

Synthèses

Histoire de la génétique et de l'amélioration des plantes

André Gallais



éditions
Quæ

Histoire de la génétique et de l'amélioration des plantes

André Gallais

Éditions Quæ
RD 10, 78026 Versailles Cedex

Collection Synthèses

Innovation et développement dans les systèmes agricoles et alimentaires

G. Faure, Y. Chiffolleau, F. Goulet, L. Temple, J.-M. Touzard

2018, 260 p.

Architecture des plantes et production végétale

Les apports de la modélisation mathématique

P. de Reffye, M. Jaeger (coordinateurs), D. Barthélémy, F. Houllier

2018, 358 p.

Les sols et la vie souterraine

Des enjeux majeurs en agroécologie

J. Briat, D. Job

2017, 328 p.

Transformations agricoles et agroalimentaires

Entre écologie et capitalisme

G. Allaire, B. Daviron

2017, 432 p.

La Loire fluviale et estuarienne

Un milieu en évolution

F. Moatar, N. Dupont

2016, 320 p.

Éditions Quæ

RD 10

78026 Versailles Cedex

www.quae.com

ISBN papier : 978-2-7592-2900-0

ISBN PDF : 978-2-7592-2901-7

ISBN ePub : 978-2-7592-2902-4

© Éditions Quæ, 2018

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

Table des matières

Avant-propos	5
Remerciements	11

PARTIE 1 L'AVENTURE DE LA GÉNÉTIQUE

Chapitre 1. De la découverte de la sexualité à la théorie chromosomique de l'hérédité	15
La découverte de la sexualité et l'origine de l'embryon avant le XIX ^e siècle.....	16
L'évolution des espèces et l'hérédité d'Aristote à Darwin.....	23
Les hybrideurs et les prémodéliens.....	36
Du concept de gène à la théorie chromosomique de l'hérédité.....	46
Chapitre 2. La diversification de la génétique	73
L'apparition de la génétique quantitative et de la génétique des populations.....	73
De la génétique physiologique à la biologie moléculaire et à la génomique.....	90
Une génétique non mendélienne : la génétique cytoplasmique chez les plantes.....	103
Vers un autre paradigme de la génétique ?.....	107

PARTIE 2 L'HISTOIRE DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES ET DE LA FILIÈRE SEMENCES ET PLANTS

Chapitre 3. Évolution des méthodes et outils de l'amélioration des plantes	111
De la domestication au début de la sélection dirigée.....	111
Le passage des populations aux lignées chez les plantes autogames.....	122
L'amélioration des populations et le passage des populations aux hybrides.....	127
L'évolution des outils : plus de précision, des ressources génétiques plus larges.....	147
L'impact du développement de la génétique sur les méthodes d'amélioration des plantes.....	168

Chapitre 4. Le développement de la filière Semences et plants en France	177
De Schribaux à la filière actuelle en France.....	177
Les acteurs de la recherche et de la sélection.....	179
La mise en place du Catalogue officiel des variétés.....	204
La protection des obtentions végétales.....	214
L'organisation de la production des semences.....	224
La gestion des ressources génétiques de Vavilov à aujourd'hui.....	228
Chapitre 5. Évolution des caractères agronomiques des variétés	239
L'évolution des rendements des plantes de grande culture.....	239
Les progrès sur d'autres caractères.....	246
L'amélioration des plantes répond à une demande.....	251
Encore et toujours des espoirs de progrès	252
Glossaire	253
Principales abréviations	258
Références bibliographiques	259
Index des principaux termes et notions	283
Index des hommes de l'histoire de la génétique et de l'amélioration des plantes avant 1985	285

Avant-propos

Pourquoi cet ouvrage où sont réunies l'histoire de la génétique et celle de l'amélioration des plantes ? D'une part, la génétique est la science qui étudie la transmission des caractères d'une génération à l'autre ainsi que le passage des gènes aux caractères. D'autre part, aujourd'hui, l'amélioration des plantes peut être définie comme l'art et la science visant à réunir, dans un même groupe de plantes, dans une variété, un maximum de gènes favorables à des caractères améliorés. Ainsi, c'est à travers la notion de gène que le développement de la génétique et celui de l'amélioration des plantes se lient. Les découvertes de la sexualité, des lois de Mendel, des modalités de la fécondation et de la formation des gamètes, les notions de gène, de génotype et de phénotype sont aussi importantes pour l'histoire de la génétique, dans toutes ses dimensions, que pour l'histoire de l'amélioration des plantes. L'évolution des méthodes et des outils de l'amélioration des plantes est en effet très dépendante de l'évolution des connaissances en biologie et plus particulièrement en génétique. Ainsi, les études du passage des gènes aux caractères, par les développements de la génétique physiologique et moléculaire, sont à la base des nouveaux outils de l'amélioration des plantes : identification, transfert et modification de gènes, évaluation de la valeur génétique, sélection génomique...

En outre, les deux histoires se recouvrent plus ou moins, avec des acteurs communs, notamment au XVIII^e siècle : les « hybrideurs », qui réalisèrent des hybridations entre espèces végétales ou entre individus d'une même espèce, jusqu'à la découverte et même la redécouverte des lois de Mendel. De plus, en France, au cours de la première moitié du XX^e siècle, les sélectionneurs de plantes ont joué un rôle très important dans le développement et l'enseignement de la génétique mendélienne, qui était freinée par une puissante école lamarckiste. Nous présentons d'abord l'histoire de la génétique, ou plutôt des génétiques (génétique formelle, génétique physiologique et moléculaire, génétique quantitative, génétique des populations et génétique évolutive), avant d'aborder celle de l'amélioration des plantes, de ses méthodes et de ses outils au niveau mondial mais aussi de l'histoire de ses acteurs à travers la filière Semences et plants, en particulier au niveau français.

Depuis l'Antiquité jusqu'aux XVIII^e et même XIX^e siècles, plusieurs notions étaient plus ou moins mélangées : la fécondation, le développement de l'embryon et l'hérédité. Pour arriver à leur séparation claire, il a fallu, pratiquement à la même époque, soit à la fin du XIX^e / début du XX^e siècles, la redécouverte des lois de la génétique et la découverte des mécanismes de formation des gamètes (la méiose) et de la fécondation, avec la fusion des noyaux mâle et femelle. La génétique recouvre alors à la fois la transmission des gènes et le passage des gènes aux caractères. Les études de la transmission des gènes, ou génétique formelle, se sont prolongées directement par

la génétique des populations et la génétique quantitative, ou plutôt, la génétique des caractères quantitatifs. Ces deux domaines de la génétique sont à la base des développements qui ont conduit aux méthodes de sélection utilisées dans l'amélioration des plantes et des animaux domestiques. La génétique des populations s'est elle-même prolongée par la génétique évolutive qui étudie les mécanismes de l'évolution des êtres vivants. Les études du passage du gène au caractère ont conduit pour leur part au développement de la génétique physiologique, puis de la génétique moléculaire et de la génomique structurale et fonctionnelle. Depuis Mendel, ou plus exactement après la redécouverte de ses lois, avec la notion de « facteur », support des caractères héréditaires, le concept de gène a certes beaucoup évolué ; le paradigme des années 1960-1980, « un gène - une enzyme », a déjà dû être profondément revu, mais, comme nous le verrons, le concept de départ a été extrêmement fructueux en lui-même tant pour la recherche en génétique que pour les applications, notamment en amélioration des plantes.

Quant à l'amélioration des plantes, c'est une activité aussi ancienne que l'agriculture, qui a commencé avec leur domestication par l'homme, de façon plus ou moins inconsciente. Cependant, il faut attendre le début du XVIII^e siècle pour qu'apparaisse l'idée de faire appel à des croisements contrôlés, souvent entre espèces, pour faire apparaître une variabilité supplémentaire, et ce n'est qu'à partir de la fin du XIX^e siècle, un peu avant la découverte des lois de Mendel, que cette activité s'est orientée vers des objectifs précis, puis a intégré dans ses méthodes et ses outils les progrès des connaissances en biologie et surtout en génétique. Aujourd'hui, l'amélioration des plantes est devenue la science et l'art de la création de variétés : des groupes de plantes reproductibles ayant des caractères bien définis, apportant un progrès pour l'agriculteur ou l'utilisateur des productions végétales, le consommateur et l'industriel, voire pour la société, en permettant un meilleur respect de l'environnement. Cette activité relève du génie génétique au sens large, puisqu'il s'agit de réunir dans une même population (la variété) le maximum de gènes favorables aux caractères améliorés. Conséquence du progrès dans les connaissances, essentiellement en génétique, nous montrons qu'il y a aujourd'hui un véritable changement de paradigme de la sélection : à l'origine, l'amélioration des plantes était basée sur le phénotype ; désormais, elle devient de plus en plus basée sur le génotype. C'est une nouvelle ère qui commence.

Dans cet ouvrage, nous ne rappelons pas toutes les étapes des concepts, théories ou découvertes qui ont forgé l'histoire de la génétique, et nous nous limitons aux étapes essentielles en considérant les principales croyances ou connaissances d'une époque, en ce qui concerne les plantes, mais aussi les animaux ou d'autres organismes (champignons, bactéries, virus). Pour l'histoire des outils et méthodes de l'amélioration des plantes en particulier, nous montrons comment l'amélioration dirigée a pris ses racines dans l'époque pré-mendélienne de la génétique et comment elle a évolué en fonction des progrès dans les connaissances. L'amélioration des plantes, pour apporter sa contribution au niveau de l'agriculteur, sous forme de variétés avec des caractéristiques bien définies, demande que les semences commercialisées soient de très bonne qualité (pureté génétique, bonne germination et bon état sanitaire) ; la semence est en fait le véhicule du progrès génétique sur les caractères sélectionnés. Pour arriver à cela, il faut toute une organisation. Nous faisons donc aussi le point

sur l'évolution de la filière Semences et plants, essentiellement en France, tout en considérant certains de ses aspects mondiaux.

Nous ne détaillons pas pour chaque espèce cultivée l'histoire de son amélioration, bien que des innovations particulières à certaines espèces soient présentées dans le chapitre « Évolution des méthodes et outils de l'amélioration des plantes ». De même, en conclusion de la partie « Histoire de l'amélioration des plantes », nous dressons un résumé des progrès génétiques réalisés chez les principales espèces pour certains caractères agronomiques : ils sont la conséquence de l'amélioration de l'efficacité des outils et des méthodes de sélection due aux progrès dans les connaissances, essentiellement en génétique.

Des aventures aussi variées que celles de la génétique et de l'amélioration des plantes ne sont pas simples à présenter si l'on veut éviter l'aspect « catalogue » d'une simple présentation chronologique. Nous avons par conséquent cherché à organiser les deux chapitres relatifs à l'aventure de la génétique autour des grandes idées qui ont prévalu et de leurs prolongements, l'ordre chronologique n'étant suivi qu'à l'intérieur de ces idées ou concepts. Dans les chapitres relatifs à l'aventure de l'amélioration des plantes, il était difficile de montrer l'historique scientifique des méthodes et des outils sans rappeler au minimum leurs bases et bien souligner ce qu'ils apportent. Là encore, l'ordre chronologique n'est respecté que pour une méthode ou un outil. Pour les acteurs de la filière Semences et plants en France, il est également apparu nécessaire de rappeler l'organisation actuelle de cette filière avant de montrer, pour chaque type d'acteurs, comment on est arrivé à cette organisation, avec au besoin des considérations sociétales, économiques, voire politiques.

Notre objectif ayant été de réaliser une synthèse assez courte, le présent ouvrage ne donne pas une analyse épistémologique complète de chaque découverte ou innovation en génétique ou en amélioration des plantes. Ainsi, autour des premier et deuxième chapitres relatifs à l'aventure de la génétique, nous renvoyons le lecteur à des présentations plus détaillées, notamment pour l'ensemble de la génétique à celles d'Ernst Mayr (1982), d'Evelyn Fox-Keller (2003) et de Jean Deutsch (2012), et à celles de Jean Gayon et Richard Burian (2000) et de Christophe Bonneuil (2006) pour l'analyse du mendélisme entre 1900 et 1940. Pour l'histoire, assez récente, de l'amélioration des plantes et de sa filière Semences et plants en France au cours du xx^e siècle, l'ouvrage de Christophe Bonneuil et Frédéric Thomas (2009) apporte de nombreux éléments, beaucoup plus détaillés que ce que nous avons réalisé, avec un éclairage plus socioéconomique. Dans cette seconde partie, nous n'avons retenu que les éléments essentiels permettant de comprendre comment on est arrivé aux méthodes, outils et organisations d'aujourd'hui. Ce faisant, l'ouvrage apporte surtout des points de vue génétique et technique. Cependant, nous avons aussi voulu faire ressortir des aspects non scientifiques, socioéconomiques, de l'évolution de la sélection et de la filière semences ; en effet, nous le verrons, l'amélioration des plantes n'est pas neutre de ce point de vue-là.

Ce livre s'adresse à un public assez large, qui s'intéresse à la génétique et à l'amélioration des plantes. Mais, si nous avons pour cela cherché à éviter au maximum des termes trop techniques ou trop scientifiques, certains sont parfois inévitables. Les connaissances nécessaires sont ainsi précisées au cours de la progression dans l'ouvrage, de même que des compléments utiles en bas de page. Nous avons en effet

voulu que le lecteur non spécialiste, mais avec un minimum de culture en biologie, puisse comprendre les sujets abordés. Enfin, ce même lecteur pourra se reporter au glossaire de la fin de l'ouvrage, où figurent de nombreux termes utilisés en génétique et en amélioration des plantes. Pour garder une certaine rigueur scientifique, et permettre au lecteur, s'il le souhaite, d'approfondir certains points, nous donnons à la fin une grande partie des références, nécessairement nombreuses, sur lesquelles nous nous sommes appuyés.

Les grandes découvertes relatives à la génétique et aux outils et méthodes de l'amélioration des plantes*

1694. Camerarius montre l'effet du pollen et reconnaît les deux sexes chez les plantes.

1769. Koelreuter montre l'intérêt des croisements entre espèces et intra-espèces pour produire de la variation et met en évidence la vigueur hybride.

1830. Première sélection d'une sorte (lignée) pure de blé par Le Couteur.

1856. Louis de Vilmorin introduit la sélection généalogique.

1859. Darwin formule l'hypothèse de la sélection naturelle.

1862. Naudin est proche de la formulation des « lois de Mendel ».

1866. Mendel découvre les lois de l'hérédité.

1869. Miescher isole pour la première fois une substance, la nucléine, qui est en fait l'ADN.

1876. Galton réalise une approche statistique de la liaison parent-enfant.

1879. Flemming décrit et nomme tous les stades de la mitose.

1880. Hertwig et Strasburger montrent la fusion du noyau de l'ovule et de celui du spermatozoïde.

1883-1892. Weismann introduit les notions de soma et de germen.

1888. Waldeyer propose le terme de chromosomes.

1889. Altmann renomme la nucléine en acide nucléique.

1900. De Vries, Correns, von Tschermak redécouvrent les lois de Mendel.

1902. Sutton observe la méiose et formule la théorie chromosomique de l'hérédité.

1903-1909. Johannsen introduit les notions de lignée pure, de génotype et de phénotype, d'hérédité au sens large et propose le terme de gène.

1902-1909. Garrod propose la perte d'enzyme comme raison des maladies métaboliques héréditaires.

1905-1908. Nilsson-Ehle introduit la théorie des facteurs multiples.

1906. De Vries propose le terme de mutation.

1906. Bateson introduit les termes d'alléomorphes, d'hétérozygote, d'homozygote et de génétique.

1908. Shull introduit le concept de variétés hybrides (entre lignées) chez le maïs.

1908-1909. Hardy et Weinberg donnent les lois de la panmixie.

1910. Keeble et Pellew proposent une explication de l'hétérosis par dominance complète.

1912-1913. Morgan valide la théorie chromosomique de l'hérédité.

1912. Nilsson-Ehle redécouvre la sélection généalogique et propose la méthode des bulks.

1917. Jones propose la création d'hybrides doubles chez le maïs.

1918. Fisher introduit le modèle de la génétique quantitative.

1920. Le premier hybride double de maïs est réalisé à grande échelle aux États-Unis.

1921. Wright fonde la génétique des populations et la théorie de la sélection naturelle.

1922. Harlan et Pope proposent le back-cross.

...

- 1927-1928. Muller induit des mutations artificielles par rayons X chez la drosophile et Stadler chez l'orge.
1934. *Gavaudan et Blakeslee découvrent l'effet de la colchicine pour le doublement chromosomique.*
1937. Fisher développe les bases statistiques de l'expérimentation.
1937. Lush introduit la notion d'héritabilité au sens restreint.
1939. *Goulden propose la sélection généalogique par single seed descent.*
1941. Beadle et Tatum formulent l'hypothèse « un gène - une enzyme ».
1944. Avery, MacLeod et McCarty montrent que l'ADN est le support de l'hérédité.
1949. Malécot publie *Les Mathématiques de l'hérédité.*
1952. Chase découvre des embryons haploïdes chez le maïs et propose leur utilisation pour la sélection du maïs.
1953. Watson et Crick découvrent la structure en double hélice de l'ADN.
1955. *Première variété hybride de maïs franco-américain en France.*
1956. Kornberg découvre l'ADN-polymérase.
1957. Crick propose le passage de l'ADN aux protéines via l'ARN.
1960. Jacob et Monod mettent en évidence des gènes régulateurs.
1962. Crick, Watson et Wilkins reçoivent le prix Nobel de médecine pour leurs travaux sur le code génétique.
1964. *Guha et Maheswari obtiennent des embryons par culture in vitro d'anthères.*
1969. Arber découvre les enzymes de restriction.
1970. *Borlaug reçoit le prix Nobel de la paix pour la révolution verte avec la mise au point de variétés de blé semi-naines.*
1975. *Première variété hybride de tournesol en France.*
1977. Sanger met au point une méthode de séquençage de l'ADN.
1983. *Première plante transgénique (tabac).*
1983. Pelletier et son équipe réussissent l'échange entre génotypes de colza de mitochondries et de chloroplastes par fusion de protoplastes.
1990. Début de séquençage du génome humain (achevé en 2003).
1994. *Obtention de la tomate transgénique 'FlavrSavr' (Calgene, Inc.).*
1995. Séquençage du génome d'une bactérie *Haemophilus influenzae*.
1995. *Début de commercialisation du maïs transgénique Bt.*
1996. Séquençage du premier génome d'un organisme eucaryote *Saccharomyces cerevisiae*.
1999. Séquençage du chromosome 22 chez l'humain.
2000. *Meuwissen formule la sélection génomique.*
2002. *Séquençage du génome du riz.*
2002. Début de la biologie de synthèse.
2008. Découverte des petits ARN, de leur rôle dans la régulation des gènes.
2013. *Développement de la méthode d'édition du génome par CrispR-Cas9.*

* En italique, les découvertes ou innovations relatives aux méthodes et outils de l'amélioration des plantes.

Remerciements

Un tel ouvrage n'aurait pas pu voir le jour sans l'aide de nombreuses personnes, amis et anciens collègues. J'adresse d'abord toute ma gratitude à Henri Feyt, qui a bien voulu relire la quasi-totalité du texte. Il m'a fait de nombreuses suggestions sur le fond et la forme dont j'ai tenu le plus grand compte. Ma gratitude va aussi à tous ceux qui ont bien voulu relire certains chapitres ou parties de chapitres relevant de leurs compétences et corriger, voire compléter, certains points et me donner des références supplémentaires :

- Jean-Pierre Henry et Georges Pelletier pour tout ou partie de l'histoire de la génétique ;
- Jean-Claude Mounolou pour la conclusion de la partie génétique ;
- Jean Gayon pour l'analyse de la résistance au mendélisme en France ;
- Pierre Devaux et Fabien Nogué pour l'évolution des outils à la disposition du sélectionneur, en particulier ceux relevant des biotechnologies ;
- Alain Charcosset pour l'histoire des variétés hybrides ;
- Alain Deshayes et Michel Renard pour l'évolution de la recherche en amélioration des plantes à l'Inra ;
- Louis Foret pour l'histoire d'Agri Obtentions ;
- Stéphane Lemarié pour l'évolution des entreprises de sélection ;
- Joël Guiard, Christian Leclerc et Michel Simon pour l'évolution du Catalogue officiel français des variétés ;
- François Burgaud, Daniel Dattée et Philippe Gracien pour l'organisation de la filière Semences et plants, de l'interprofession Semences et de la production de semences ;
- Henri Feyt et Bernard Le Buanec pour la protection des obtentions végétales ;
- André Charrier, Isabelle Clément-Nissou et Dominique Planchenault pour l'histoire de la gestion des ressources génétiques en France et au niveau mondial.

S'il devait malgré tout rester des erreurs, j'en assume la responsabilité totale.

J'adresse aussi tous mes remerciements à celles et ceux qui ont bien voulu m'apporter des informations ou des références sur certains sujets, en particulier : Frédéric Bakry, Philippe Brabant, Pierre Carolo, Nourédine Chalbi, Michel Chauvet, Émile Choné, Jacques David, Bernard Denis, Bruno Desprez, François Desprez, Laurence Moreau, Stéphane Nicolas, Louis Ollivier, Jean-Noël Plagès, Ahmed Rebaï, Agnès Ricroch, Xavier Rognon, Philippe Silhol, Antoine de La Soujeole, Claude Tabel, Youssef Trifa et Étienne Verrier.

Enfin, j'exprime toute ma reconnaissance au département de Biologie et amélioration des plantes de l'Inra ainsi qu'aux établissements de sélection végétale qui ont bien voulu participer aux frais d'édition de l'ouvrage (voir la liste ci-après). Ces différents soutiens ont permis d'abaisser son prix, et en le mettant ainsi à la portée d'un plus grand nombre de personnes, ils contribuent à faire connaître la génétique et l'amélioration des plantes à travers leurs histoires. Merci à tous !

Organismes ou établissements ayant contribué aux frais d'édition de l'ouvrage

Département de Biologie et amélioration des plantes de l'Inra

Agri Obtentions

Caussade semences

Euralis semences

Gautier semences

Limagrain

Rijk Zwaan France

Saaten Union

Secobra

Première partie

L'aventure
de la génétique

Chapitre 1

De la découverte de la sexualité à la théorie chromosomique de l'hérédité

L'histoire de la génétique commence avec la découverte de la sexualité et de la reproduction. Chez les animaux et l'homme, cette découverte est très ancienne, et remonte au-delà de l'Antiquité, alors que chez les plantes elle est beaucoup plus récente, avec sa mise en évidence à la fin du xvii^e siècle et sa reconnaissance générale au cours du xviii^e siècle. De fait, l'amélioration des plantes faisant appel au croisement dirigé par l'homme entre individus d'une même espèce n'a vraiment commencé qu'après la découverte de leur sexualité, alors que chez les animaux, le recours au croisement dirigé a commencé dès leur domestication¹ et est à l'origine de certaines races mentionnées bien avant l'Antiquité. Néanmoins, cette absence de reconnaissance précoce de la sexualité chez les plantes n'a pas empêché en pratique qu'elles commencent à être sélectionnées en même temps qu'on les domestiquait.

De l'Antiquité jusqu'au xviii^e siècle, chez les végétaux comme chez les animaux, les notions d'hérédité, de fécondation et de développement des embryons étaient confondues dans la notion de génération, au sens de reproduction des individus (Deutsch, 2012). Les naturalistes, voire les philosophes, cherchaient à expliquer l'aptitude des organismes vivants à se reproduire en donnant des descendants qui, globalement, leur ressemblent. Ils s'intéressaient à la fois, de façon non distincte, à la reproduction, à la formation de l'embryon chez les animaux et à la transmission des caractères, mais en portant plus d'intérêt aux deux premiers points. Pour assister à l'apparition d'une science de l'hérédité, vue comme l'étude des ressemblances entre les parents et leurs enfants², il a fallu attendre que l'on conçoive une séparation

1. La domestication d'une espèce peut être définie comme son adaptation à l'homme par l'homme, c'est-à-dire son adaptation à la culture pour une espèce végétale ou à son élevage pour une espèce animale, afin qu'elle réponde mieux aux besoins de l'homme. Nous rappelons p. 111 comment cette domestication s'est réalisée chez quelques plantes de grande culture.

2. « Enfant » étant entendu au sens large, c'est-à-dire descendant du croisement de deux organismes, tant chez les animaux (dont l'homme, auquel le terme au sens strict est réservé) que chez les plantes.

entre la reproduction, le développement de l'embryon et la transmission des caractères de génération en génération ; cela n'a vraiment pu se réaliser qu'après les travaux de Gregor Mendel. Puis, 20 à 30 ans après la redécouverte de ceux-ci, deux aspects de la génétique seront aussi clairement séparés : la transmission des caractères et le passage des gènes aux caractères.

► La découverte de la sexualité et l'origine de l'embryon avant le XIX^e siècle

La sexualité chez l'homme et les animaux : une notion très ancienne

Chez l'homme, la reconnaissance du rôle des apports des deux parents dans la formation de l'embryon et dans la transmission de leurs caractères aux enfants est très ancienne. Dans l'Antiquité, Empédocle (v^e siècle av. J.-C.) reconnaît le rôle des deux sexes chez les animaux, les semences mâle et femelle contribuant pour moitié à la formation d'un nouvel organisme (de Wit, 1993). De même, Hippocrate (460-377 av. J.-C.) reconnaît les apports mâles et femelles à la formation de l'embryon et pour lui, chez l'homme, « il est impossible que tout [chez l'enfant] ressemble à la mère et rien au père, ou tout au père et rien à la mère, ou rien ni à l'un ni à l'autre. Mais nécessairement l'enfant ressemble à l'un et à l'autre en quelque chose, s'il est vrai que la semence vient des deux corps à l'enfant. À celui qui contribue le plus et de plus de parties à la ressemblance, l'enfant ressemble le plus »³. Il formule déjà l'idée de pangenèse (la genèse à partir du tout), une conception qui durera longtemps, jusqu'à la fin du XIX^e siècle, selon laquelle les semences mâle et femelle seraient le résultat d'émissions de particules ou substances par toutes les parties ou organes du corps. Cette idée est d'ailleurs inspirée d'Anaxagore (500-428 av. J.-C.).

Plus tard, Horace (65-68 av. J.-C.) et Virgile (70-19 av. J.-C.) reconnaissent aussi un rôle plus ou moins symétrique des deux sexes. En revanche, pour Aristote (384-322 av. J.-C.), si les deux sexes jouent bien un rôle, il y a une forte dissymétrie entre le rôle du mâle et celui de la femelle : le mâle apporte « le principe du mouvement », c'est-à-dire les instructions pour le développement d'un individu, et la femelle « la matière » pour former le fœtus (Deutsch, 2012 ; Mukherjee, 2016). La détermination du sexe dépendrait de la force du mâle. « Quand le principe mâle ne domine pas... il est nécessaire qu'il se change en son contraire. Le contraire du mâle c'est la femelle. » Il en est de même pour la ressemblance entre les parents et les enfants : si le principe mâle domine, l'enfant ressemble à son père, sinon il ressemble à sa mère.

La reconnaissance du rôle des parents dans les caractères des descendants est à la base de la sélection chez les animaux, sélection qui a été très tôt mise en œuvre en faisant appel au croisement dirigé entre individus d'une même espèce. Ainsi, les différentes races de chiens, bœufs et moutons représentées sur les monuments

3. Extrait de *La Génération* (in Ahrweiler, 1964), accessible via Internet.

égyptiens et babyloniens plus de 2 000 ans av. J.-C., sont le témoignage d'une certaine maîtrise des croisements et de la sélection de ces animaux par l'homme. La sélection a aussi été pratiquée depuis des millénaires en Extrême-Orient chez le porc (Ollivier, 1976, 1991 ; Bergé, 1961). Les « mules », animaux stériles résultant du croisement entre deux espèces (au sens strict de la jument et de l'âne), sont mentionnées par Homère dans *L'Odyssée* (800 ans av. J.-C.) et par Hérodote (500 ans av. J.-C.), puis par Aristote, Varron (118-30 av. J.-C.), Columelle (30 av. J.-C. - 40 ap. J.-C.) (Zirkle, 1932, 1935 ; Cook, 1937). Elles sont la preuve que très tôt l'homme a cherché à réaliser des croisements entre espèces, mais aussi, sans aucun doute, à l'intérieur des espèces.

D'ailleurs, dans l'Antiquité, Platon, pour améliorer les qualités du chien de meute, recommande l'accouplement des animaux jugés les meilleurs à la chasse (Vissac, 2002). De même, Pline et Virgile parlent clairement de sélection des reproducteurs chez le cheval et les bovins. Virgile propose même la tenue de livres généalogiques pour gérer les populations de ces animaux domestiques (Zwaenepoel, 1922). À l'époque romaine, les écrits de Varron montrent qu'il y avait une certaine maîtrise des accouplements dans la gestion des troupeaux bovins. Columelle⁴ au premier siècle donne même des conseils sur le choix des reproducteurs chez le porc (Heuze, 1882, *in* Ollivier, 1976). Il accorde beaucoup de poids à la valeur des mâles et recommande de les sélectionner sur la valeur de leurs descendants.

Beaucoup plus tard, Léonard de Vinci (1452-1519), s'appuyant sur l'observation de la couleur des métis humains, affirme aussi l'égalité des apports du mâle et de la femelle chez l'homme et les animaux. De même, pour René Descartes (1596-1650), les substances séminales mâle et femelle de l'homme se mélangent et « servent de levain l'une à l'autre » pour former un embryon, puis il décrit le développement du fœtus. Pierre Louis Moreau de Maupertuis (1698-1759), un siècle après, en 1751, dans son ouvrage *Systèmes de la nature*, affirme encore une égale contribution des deux sexes : « des éléments propres à former le fœtus naissent dans les semences des animaux père et mère ». Ces éléments proviendraient de toutes les parties du corps (on retrouve l'idée de pangenèse d'Hippocrate). Il insiste sur le fait que « l'enfant naît avec les traits du père, tantôt avec ceux de la mère et paraît tenir d'eux jusqu'aux inclinations et aux quantités de l'esprit », ce qui prouve une contribution des deux sexes à l'embryon. De plus, par son étude de la transmission du sexdigitisme chez l'homme (présence d'un doigt supplémentaire) sur plusieurs générations — une des premières analyses de génétique humaine — il met bien en évidence une transmission du caractère par les deux sexes.

Toutefois, en dépit de développements très précoces de la sélection animale par croisements dirigés, il n'y aura pas de travaux fondateurs marquants jusqu'au milieu du XVIII^e siècle. À cette époque, Robert Bakewell (1725-1795) montre que la reproduction en consanguinité n'est pas nécessairement défavorable et est efficace pour obtenir et fixer différents types d'animaux. Il développe ainsi plusieurs races à viande comme le mouton Leicester et le bœuf Longhorn. À l'opposé de cette méthode, en 1780, Georges-Louis Leclerc de Buffon recommande le croisement

4. Agronome et propriétaire romain, il administre lui-même ses terres et est l'auteur d'un traité, *De re rustica*, en douze volumes.

entre individus complémentaires de races différentes pour éviter la dégénérescence d'une race (Denis, 2012). Il a cependant fallu attendre la fin du XIX^e siècle et le début du XX^e siècle, avec la redécouverte des lois de Mendel, pour voir la sélection animale se développer sur des bases plus rationnelles, en particulier avec l'introduction du test de descendance (Berge, 1961 ; Vissac, 2002).

La découverte de la sexualité chez plantes : une notion assez récente

Au moins 1 000 ans, voire plus de 2 000 ans av. J.-C., la nécessité de la pollinisation était connue pour le palmier-dattier : des bas-reliefs sur les monuments babyloniens et assyriens représenteraient la pollinisation manuelle des palmiers⁵, et surtout, des textes sur plaquettes d'argile attestent bien de la pollinisation artificielle du dattier en Babylonie dès le XVIII^e siècle av. J.-C. ; Pruessner (1920) cite, en 2000 av. J.-C., un commerce des fleurs mâles du palmier-dattier, et Scheil (1913) cite même des textes de 2400 av. J.-C., décrivant la culture du palmier-dattier avec des parcelles entièrement femelles et des parcelles entièrement mâles, plus petites, source de pollen.

Chez le palmier-dattier, les sexes sont effectivement séparés, avec des plantes uniquement femelles ou mâles. Dans les plantations, sans sélection des arbres, il y avait autant de mâles que de femelles, ce qui conduisait à une mauvaise utilisation de la surface. Il a donc été découvert, très tôt, que le pollen d'un nombre limité de mâles était suffisant pour féconder un grand nombre de femelles, à condition de féconder manuellement. On a alors réalisé des parcelles entièrement femelles et cultivé à part des plants mâles pour la production de pollen. Les Arabes ont perpétué cette pratique, mais la notion de sexe, équivalente à celle des animaux, avec des individus mâles et des individus femelles, ne s'est pas pour autant imposée. Il n'existait en effet guère d'autres plantes cultivées avec cette particularité, à la différence des animaux pour lesquels les deux sexes sont toujours présents, comme chez l'homme. De plus, chez le palmier-dattier, la pollinisation était pratiquée seulement pour la production de fruits, et non pour la production de graines, c'est-à-dire de descendants.

Malgré cet exemple qu'il connaît bien, Aristote (384-322 av. J.-C.) nie l'existence d'une sexualité chez les plantes. En revanche, Théophraste (371-287 av. J.-C.) décrit très clairement la pollinisation des plantes femelles du dattier par les plantes mâles en la comparant à l'accouplement des animaux et notamment au cas des poissons où le mâle dépose sa laitance sur les œufs. Il mentionne également l'existence de plantes mâles et de plantes femelles chez le pistachier. Ces observations et comparaisons de Théophraste n'ont cependant eu aucun impact chez les naturalistes pendant plusieurs siècles. Chez les Romains, Pline l'Ancien (23-75 ap. J.-C.) pense lui aussi qu'il y a deux sexes chez les plantes (Bois et Gadeceau, 1910). Plusieurs observations sur la culture en mélange ou côte à côte d'espèces auraient pu faire penser à une reproduction sexuée. Ainsi, Abd-al-Latif (1162-1231) a constaté que

5. En particulier ceux du palais d'Assurnasirpal II à Nimroud, datant du IX^e siècle av. J.-C. Il s'agit toutefois d'une hypothèse. Les bas-reliefs de Khorsabad sont en revanche plus nets et datent de 700 à 800 av. J.-C. (Zirkle, 1935). Il s'agissait d'ailleurs d'une intervention solennelle avec la participation des prêtres.