaires, d'où la croyance commune que les ménages mulâtres n'ont que des enfants mulâtres.

Pour démontrer qu'il y a bien en jeu des facteurs multiples cumulatifs, il suffit de remarquer que les unions entre intermédiaires clairs (quarteron, octoron), qui ont par exemple des formules comme *aa bb CC* ou *Aa Bb cc*, c'est-à-dire qui ne renferment plus au complet les facteurs nécessaires pour conditionner la peau noire, ne donnent jamais de réversions noires, tandis que les unions entre sambos (formule *AA Bb Cc*) qui ne possèdent pas au complet les facteurs nécessaires pour conditionner la peau blanche, ne donnent jamais de réversions blanches.

Les caractères conditionnés par des facteurs multiples sont très nombreux, particulièrement parmi les caractères dimensionnels ; ils présentent l'intérêt considérable de pouvoir être modifiés par sélection, comme on le voit nettement dans l'exemple suivant :

Il n'est pas rare de trouver des Souris sauvages qui présentent sur leur pelage foncé une tache blanche irrégulière, plus ou moins étendue, soit à la queue, soit sous le ventre (fig. 14) ; si l'on croise deux de ces Souris panachées, on obtient des petits tous panachés, la tache blanche étant tantôt un peu plus grande, tantôt un peu plus petite que celle des parents : il y a comme une oscillation du caractère au point de vue quantitatif. Isolons d'une part deux individus présentant la plus grande tache, et d'autre part deux individus présentant la plus petite ; les deux individus « plus » ont à leur tour des descendants dont la tache blanche varie encore d'étendue, quelques-uns dépassant les parents ; choisissons de nouveau les deux Souris les plus panachées et croisons-les. Par cette sélection continue, on obtient assez vite, au bout de cinq ou six générations (fig. 14), des Souris presque entièrement blanches, le blanc ayant presque tout envahi ; il ne reste qu'une petite tache colorée près d'une oreille. De même, en pratiquant la sélection dans le sens « moins », on obtient rapidement des Souris à pelage uniformément coloré, ne présentant plus qu'une insignifiante tache blanche ou même seulement quelques poils blancs.

L'interprétation de ces résultats est exactement la même que pour les mulâtres ; la panachure, dans les cas des Souris, des Rats, des Lapins hollandais, etc., est conditionnée par un certain nombre de facteurs (on admet qu'il y en a au moins quatre) qui ont présenté des mutations quantitatives correspondant chacune à une certaine étendue de blanc dans le pelage ; nous pouvons les désigner par le symbole s avec un exposant : s^1, s^2, s^3, s^4 . Une Souris possédant les facteurs $s^1 s^1 s^1 s^1$, sera à peine panachée ; la Souris $s^1 s^1 s^1 s^4$ présentera le maximum de panachure ; bien entendu, peuvent se réaliser tous les intermédiaires hétérozygotes imaginables. Quand on croise une Souris peu panachée $s^1 s^1 s^1 s^1$ avec une Souris très panachée $s^4 s^4 s^4 s^4$, les premiers facteurs sont sensiblement dominants ; il y a ensuite disjonction dans la Fr (1), conformément à la 2^e loi, ce qui donne toutes sortes de combinaisons correspondant aux panachures intermédiaires entre le « plus » et le « moins ». Quand on pratique la sélection dans le sens « plus », on élimine les facteurs « moins », s^1 et s^2 par exemple, et on accumule les facteurs « plus », jusqu'au moment où on arrive à la formule $s^1 s^1 s^1 s^4$. En croisant deux Souris de pelage uniforme, renfermant chacune à l'état dominé des facteurs de panachure, on pourra obtenir des petits panachés (1 sur 4, proportion mendélienne) ; mais en croisant deux Souris panachées, on ne pourra jamais avoir un individu de pelage uniforme, le facteur S de ce dernier ayant été remplacé par le groupement des facteurs s .

(1) Je rappelle que Fr est une abréviation désignant la première génération filiale.

Il y a beaucoup de caractères qui sont en rapport avec des facteurs multiples : d'une façon générale, tous ceux qui présentent une continuité manifeste, les types extrêmes étant reliés par des intermédiaires (la taille par exemple). Je citerai encore le pelage angora des Cobayes et Lapins (dominé par le poil court), la queue rudimentaire du Chat de l'île de Man (dominant sur la queue longue), le nombre des trayons des mamelles chez les Brebis, la couleur des cheveux et des yeux chez l'Homme (les couleurs foncées, à partir du noir, dominent les couleurs plus claires jusqu'aux cheveux blond filasse et les yeux bleus), l'emplumage des pattes de Poules (dominant sur les pattes nues), la hernie cérébrale de la Poule Padoue (dominée par la tête normale), la longue queue du Coq Phénix du Japon (dominant sur la queue courte), etc.

Facteurs léthals

On appelle *facteur léthal* (1) un facteur qui, en double dose dans un œuf fécondé, a une action telle que la mort frappe plus ou moins vite l'être sorti de cet œuf.

Comment pouvons-nous donc connaître le facteur léthal, puisqu'il disparaît avec son porteur ? C'est qu'en simple dose, compensé ou corrigé en quelque sorte par le facteur symétrique normal, il ne détermine pas la mort ; son action apparaît alors visiblement sur le corps, s'il a une valeur dominante.

Nous prendrons comme exemple une race de Souris dont le pelage a une belle coloration jaune d'or ou jaune orangé ; elle possède un facteur de coloration, léthal en double dose, qui domine les facteurs du gris et du noir. Or, lorsqu'on élève des Souris jaunes en les croisant constamment entre elles, on ne parvient jamais à obtenir une Souris homozygote, pure pour le facteur du jaune ; toujours les couples donnent un mélange de Souris jaunes (en majorité) et de Souris d'une autre couleur, grise, noire, brune, dans une proportion de 2 à 1 ; la Souris jaune est donc toujours et forcément hétérozygote. Voici l'interprétation factorielle de cette anomalie :

Appelons J le facteur du jaune et G le facteur symétrique conditionnant la couleur grise ; quand on croise deux Souris jaunes, il y a fécondation d'œufs J et G en nombre égal (2^e loi) par des spermatozoïdes J et G en nombre égal : il devrait en résulter, comme dans l'exemple choisi pour illustrer la 2^e loi, les trois combinaisons 1 JJ + 2 JG + 1 GG. Mais la combinaison JJ, léthale, n'est pas viable ; les embryons qui ont cette formule commencent à se développer, puis meurent dans l'utérus de la mère, où on retrouve leurs débris ; il ne naît donc que 2 JG + 1 GG, soit, en vertu de la dominance de J sur G, 2 jaunes et 1 gris. L'action léthale de J est annihilée chez la Souris jaune par la présence de G, tandis que son action sur la couleur s'exprime d'une façon dominante (en réalité la

(1) Du latin *lethalis*, mortel.

Souris jaune n'est pas un animal parfaitement bien portant ; elle a une forte tendance à l'adiposité et est parfois stérile). Bien entendu, les portées

FIG. 15. — Souris blanche femelle à queue courte : mutation conditionnée par un facteur léthal.

de jaune $\times$ jaune ont un nombre moyen de petits qui est plus faible que celui des portées de jaune $\times$ gris, ou de gris $\times$ gris, puisque dans le premier cas il y a une des combinaisons, soit un quart des petits, qui meurt.

On connaît beaucoup de facteurs léthals : le facteur qui conditionne le raccourcissement de la queue ou son absence chez la Souris (fig. 15) et le Chien ; le facteur qui change en blanc le jaune du Canari, celui qui détermine la présence d'une huppe chez le même Oiseau. Il y en a aussi chez les végétaux : la variété *aurea* à feuilles jaune verdâtre de la Gueule-de-Loup (*Antirrhinum majus*) et du *Pelargonium zonale* est toujours hétérozygote comme la Souris jaune ; le facteur léthal correspond à l'absence de chlorophylle, indis-

pensable à l'alimentation des plantes, et il est compensé par un facteur normal qui conditionne la présence de cette substance ; les germes *aurea* homozygotes, n'ayant pas du tout de chlorophylle, sont jaunes et meurent de faim après quelques jours d'existence ; mais on peut les conserver en les greffant sur des pieds verts qui leur fournissent les aliments nécessaires.

Il y aussi des facteurs *semi-léthals*, à des degrés très variés, qui rendent l'animal délicat et le prédisposent à mourir en bas âge : la peau sans poils et la valse des Souris appartiennent à cette catégorie. La semi-léthalité peut être corrigée par des soins appropriés ; ainsi les Souris valseuses, élevées dans de bonnes conditions, ont une mortalité qui n'excède pas sensiblement celle des Souris non valseuses.

Caractères infixables

On appelle *caractères infixables* ou pour employer un terme anglais correspondant, *caractères ever-sporting* (1), des traits raciaux qu'il est impossible de fixer d'une façon absolue, quelle que soit la durée des sélections purificatrices. Les végétaux (fleurs striées, Trèfle à 5 feuilles, tiges fasciées) en présentent de nombreux exemples ; parmi les animaux,

FIG. 16. — Mutation infixable chez la Poule Houdan, se traduisant par la présence d'un 5^e doigt résultant du dédoublement du pouce (I) ; II, III et IV, les trois doigts antérieurs ; E, ergot.

(1) Les Anglais appellent *sports* des variations brusques qui apparaissent dans la descendance de races présumées pures.

je citerai celui des Poules Houdan et Dorking : ces races diffèrent des autres Poules par la présence aux pattes d'un cinquième doigt, provenant du dédoublement du pouce, et comme celui-ci tourné en arrière (fig. 16). Quand on croise ces Poules pentadactyles avec une race à quatre doigts, le caractère doigt supplémentaire est dominant, mais avec une certaine incertitude, les hybrides pouvant avoir le doigt supplémentaire plus petit que chez le type, ou bien n'existant qu'à une seule patte, ou même n'en ayant pas du tout (20 % des cas), ou encore ayant 6 doigts d'un côté et 5 de l'autre, ou 6 doigts des deux côtés. Du reste, dans les élevages les plus sélectionnés des races pentadactyles, il apparaît de temps en temps (3 à 4 %) des Poules à 4 doigts ; enfin en croisant entre elles des Poules à 4 doigts, donc normales, mais ayant eu des ancêtres plus ou moins proches à pattes pentadactyles, on peut voir apparaître, mais en très faible proportion, des poulets à 5 doigts (phénomène, encore mal expliqué, de l'*inversion de dominance*).

Bien que l'interprétation mendélienne de l'*ever-sporting* ne soit pas parfaitement satisfaisante ou du moins suffisamment certaine, il est très probable que c'est un cas extrême de mutation conditionnée par des facteurs multiples ; mais quelques-uns de ces facteurs sont léthals en double dose, de sorte que la race ne peut jamais être absolument pure, car il y a toujours des facteurs normaux qui se glissent en antagonistes des léthals en simple dose ; de temps en temps, les normaux peuvent être assez nombreux pour inhiber le caractère spécial de la race infixable.

Atavisme ou réversion

Depuis longtemps, on a remarqué qu'à la suite de certains croisements de plantes ou d'animaux, il apparaissait dans la progéniture des formes rappelant incontestablement un ancêtre disparu depuis de nombreuses générations ; c'est ce que l'on appelle des *atavistes* (du latin *atavus*, ancêtre).

Je rappellerai tout d'abord l'exemple classique de DARWIN : il croisa entre elles des races diverses de Pigeons, deux noirs (barbe), une blanche à queue rouge (heurté), et un paon blanc ; dans la progéniture des hybrides fortement hétérozygotes qu'il obtint, il vit apparaître des Pigeons tout à fait différents : d'un bleu magnifique avec le croupion blanc, une double barre noire sur les ailes, la queue barrée de noir près de l'extrémité et marquée de blanc sur les bords latéraux, en somme l'exact portrait du Pigeon de roche (*Columba livia*), que l'on a d'excellentes raisons pour regarder comme l'ancêtre (ou un des ancêtres) des races domestiques.

La production d'atavistes a fortement intrigué les biologistes qui, avant la période mendélienne, ont édifié des théories de l'Hérédité ; il fallait bien admettre que d'une façon ou d'une autre, le patrimoine héréditaire d'un ancêtre s'était conservé intact mais caché dans les cellules des races nouvelles, comme une espèce de dépôt sacré, en dépit des innombrables générations et des mutations qui s'étaient succédées, puisque, parfois, il

revenait au jour avec exactitude. Les hypothèses lourdement compliquées émises à ce sujet sont aujourd'hui sans intérêt ; rien n'est plus simple à expliquer dans la doctrine mendélienne des facteurs.

Le phénomène de la réversion est dû à la rencontre de facteurs, provenant de l'un et l'autre parents, qui donnent une combinaison dominante identique à celle qui caractérisait l'ancêtre ; quand on connaît dans diverses races les formules héréditaires et les relations de dominance, on peut combiner des croisements qui donnent à coup sûr des atavistes. Ainsi il existe une race de Souris gris perle à yeux rouges, qui a la formule factorielle $C a B p D$ et une race de Souris blanches également à yeux rouges qui a la formule $c A b P d$ (1) ; si on les croise, on obtient des hybrides gris à yeux noirs (atavistes), cinq fois hétérozygotes, qui ont la formule $C c A a B b P p D d$, ou, en négligeant les facteurs dominés, $C A B P D$ (1) ; or, cette formule est exactement celle de la Souris sauvage, à pelage gris et à yeux noirs, ancêtre certain des races de Souris de laboratoire. Le jeu des facteurs explique parfaitement : 1° la réapparition de l'ancêtre ; 2° ce résultat, en apparence paradoxal, de la formation de Souris à yeux noirs, alors que les deux parents et les grands-parents, jusqu'au loin qu'on voudra remonter, avaient les yeux rouges. On voit, une fois de plus, qu'en hérédité il faut penser facteurs et non pas caractères.

Il est inutile de dire que si l'on vérifie la constitution génétique des Souris atavistes de la F_1 , on constate qu'elle est exactement celle que fait prévoir la théorie ; ce ne sont donc pas de vrais ancêtres, mais bien des hétérozygotes compliqués qui ont l'aspect extérieur de l'ancêtre parce qu'ils possèdent les facteurs dominants caractéristiques de celui-ci.

Hérédité retardée

L'hérédité retardée est un terme qui s'applique en particulier aux caractères des œufs, lesquels sont déterminés exclusivement par la structure des organes génitaux de la femelle, indépendamment de la fécondation. Il est évident que dans un œuf de Poule, la couleur, la forme et l'épaisseur de la coque, ainsi que la couleur du jaune, sont déterminées uniquement par les glandes de l'oviducte ou l'ovaire de la Poule et que le mâle n'y est pour rien ; aussi lorsqu'on croise une Poule homozygote

(1) Voici quelle est la signification des lettres-symboles qui composent les deux formules héréditaires ci-dessus : une lettre majuscule indique un facteur dominant, la minuscule correspondante le facteur dominé ; C est un facteur général de coloration, dont la présence est nécessaire pour qu'il y ait formation d'une couleur quelconque ; quand il est remplacé par c, l'animal est albinos à yeux rouges, tout pigment manquant dans le pelage et les yeux, quels que soient les autres facteurs de la formule. A est le facteur de la coloration grise quand C, B et D sont présents (B et D sont des facteurs intensificateurs de la coloration) ; quand A est remplacé par a, toujours avec C, B et D, le pelage est noir. P conditionne des yeux de couleur foncée et n'a naturellement aucun effet chez l'albinos (pas plus que A, b et d), puisque la formation de pigment n'est pas possible ; quand il est remplacé par p, les yeux sont rouges et la teinte générale du pelage baisse de ton ; dans le cas présent (avec a, B et D), elle passe du noir au gris perle. Il n'est pas difficile de prévoir que le croisement $C a B p D \times c A b P d$ donnera des Souris à yeux noirs (à cause de C et P) et à pelage gris (à cause de C, A, B et D).

qui pond des œufs à coque brunâtre (Buff Orpington, Plymouth Rock) avec un Coq appartenant à une race dont les œufs sont parfaitement blancs (Leghorn blanc), on peut s'attendre à ce que la Poule continue, après fécondation, à pondre pendant toute sa vie des œufs brunâtres (la couleur présente normalement des fluctuations saisonnières, dont il faut être prévenu). Mais les Poules F_1 issues de ce croisement posséderont les deux facteurs oppositifs correspondants, l'un venant de la mère (coquille brunâtre), l'autre venant du père (coquille blanche) ; dans les cellules de l'oviducte se trouvent aussi les deux facteurs qui s'expriment en semi-dominance, de sorte que ces Poules F_1 pondront des œufs dont la coquille aura une teinte intermédiaire entre le brunâtre et le blanc, le blanc ayant une légère tendance à prendre le dessus. Ce sera seulement à la génération suivante (F_2) que l'on constatera dans les œufs la disjonction entre le facteur de la coquille brunâtre et celui de la coquille blanche, c'est-à-dire que l'on aura des Poules F_2 qui pondront des œufs brunâtres, d'autres qui pondront des œufs blancs, et d'autres encore des œufs de couleur intermédiaire.

Le terme d'hérédité retardée, qui n'est pas excellent du reste, fait allusion à ceci : l'œuf appartient en somme à la génération qui suit celle de l'animal producteur dudit œuf ; l'œuf pondu par F_1 est en réalité le début de la F_2 ; il y a donc un décalage dans le temps des phénomènes mendéliens.

(A suivre).

FORMULE D'EMPOISSONNAGE

Par le COMTE DE NEUFBOURG

Je remercie vivement, des marques de leur confiance, les nombreux correspondants qui me demandent comment empoissonner leurs étangs. Mais n'étant pas théoricien, ayant 200 hectares d'eau à ma main, des vaches, et quelques autres occupations, j'ai peu de loisirs.

S'il faut une visite domiciliaire, voilà des années que je conseille de la demander à M. LHÉRITIER, d'Ambazac.

Pour aujourd'hui, je répondrai en bloc à tous ceux qui veulent savoir combien de têtes ils doivent mettre dans leur eau.

Posons une formule d'une algèbre facile :

Soit : a , le rendement d'un étang en livres de poisson, c'est-à-dire le poids total retiré de la moyenne des pêches précédentes, toutes choses égales d'ailleurs : sans faucardage, sans engrais, sans sélection. Notez qu'avec ces trois facteurs d'amélioration, a deviendra = $2 a$, dans les fonds moyens pour lesquels a avoisine 200 livres ; $3 a$ dans les bons où $a = 250$ livres. Dans les mauvais fonds où $a = 100$ livres, toutes les améliorations arriveront péniblement à $2 a$, et il n'y faut pas trop compter.

Tout propriétaire peut connaître la valeur de a pour ses étangs, et si, faucardant, engraisant, sélectionnant, il arrive à $2 a$ ou à $3 a$.