

Les génies

N° 35 - mai - juillet 2008

de la science

POUR LA SCIENCE

L'actualité de l'histoire des sciences

Mendel

MENDEL

Les prémices de la génétique

ET AUSSI

L'antiracisme au début du XX^e siècle

André Aubréville et l'avancée du désert

$ABC + ABc +$
 $AbC + Abc + aBC +$
 $aBc + abC + \dots$

FRANCE: 1100 g, 4,00 € surtaxe 720 €,
TOUTS SERVICES 990 g, 3,90 € surtaxe 720 €,
CANADA, USA, COLOMBIE, BRÉSIL, 7,50 €,
CHINA, ASIE, 11,00 € (hors 10,00 €),
PORTUGAL: 7,50 €, MALAISIE: 10,00 €

M 05317 - 35 - F: 6,90 € - RD



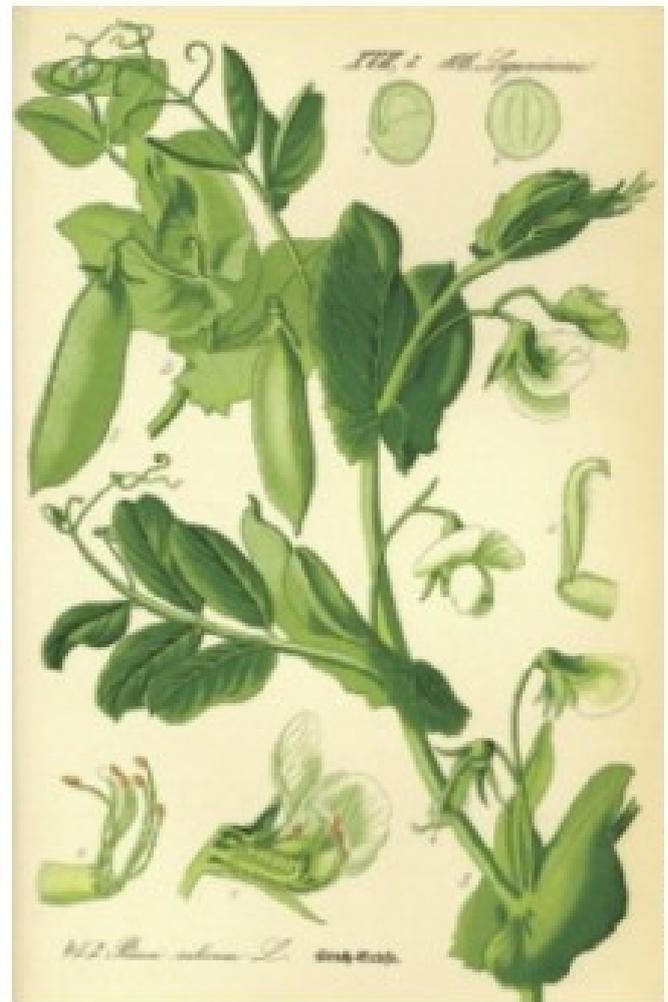
Les multiples facettes des pois de Mendel

La caricature est aisée : au ^{xix}^e siècle, loin des émeutes qui agitent l'empire austro-hongrois, un simple moine cultive des pois dans la campagne morave et aboutit, à force d'observations, aux lois de l'hérédité. Derrière cette image d'Épinal réside une histoire plus riche qu'il n'y paraît. Celle, d'abord, des horticulteurs antérieurs ou contemporains de Mendel. Fascinés par l'infinie diversité de la nature, experts du croisement des plantes, ces hybrideurs recherchaient non seulement de nouvelles variétés – pour leur beauté ou pour répondre aux attentes des agriculteurs, forestiers et jardiniers –, mais aussi une réponse à une question cruciale : les hybrides peuvent-ils donner naissance à de nouvelles espèces ? Sous-entendu : les espèces sont-elles fixes ou se transforment-elles ?

Celle, aussi, des débats sur la génération, toujours âpres au ^{xx}^e siècle : comment se forme un nouvel être ? Est-il déjà préformé dans la semence du père ou de la mère ? Ou est-il le fruit du mélange des deux semences ? Pourquoi les descendants ressemblent-ils à leurs ancêtres ?

Derrière l'histoire de Mendel se cache par ailleurs celle, plus sombre, des dérives eugénistes introduites par la théorie de Francis Galton, cousin de Darwin. Comme Mendel et au même moment, Galton aborda la question de la transmission des caractères d'un point de vue statistique. Toutefois, son but était d'améliorer l'intelligence et les caractéristiques positives de l'humanité, un mouvement qu'il nomma eugénisme. Ce courant, qui conduisit à la stérilisation massive des personnes « socialement inadaptées » et aux atrocités nazies, ne rencontra de résistance sérieuse qu'après la Seconde Guerre mondiale (voir *Un antiracisme ambigu dans la France de l'entre-deux-guerres*, page 12).

Loin d'être isolé dans son monastère, Mendel était au fait des débats de l'époque sur l'hybridation et l'origine des espèces. C'est en toute conscience des enjeux scientifiques qu'il se lança dans sa grande entreprise. Ses connaissances s'étendaient jusqu'aux mathématiques et à la physique de



La variété de pois étudiée par Mendel, Pisum sativum, planche extraite de la Flore d'Allemagne, d'Autriche et de Suisse (1885).

son temps. Une autre facette de son histoire est l'engouement qu'il cultiva pour les statistiques, une science qu'il appliqua aux plantes, mais aussi à la météorologie ou à l'étude des noms de famille. Ainsi, entre 1854 et 1865, avec patience et méticulosité, il cultiva et examina plus de 28 000 plantes de pois, persuadé que leur analyse mathématique le conduirait à quelque loi de la nature.

Il avait raison. Ses pois portaient en germe toute l'histoire de la génétique, de la redécouverte de ses travaux en 1900 au décryptage du génome humain et aux études les plus récentes sur les maladies héréditaires.

Marie-Neige Cordonnier



Un expérimentateur méticuleux

À son retour de Vienne, en 1854, Mendel se consacre à l'enseignement et à la recherche. Après quelques travaux sur les souris, il sélectionne pendant deux ans les variétés de pois les mieux adaptées aux expériences d'hybridation qu'il souhaite entreprendre.

À quelles exigences doivent répondre les plantes pour être sélectionnées par Mendel ? Avant tout, comme nous l'avons évoqué, elles doivent posséder des caractères différentiels constants, c'est-à-dire des caractéristiques bien définies et contrastées, dont la transmission

de génération en génération peut être facilement suivie. En outre, elles doivent être dotées d'un type de fleur adapté aux manipulations, afin que les hybrides soient protégés de tout pollen étranger. Enfin, elles ne doivent pas présenter de problème de fertilité, ni dans la première génération d'hybrides ni dans les suivantes.

Merveilleux *Pisum*

Les légumineuses, aux fleurs particulières, attirent tout de suite l'attention de Mendel qui, après quelques expériences avec de nombreux genres de cette famille, trouve la plante idéale : le genre *Pisum* – pois commun des jardins, dont le représentant le plus connu est *Pisum sativum* (le petit pois), facile à cultiver, tant en pot qu'en pleine terre, et de période de développement relativement courte.

Au cœur de la capitale morave du commerce et de l'agriculture, Mendel identifie sans difficulté pas moins de 34 variétés de pois en examinant les graines vendues par les divers marchands de semences de Brünn. Il les sème et les cultive pendant deux ans, tant dans le petit jardin expérimental du couvent (35 mètres sur 7), que dans la serre et la nouvelle orangerie construites par l'abbé Napp en automne 1855, à la place de la vieille serre délabrée. (À cette époque, il est très à la mode dans les jardins d'Europe de cultiver des plantes méditerranéennes et tropicales – oranges, citrons, ananas –, placées en hiver dans des serres réchauffées par un poêle.) Mendel peut ainsi cultiver ses pois toute l'année et accélérer ses expériences. Au bout des deux ans, il a sélectionné 22 variétés qui répondent à ses cri-



Grains de pollen observés au microscope au milieu du XIX^e siècle et dessinés (grossissement : environ X 300). À cette époque, certains savants – dont Eduard Fenzl, professeur de Mendel – pensaient que les grains de pollen contenaient chacun un embryon entier et préformé, et que l'ovaire d'une plante n'était que le réceptacle dans lequel cet embryon se développait. Mendel était en revanche convaincu que les cellules reproductrices mâle et femelle contribuaient toutes deux à la création de l'embryon. Ses expériences d'hybridation lui donnèrent raison.

tères : elles produisent chacune différentes générations de descendants parfaitement constants et similaires.

Déjà dans cette phase préparatoire, le moine se distingue des hybrideurs qui l'ont précédé et de ses contemporains : personne n'a encore mené des expériences aussi étendues et méthodiques dans le seul but de contrôler la constance des caractères des plantes destinées à l'étude. ■

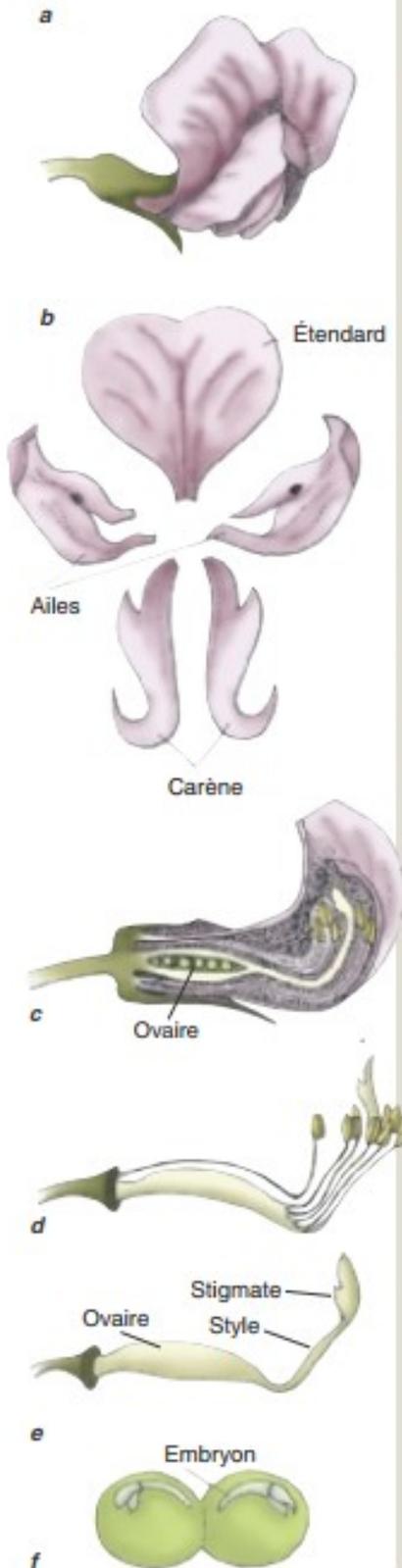
La fleur du pois

Que connaissait Mendel sur le pois commun des jardins, ou *Pisum sativum*, qu'il choisit pour ses études sur l'hybridation ? Comme les autres genres de la famille Papilionatae (famille qui a remplacé, avec les Mimosoideae, la grande famille des Leguminosae, encore souvent utilisée aujourd'hui par commodité), le genre *Pisum*, dont les espèces cultivées sont le *Pisum sativum* et le *Pisum hortense*, présente une fleur dont la corolle caractéristique est dite papilionacée, en raison de sa ressemblance avec les ailes du beau papillon *Papilio* (a). Des cinq pétales qui la composent, le pétale postérieur (supérieur) est le plus extérieur et le plus grand ; il est appelé étendard (b). Les deux pétales latéraux forment les ailes, tandis que les deux pétales inférieurs, plus petits et comme soudés entre eux, forment la carène, qui contient les organes reproducteurs masculins et féminins (respectivement les étamines, qui recèlent le pollen dans les anthères, et le pistil, composé d'un stigmate, d'un style et d'un ovaire, c, d, e). Sans intervention extérieure, la fleur du pois s'autoféconde.

« Les plantes papilionacées font partie de la classe Diadelphia, dans la mesure où elles ont des organes sexuels visibles et clairement discernables,

toujours réunis en une seule et même fleur, attachés entre eux, mais non au pistil, par des filaments [divisés] en deux faisceaux », décrit le naturaliste allemand Johann Friedrich Blumenbach dans son Manuel d'histoire naturelle (fin du xviii^e siècle), en s'appuyant sur le « système sexuel linnéen des végétaux ». Telle était très probablement la description que Mendel connaissait du pois, le système linnéen étant déjà largement diffusé et accepté en Europe lorsqu'il commença ses expériences d'hybridation.

En termes plus modernes, ajoutons que les étamines sont généralement au nombre de dix, dont neuf sont soudées entre elles et la dixième est séparée (d'où le terme « diadelphia » de Linné, d). L'ovaire, unique, contient plusieurs ovules. Quant au fruit, il n'est autre que la gousse que tout le monde connaît : une capsule allongée avec deux valves qui s'ouvrent, mettant à nu les graines.



Plante de *Pisum sativum* et son fruit, la gousse remplie de graines (en haut). Celle-ci a été dessinée pour différentes variétés communément cultivées (en bas). Ci-contre, la fleur entière (a), les différents éléments de la corolle (b), une coupe de la fleur (c), une représentation des étamines (d), dont l'une est séparée des autres, soudées entre elles, le pistil (e) et la graine (f), qui présente un embryon à deux cotylédons (feuilles primordiales).

Les « lois » de l'hérédité

En mai 1856, Mendel commence ses expériences de croisement sur les plantes de pois qu'il a sélectionnées. Après sept ans de dur labeur et d'analyses statistiques, il énonce ce qui deviendra les trois lois de l'hérédité de Mendel.

Durant les 34 premières années de sa vie, la chance a peu souri à Mendel. Elle se manifeste enfin dans la sélection des caractères des variétés de pois qu'il

souhaite étudier lors de ses expériences d'hybridation : contrairement à d'autres, les caractères choisis ne donnent pas de caractère intermédiaire lors de leur croisement (par exemple, l'hybridation d'une plante à graines lisses et d'une plante à graines ridées ne donne pas de graines bâtardes). Ce choix est tellement heureux que, au moment de la redécouverte des travaux de Mendel, certains y verront plus que de la chance (voir page 91). Ces caractères sont au nombre de sept – un nombre significatif, nous le verrons, même si Mendel ne peut en être conscient au vu des connaissances de l'époque :

- 1) la forme de la graine : lisse ou ridée ;
- 2) la couleur de la graine : jaune ou verte ;
- 3) la couleur de l'enveloppe des graines : blanche, toujours associée à des fleurs blanches, ou gris-brun, associée à des fleurs violettes ;
- 4) la forme de la gousse mûre : en courbe lisse ou présentant des crêtes de séparation marquées entre les graines ;
- 5) la couleur de la gousse non mûre : verte ou jaune ;
- 6) la position des fleurs : axillaire ou terminale ;
- 7) la longueur de la tige : longue ou courte.

Ces caractéristiques, évidentes et visibles à l'œil nu, sont parfaitement adaptées à l'objectif poursuivi par Mendel, qu'il définit ainsi dans l'article qu'il fera imprimer en 1866 : « Observer, pour chaque couple de caractères différentiels, [les variations dans la descendance que constitue l'hybride], et trouver la loi suivant laquelle ceux-ci apparaissent dans les générations successives. » En quelques mots, Mendel annonce une entreprise dont l'envergure aurait effrayé quiconque n'ayant ni sa persévérance ni sa passion pour les statistiques.

La première étape consiste à établir les hybrides en croisant deux à deux les plantes présentant des caractères différentiels : une plante dont les graines sont lisses avec une plante dont les graines sont ridées, etc. Mendel veut des certitudes. Il effectue donc lui-même les fécondations, soit :

60 fécondations sur 15 plantes pour la première paire de caractères ;

58 fécondations sur 10 plantes pour la deuxième ;

35 fécondations sur 10 plantes pour la troisième ;

40 fécondations sur 10 plantes pour la quatrième ;

23 fécondations sur 5 plantes pour la cinquième ;

34 fécondations sur 10 plantes pour la sixième ;

37 fécondations sur 10 plantes pour la septième.

En outre, pour plus de sûreté, il pratique des fécondations croisées : une même variété joue le rôle de mâle (elle fournit le pollen) pour un certain nombre de fécondations, et celui de femelle (qui porte la graine) pour les autres. Enfin, il prend toutes les précautions possibles pour éviter d'éventuelles contaminations par le parasite *Bruchus pisi*, qui avait été le sujet d'une de ses premières publications (voir la figure page 50).

L'été apporte à Mendel les premiers fruits de ses croisements. Il observe ainsi que seuls des traits caractéristiques déterminés, ou *Merkmal* (comme il les appelait), sont transmis intégralement ou presque inaltérés dans la première génération d'hybrides (que nous appellerons dorénavant F_1 , selon une terminologie

pratique qui n'entrera toutefois dans le lexique des biologistes qu'au XX^e siècle). Ceci, indépendamment de la contribution des deux parents, c'est-à-dire indépendamment du rôle de « père » ou de « mère » joué par les différentes plantes (par exemple à graines lisses ou ridées). Ce premier résultat est aujourd'hui connu sous le nom de première loi de Mendel, ou loi de l'uniformité des hybrides.

Parmi les sept caractères examinés, les *Merkmal* se révèlent être :

- 1) les graines lisses ;
- 2) les graines jaunes ;
- 3) les enveloppes des graines gris-brun avec des fleurs violettes ;
- 4) la gousse mûre en courbe lisse ;
- 5) la gousse non mûre de couleur verte ;
- 6) les fleurs en position axillaire ;
- 7) la tige longue.

Mendel baptise *caractères dominants* ces caractères, et nomme *caractères récessifs* ceux qui (comme il le constatera plus tard) « s'effacent ou disparaissent complètement chez les hybrides pour réparaître sans modification chez leurs descendants ».

La génération F_2 ressemble à ses grands-parents

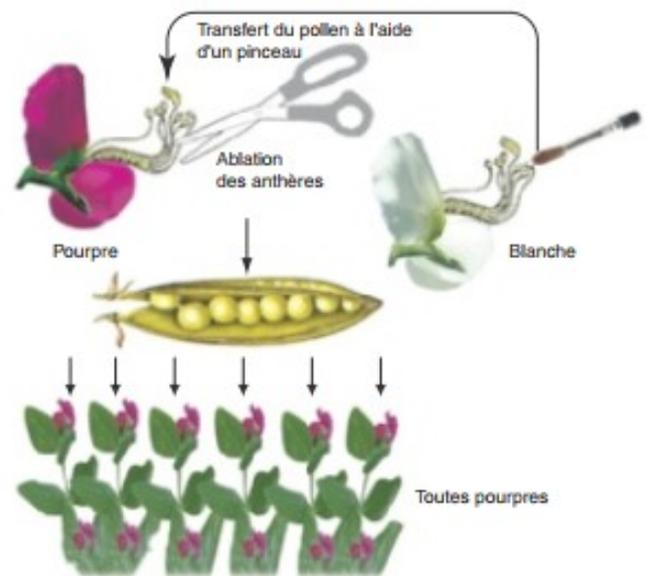
La génération dérivée de l'hybride, comme l'appelle Mendel, ou génération F_2 , réserve davantage de surprises (mais sans doute pas pour Mendel, qui ne cherche probablement qu'une confirmation d'hypothèses qu'il a déjà en tête). Le moine élabore cette deuxième génération en semant les pois issus de la génération F_1 et en laissant les 253 plantes ainsi obtenues s'autoféconder – un mode de fécondation naturel des plantes de pois, dont les fleurs sont hermaphrodites (une même fleur présente des organes reproducteurs mâle et femelle).

Dans cette deuxième génération, les caractères récessifs (les graines ridées, les graines vertes, les fleurs blanches, les gousses avec des crêtes, les gousses

immatures jaunes, les fleurs en position terminale et la tige courte) réapparaissent, toujours dans les mêmes proportions : en moyenne, pour un caractère donné, sur quatre plantes filles, une manifeste la forme récessive et les trois autres la forme dominante. Le phénomène se répète avec régularité sur les nombreuses plantes cultivées dans cette phase de l'expérience. En outre, fait important, aucune forme intermédiaire n'apparaît chez les plantes filles : une graine est soit verte, soit jaune, et non d'une couleur intermédiaire.

Par exemple, sur les 7 324 graines recensées par Mendel dans cette deuxième génération, 5 474 sont lisses, comme leurs parents, et 1 850 sont ridées, comme certains de leurs grands-parents. Leur répartition diffère en outre selon les gousses : certaines

AA rouge		Parents		aa blanc	
Aa hybride					
AA	Aa	Aa	aa		
AA	AA	AA	aa		
AA	Aa	Aa	aa		
AA	Aa	Aa	aa		
AA	aa	aa	aa		

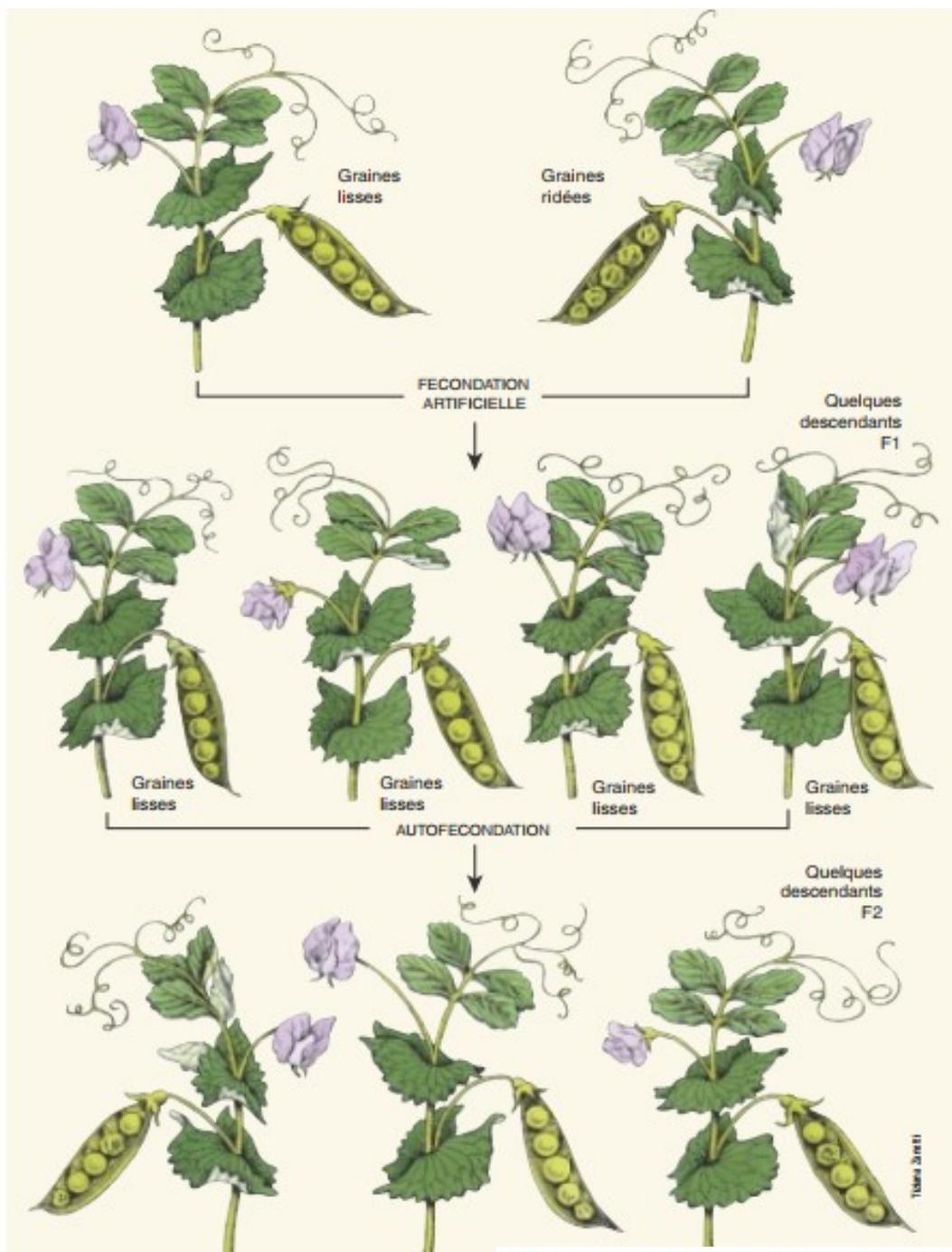


« quelques descendants du croisement de plantes à fleurs rouges (caractère dominant AA) et blanches (caractère récessif aa), puis de l'autofécondation de l'hybride (Aa, rouge). L'étude de la génération suivante a permis de départager, parmi les plantes à fleurs rouges, les homozygotes (AA) des hétérozygotes (Aa). Ci-dessus, la procédure expérimentale de Mendel pour croiser deux variétés, ici une plante de pois à fleurs pourpres (caractère dominant) et une à fleurs blanches (caractère récessif). Page ci-contre, les étapes de l'expérience réalisée par Mendel sur le caractère « graine lisse ou ridée » : alors que le croisement d'une plante à graines lisses et d'une plante à graines ridées donne des plantes à graines lisses, l'autofécondation de ces dernières fournit des plantes à graines lisses, des plantes à graines ridées (non représentées) et, en majorité, des plantes présentant à la fois des graines lisses et des graines ridées dans un rapport moyen 3 : 1.

ne comptent que des graines lisses, d'autres que des graines ridées, et d'autres enfin à la fois des graines lisses et des graines ridées.

Ainsi, malgré l'aspect lisse de toutes les graines hybrides F_1 , au moins 25 pour cent d'entre elles possédaient encore en elles le caractère « graine ridée », même si celui-ci n'apparaissait pas : ce caractère n'avait pas disparu lors du premier croisement (et ne s'était pas non plus mélangé au caractère « lisse »).

Mendel explique ce résultat en formulant l'hypothèse suivante : chaque cellule reproductrice (gamète) – pollinique ou ovulaire – contient une unité discrète ou facteur, un *Elemente* selon sa terminologie. Ces facteurs, en se réunissant lors de la fécondation, contrôlent les caractères héréditaires déterminés, ou *Merkmal*.



(En réalité, Mendel emploie surtout le terme *Merkmal* – répété à 150 reprises dans son article –, et l'utilise tant pour désigner le facteur responsable d'un caractère déterminé, que pour indiquer le caractère lui-même. Le terme *Elemente* n'apparaît que dix fois.) La plante adulte possède ainsi les deux facteurs issus de ses deux cellules parentales. Lorsque ses cellules reproductrices se forment, les deux facteurs se séparent à nouveau, et chaque gamète ne reçoit que l'un d'eux.

Cette hypothèse, valide non seulement pour les plantes, mais aussi pour les animaux, est aujourd'hui connue sous le nom de deuxième loi de Mendel, ou loi de la ségrégation. Une dénomination que le moine, toujours prudent et circonspect, ne lui aurait jamais donnée : nous la devons à l'un des chercheurs qui, en 1900, redécouvrirent les travaux de Mendel, l'Allemand Carl Correns (voir Trente-cinq ans plus tard, page 72).

Pour Mendel, les facteurs associés à un caractère déterminé contrôlent son expression de la façon suivante : un même facteur existe sous deux formes, l'une

dominante, l'autre récessive. Si au moins l'un des deux facteurs d'une plante adulte est sous la forme dominante, la plante présente le caractère dominant associé. Mendel symbolise la forme dominante du facteur par une majuscule, par exemple *A*, et la forme récessive par une minuscule, par exemple *a*, et note de même *A* un organisme qui hérite de deux facteurs dominants *A*, et *a* un organisme qui hérite de deux facteurs récessifs *a*. Aujourd'hui, nous nommons ces deux organismes respectivement *homozygote dominant* *AA* et *homozygote récessif* *aa*. L'organisme qui hérite d'un facteur dominant *A* et d'un facteur récessif *a* – aujourd'hui appelé *hétérozygote* *Aa* –, est quant à lui déjà noté *Aa* par Mendel.

Ainsi, les notations imaginées par Mendel sont restées dans l'usage, moyennant quelques modifications. En revanche, dès le début du *xx^e* siècle, les facteurs de Mendel ont cédé la place aux *gènes* (terme introduit en 1909 par le biologiste danois Wilhelm Johannsen) et leurs deux formes possibles aux *allèles*. Les

allèles représentent le *génotype* responsable de l'expression d'un caractère, tandis que la manière dont le caractère se manifeste chez l'individu est aujourd'hui appelée *phénotype*.

La transmission d'un caractère est prévisible

Mendel ne manque ni de patience ni de ténacité. Qu'on l'imagine, après une matinée d'enseignement à la *Realschule*, cataloguant méticuleusement ses milliers de plantes de pois, étiquetant leur récolte et engrangeant données sur données dans la douceur tranquille de l'orangerie du couvent, devenue son étude privée. L'ampleur de la tâche ne le décourage pas. Il poursuit ses expériences en laissant ses hybrides fils d'hybrides (c'est-à-dire la première génération issue des hybrides ou, en termes modernes, la génération F_2) s'autoféconder à la saison suivante. Il obtient ainsi d'autres graines (génération F_3)

qui devraient lui permettre de vérifier son hypothèse concernant l'existence de caractères dominants et récessifs. En effet, d'après celle-ci, une plante F_2 à caractère récessif ne doit donner que des descendants à caractère récessif, et le cas d'une plante F_2 à caractère dominant se résout de la façon suivante :

Le caractère dominant [dans la génération F_2] peut avoir deux significations différentes : celle d'un caractère souche ou celle d'un caractère hybride. 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.

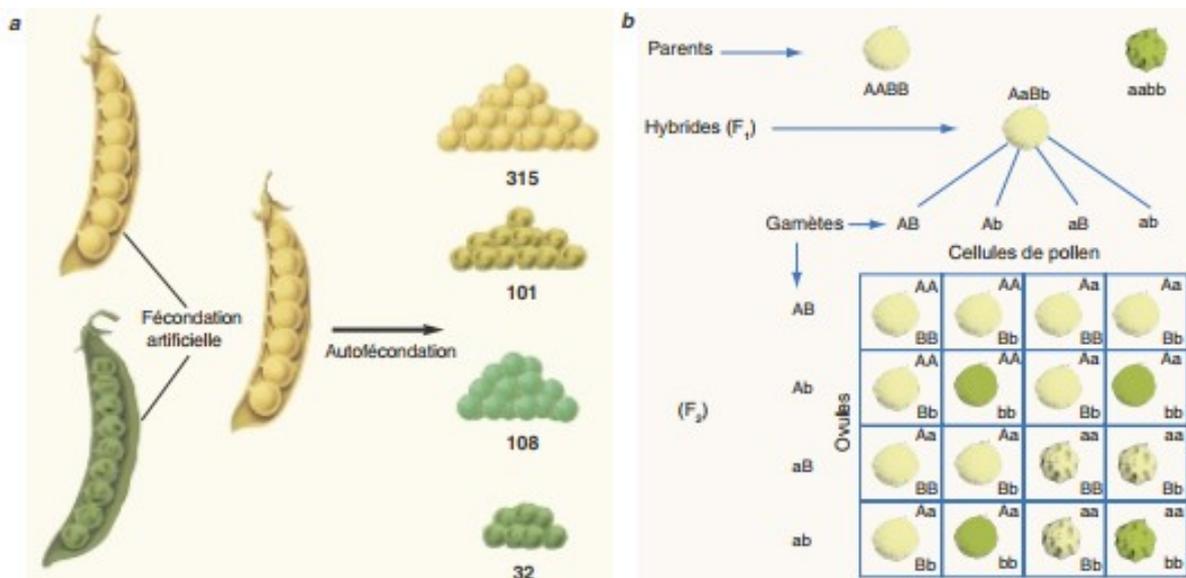
L'expérience de Mendel sur le croisement de deux variétés de plantes de pois combinant deux caractères distincts : des plantes à graines jaunes et lisses et des plantes à graines vertes et ridées (a). Cette première étape ne suffit pas pour déterminer la loi de transmission des caractères. Mendel étudia les générations successives de chaque graine obtenue et les classa selon leur aptitude à varier

En d'autres termes, si l'hypothèse est vraie, l'auto-fécondation des plantes F_2 à caractère dominant doit donner des descendants constants et des descendants manifestant le caractère récessif. C'est ce que Mendel observe dans sept expériences différentes (une pour chaque trait caractéristique). Après autofécondation, les plantes F_2 à caractère dominant se répartissent en deux catégories : celles dont la descendance ne présente que le caractère dominant et celles dont la descendance manifeste pour un quart le caractère récessif et pour trois quarts le caractère dominant (comme la génération F_1). Les plantes de la seconde catégorie sont en outre deux fois plus nombreuses que celles de la première catégorie, et ce quel que soit le caractère étudié.

Les expériences les plus probantes sont celles sur les caractères « graine lisse » et « graine jaune », plus faciles à réaliser en grand nombre : ainsi, sur 565 plantes provenant de graines lisses F_2 , 193 donnent uniquement des graines lisses, tandis que 372 fournissent à la fois des graines lisses et des graines ridées. En d'autres termes, les individus hybrides et les individus constants sont dans un rapport 1,93 à 1 (soit quasiment 2 à 1). Mendel observe en outre que les graines lisses et ridées des 372 plantes sont dans un rapport 3 : 1, comme les caractères dominant et récessif dans la première génération.

Sa prédiction concernant les plantes F_2 à caractère dominant s'est donc vérifiée. De même, comme prévu, les descendants F_3 des plantes F_2 à caractère récessif sont tous à caractère récessif. Mendel conclut :

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 pour chaque caractère. Il montra ainsi que les deux caractères étaient transmis indépendamment l'un de l'autre, selon la loi qu'il avait obtenue pour un caractère. Un tableau recensant les combinaisons possibles de gamètes permet de retrouver les proportions 9 : 3 : 3 : 1 obtenues dans la première étape (b).



Type de graines	AB	Ab	aB	ab	ABb	aBb	AaB	Aab	AaBb
Nombre de graines	38	35	28	30	65	68	60	67	138

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 [...].

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.

Et si l'on suit deux caractères en même temps ?

Mendel conforte sa thèse en étudiant de la même façon quatre à six générations selon les traits caractéristiques, avec toutefois moins de plantes. Il parvient toujours à la même proportion. Néanmoins, conscient que les choses sont plus complexes dans la nature, il ne se contente pas de ce résultat, tout satisfaisant qu'il soit. Il étudie la transmission simultanée de deux caractères différents – la forme des graines (lisse ou ridée) et leur couleur (jaune ou vert) – notés respectivement par les lettres A, a et B, b.

Comme dans les expériences précédentes, la première génération hybride issue du croisement artificiel de plantes à graines jaunes et lisses et de plantes à graines vertes et ridées produit des graines présentant seulement les deux caractères dominants, c'est-à-dire la couleur jaune et la forme lisse. La génération suivante produit des graines beaucoup plus variées, souvent présentes simultanément dans la même gousse. Sur les 556 recensées, 315 sont comme leurs parents, jaunes et lisses, 101 sont ridées et jaunes, 108 sont lisses et vertes et 32, ridées et vertes. Ces graines sont à leur tour utilisées pour obtenir de nouvelles plantes l'année suivante, qui donnent lieu à neuf types différents de graines, « dont quelques-uns en quantités très inégales », écrira Mendel dans son article (voir le tableau ci-dessus).

Mendel classe ces types en trois groupes : le premier, constitué des types AB, Ab, aB, ab, rassemble les plantes qui ne possèdent que des caractères constants et ne changent plus dans les générations suivantes ; le deuxième, constitué des types ABb, aBb, AaB, Aab, rassemble les plantes dont un caractère est constant et l'autre hybride (il varie dans une certaine proportion à la génération suivante) ; le troisième ne compte que le type AaBb, c'est-à-dire les plantes dont les deux caractères sont hybrides. Le moine constate alors qu'au sein d'un même groupe, les nombres de plantes associés aux différents types sont homogènes, et qu'entre les trois groupes, ils sont dans un rapport moyen de

1 : 2 : 4. Il en déduit que les descendants de cette deuxième génération sont décrits par l'expression :

$$AB + Ab + aB + ab$$

$$+ 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb,$$

qui n'est autre que le produit de $A + 2Aa + a$ par $B + 2Bb + b$. Ainsi, la loi qu'il a énoncée pour un caractère est aussi valide pour deux : les deux caractères se transmettent selon la loi établie, indépendamment l'un de l'autre.

Et que se passe-t-il si on suit trois caractères distincts en même temps ? Mendel s'attelle à la tâche avec courage, ajoutant aux deux caractères déjà étudiés la couleur de l'enveloppe de la graine, gris-brun ou blanc. Il admet toutefois dans son article que de toutes les expériences, c'est celle qui lui a demandé le plus de temps et de peine. On imagine sans mal en effet toute l'attention qu'il déploya pour observer la descendance des 687 graines produites par les hybrides artificiels habituels. Les types obtenus à ce stade étaient au nombre de 27. Une aubaine pour un tel passionné de mathématiques combinatoires ! Par une méthode analogue à celle utilisée pour l'étude de la transmission simultanée de deux caractères, il obtient une expression similaire à celle ci-dessus (voir la figure page 57). Comme précédemment, celle-ci n'est autre que le produit des trois expressions décrivant les descendants pour chaque caractère, ce qui confirme encore l'indépendance de la transmission des divers caractères.

Mendel ne s'arrête pas là. Il étudie d'autres combinaisons de caractères comme la longueur de la tige (longue ou courte) avec la couleur des fleurs (blanche ou violette), obtenant toujours les mêmes rapports dans la descendance. À l'issue de toutes ces expériences, il est convaincu que les caractères sont transmis de manière tout à fait indépendante les uns des autres, donnant ainsi lieu à des combinaisons différentes de celles présentes chez les parents. Cette conclusion est aujourd'hui connue sous le nom de troisième loi de Mendel, ou loi de l'indépendance ; nous verrons que cette loi aura des conséquences importantes sur la théorie de l'évolution (voir page 88).

Au printemps 1863, le terrible *Bruchus pisi* dévaste les cultures de pois de Mendel, achevant brutalement ses expériences. Le moine a néanmoins eu le temps de tester toutes les combinaisons possibles. Il a même effectué, au printemps 1862, une expérience particulièrement délicate – la partie la plus difficile de ses travaux : une série de croisements en retour pour contrôler quel gamète hybride est impliqué dans la formation de la descendance (voir page 55). Les pois anéantis, l'infatigable Mendel se tourne vers d'autres espèces : haricots, gueules de loup, poires et maïs. Ses travaux confirment généralement ce qu'il a déjà observé chez les pois. Mendel est désormais prêt à révéler à la communauté scientifique ses importantes découvertes. Mais celle-ci est-elle prête à les entendre ? ■

