

# Biochimie et évolution animale

Autor(en): **Florkin, Marcel**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali**

Band (Jahr): **137 (1957)**

PDF erstellt am: **26.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-90515>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# Biochimie et évolution animale

par

MARCEL FLORKIN

## *I. Le point de vue comparatif en biochimie*

Dès les débuts du XIX<sup>e</sup> siècle, le penser comparatif s'est de plus en plus imposé aux naturalistes adonnés à l'étude des aspects dynamiques de la vie. Dès le début aussi, la tendance à la recherche des aspects communs au fonctionnement des êtres vivants, tendance représentée en France par GERDY, et en Allemagne par TIEDEMANN s'est opposée à la tendance à la collection d'informations relatives aux divers aspects des phénomènes de la vie. La première tendance a son origine dans la pensée de BICHAT, orientée vers l'établissement d'une anatomie générale, que SCHWANN fondera en amenant l'accord sur sa théorie cellulaire. Elle a reçu dès le début le nom de physiologie générale. La seconde tendance, celle qui met l'accent sur la diversité, est sortie de l'école d'ETIENNE GEOFFROY SAINT-HILAIRE, l'illustre fondateur de la philosophie anatomique, et elle cherchait une description physiologique du plus grand nombre d'organismes. C'est la tendance qui est illustrée dans le *Traité de physiologie comparée de l'homme et des animaux*, qu'ANTOINE DUGÈS, professeur à Montpellier, a publié en 1838. C'est aussi la même tendance qui marquera les monumentales *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée* de MILNE EDWARDS, dont quatorze volumes paraîtront entre 1857 et 1880. Cependant deux facteurs devaient détourner les chercheurs de l'étude de la diversité des êtres vivants dans l'ordre de leur fonctionnement. D'une part, la victoire de la théorie de l'évolution après la publication, en 1859, du grand livre de CHARLES DARWIN mit l'accent sur l'unité génétique fondamentale des êtres vivants et favorisa l'agrément sur la définition de la physiologie générale proposée par CLAUDE BERNARD. D'autre part, les progrès de la technique physiologique favorisèrent la production d'un nombre immense de travaux d'une qualité méthodologique de plus en plus satisfaisante et s'approchant de plus en plus, dans la présentation des résultats, des façons de faire des physiciens. Le caractère innombrable et la belle apparence de ces travaux, obtenus par l'expérimentation sur le chien, le lapin et la grenouille, devaient pendant quelque temps voiler la carence des vues générales. Cependant, la physiologie comparée

n'était pas complètement tombée en désuétude et on en trouve un témoin dans les *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration* (1870) de PAUL BERT, résumant une série de travaux publiés par lui, dans des périodiques divers, depuis 1864.

On ne pourrait assez louer l'impulsion donnée aux recherches physiologiques sur les animaux marins par la création, à la station zoologique de Naples, dirigée à l'époque par ANTON DOHRN, d'un laboratoire de physiologie. Dès 1875, DOHRN, dans une lettre ouverte à VON SIEBOLD, publiée dans le *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, souligne le fait qu'une théorie de la descendance des animaux reposant uniquement sur une collection de données relevant de l'embryologie et de l'anatomie comparée n'éclaire qu'une face du problème, et n'est qu'un facteur de sa solution. «Den anderen bildet das Studium der Lebensweise und vergleichenden Physiologie», écrit DOHRN. Cet appel au recours à la physiologie comparée pour l'étude des problèmes d'évolution sera entendu par PREYER qui, dans ses *Elemente der Allgemeinen Physiologie* tentera d'introduire la méthode physiologique dans l'étude des problèmes d'évolution. Mais cette tendance devait être, en Allemagne, éclipsée par le succès de l'*Allgemeine Physiologie* de MAX VERWORN, publiée en 1894 et où s'affirme un point de vue déjà magistralement exposé par CLAUDE BERNARD, et qui sera encore illustré par AUGUST PUTTER en 1911, dans sa *Vergleichende Physiologie*. Le but de la physiologie comparée est pour lui «die Einheitlichkeit des vitalen Geschehens zu erfassen das in so vielen heterogenen Formen uns in der Natur entgegentritt». A la conception de VERWORN, qui rejoignait celle de CLAUDE BERNARD disant que «la Physiologie générale ignore les distinctions entre espèces, genres, familles, etc. ...», ANTON DOHRN ne pouvait se rallier. Déjà, en 1867, dans une lettre à HAECKEL qu'on trouvera dans la belle biographie où le président de la République allemande, THEODOR HEUSS, a retracé la carrière de DOHRN, ce dernier s'est clairement expliqué sur ce point en faisant allusion au problème de la phylogénie :

«Wie konnte aus diesen so beschaffenen Organen der Vorfahren dies so ganz anders beschaffene der Nachkommen hervorgehen? Die Kette der allmählichen Umwandlungen muß ich erschliessen an der Hand physiologischer Hypothesen – und wie sollen diese Hypothesen einigen Wert besitzen, solange die wirklich vorhandenen Funktionen all der verschiedenen Meerestiere uns so unbekannt bleiben, wie sie jetzt sind?»

Et pourtant il faut bien reconnaître que, si la physiologie comparée a, depuis le début du présent siècle, recueilli nombre de données relatives à la physiologie des organismes les plus divers, elle n'a guère contribué à éclairer le problème fondamental de la zoologie, celui de la définition et de l'évolution des catégories supérieures de la classification animale. Et cela parce que, du fait de sa nature-même, la physiologie ne pouvait apporter de contribution importante à la solution de ce problème.

PREYER a défini la physiologie comme la science des fonctions de la vie. On peut encore lire avec profit le chapitre qu'il consacre à l'analyse de la notion de fonction. Citons, d'après la traduction française de JULES

SOURY, la description que donne PREYER des conditions fondamentales de toute action physiologique :

«I. Il doit exister, comme *substratum* nécessaire de la fonction, quelque chose de matériel, quelque chose d'absolument essentiel pour la fonction, dont le défaut, sans rien qui y supplée, supprime aussitôt la fonction, alors même que tout le reste demeure intact : l'appareil fonctionnant. Chez les animaux supérieurs, par exemple, le système vasculaire pour la circulation des liquides, les organes de la respiration pour la ventilation ; l'estomac et l'intestin, etc. pour l'assimilation ; les glandes pour la sécrétion ; des foyers de combustion pour la combustion ; des organes des sens pour la sensation.

II. Il doit exister, comme *objet* nécessaire de la fonction, quelque chose de matériel, quelque chose d'absolument essentiel pour la fonction, dont le défaut, sans rien qui y supplée, supprime aussitôt la fonction, alors même que tout le reste demeure intact. Ainsi, par exemple, les courants exigent quelque chose de liquide, la ventilation, quelque chose de gazeux, le manger quelque chose de mangeable, la combustion quelque chose de combustible, l'activité des sens quelque chose de perceptible. Cet objet matériel de la fonction est toujours passif en regard de I.

III. Sous l'action d'une influence externe, d'un *stimulus*, c'est-à-dire en vertu du processus de l'*excitation*, le rapport réciproque de I et II a lieu, et, par conséquent, la fonction. L'excitation du cœur, par exemple, et d'autres parties de l'appareil circulatoire rend possible la nutrition, comme l'excitation des glandes la sécrétion, l'excitation des organes des sens, la sensation. Aucune fonction n'a lieu si I, ou II, ou III fait défaut. Une comparaison simple explique bien cette nécessité : le moulin à vent (le *substratum*) ne peut travailler si la force impulsive du vent fait défaut, l'excitant pour ainsi dire ; les grains de blé, l'objet de la fonction, demeurent alors sans changement, non moulus, entre les meules ; mais que le vent s'élève et amène la force nécessaire, la meule commence à tourner et alors ce n'est plus seulement le grain qui éprouve des modifications, qui est moulu, c'est aussi la meule dont la masse se modifie, qui s'échauffe et s'use. De même pour les fonctions physiologiques. Si aucun stimulus n'agit sur le substratum, la fonction n'a pas lieu ; l'excitation se produit-elle, alors l'objet et le substratum se modifient».

Parlant de la comparaison des fonctions, PREYER souligne «qu'on ne doit pas comparer ici *ce qui se développe* d'une manière concordante (concordance morphologique), les *homologues*, mais bien les parties qui *fonctionnent* d'une manière concordante, les parties *isodynames* qui sont fonctionnellement équivalentes, quelque différentes que puissent être leur morphologie et leur évolution». L'espoir qu'il formule est d'obtenir par la physiologie comparée une histoire des fonctions. Pour lui la tâche principale de la physiologie comparée consiste à faire dériver les fonctions idiomères (celles qui ont un appareil organique qui leur appartient en propre), des fonctions cœnomères (celles qui au contraire n'en ont pas) «par la découverte de transitions, de manière que les extrêmes — par exemple les courants de granules du protoplasme d'une part, et de l'autre,

les courants du sang et de la lymphe chez l'homme — se trouvent reliés par une série continue d'intermédiaires, embrassant toutes les sortes de circulation des liquides chez les animaux, *sans égard à leur place dans la classification zoologique*».

On voit que l'histoire des fonctions comme le conçoit PREYER n'est pas superposable à la phylogénie. Et en effet, les fonctions du physiologiste impliquent la relation substratum-objet. C'est-à-dire, dans la plupart des cas, une considération descriptive des relations de l'organisme avec son milieu. Une connaissance complète de la physiologie comparée de tous les êtres vivants jointe à la connaissance des niches écologiques qu'ils habitent nous donneront selon PREYER une description complète de l'adaptation de chaque organisme à son milieu et de sa survie dans ce milieu.

C'est là un domaine qui, bien que d'importance essentielle pour l'étude de l'évolution des organismes, n'est pas celui des caractères systématiques des groupes du système naturel des êtres vivants. Ces caractères se maintiennent en effet constants à travers une série plus ou moins étendue de variations d'autres caractères parmi lesquels sont ceux qui différencient les espèces d'une même unité systématique habitant des milieux différents. L'histoire des fonctions souhaitée par PREYER doit donc se distinguer nettement de la notion de phylogénie, encore qu'il soit possible qu'on puisse un jour en formuler des lois qui viendraient éclairer de multiples aspects de la phylogénie. Il n'est pas douteux que, dans de nombreux exemples, la connaissance de la physiologie comparée ait éclairé l'histoire des fonctions, comme PREYER le souhaitait. On en peut donner comme exemple, l'histoire de la fonction de locomotion dans le passage des Vertébrés de la vie aquatique à la vie terrestre, ainsi que REDFIELD l'a souligné. Les morphologistes ont étudié en détail l'évolution de l'appendice pentadactyle et ont mis en évidence les transformations situées au niveau de l'appareil osseux et de l'appareil musculaire. Nous sommes maintenant éclairés sur les mécanismes nerveux très complexes qui contrôlent non seulement le mouvement des membres, mais la relation de leur position avec celle de l'organisme lui-même. «Le fait», écrit ALFRED REDFIELD, «que la nageoire du poisson est en ordre principal un organe d'équilibration plutôt qu'un organe de locomotion, est de la plus haute importance, car il montre que, longtemps avant que les problèmes de la station debout et de la course ne se soient posés aux Vertébrés terrestres, les mécanismes neurologiques de la coordination posturale étaient réalisés dans les appendices conjugués». Si le problème de la morphologie comparée est essentiellement un problème d'homologies, celui de la physiologie comparée est essentiellement un problème d'analogies. C'est la raison pour laquelle la physiologie comparée, si riche d'enseignements dans l'étude des catégories subspécifiques, ne peut nous éclairer sur l'évolution des catégories supérieures.

Quant à la physiologie générale, si elle était pour CLAUDE BERNARD, et après lui pour MAX VERWORN, l'étude des phénomènes communs à tous les êtres vivants, et ensuite pour BURDON-SANDERSON et pour BAYLISS, l'étude des «endowments» de la matière vivante, elle est devenue

pratiquement, comme HUGH DAVSON le soulignait récemment: «the study of those aspects of living material that show some immediate prospect of being described in terms of the known laws of physics and chemistry», définition qui rejoint celle de CLAUDE BERNARD: «La physiologie générale se trouve ainsi ramenée à être la science expérimentale qui étudie les propriétés de la matière organisée et explique les procédés et les mécanismes des phénomènes vitaux, comme la physique et la chimie expliquent les procédés et les mécanismes des phénomènes minéraux». Ne disait-il pas aussi, dans un propos que DASTRE nous a transmis: «La physiologie générale, c'est la physique et la chimie de la matière vivante»?

Dès les débuts de la biochimie, certains de ses adeptes ont orienté leurs études vers les aspects comparatifs de cette science. En 1886, KRÜKENBERG leur donnait une grande place dans ses *Vergleichend-physiologische Vorträge*, malheureusement entachés à la fois d'un désagréable esprit de polémique et d'un regrettable manque d'esprit critique: deux caractères dont l'association n'était pas faite pour attirer la confiance. Peu d'années après survint un désastre affreux: la publication de la *Physiology of Invertebrata* (1892), de GRIFFITHS. On n'aurait pas fait mieux si on avait délibérément voulu déshonorer la jeune science. Il est charitable envers la mémoire de son auteur d'admettre que la profusion de données non confirmées par la suite et publiées dans cet ouvrage ont eu pour origine un manque de compétence technique. En 1903, à la suggestion de DOHRN, OTTO VON FÜRTH publie sa *Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere* dont le but est non seulement de rassembler les données d'ordre chimique acquises jusque-là au sujet des Invertébrés, mais aussi d'en faire la critique et le groupement sous une forme synthétique. L'auteur voit dans son livre un stimulus au traitement plus général des problèmes biochimiques. Son plan est celui d'une étude de la diversité chimique des Invertébrés, ordonnée selon une série de chapitres intitulés: le sang, la respiration, la nutrition, l'excrétion, les poisons animaux, les sécrétions, les muscles, les substances de soutien, les pigments des tissus, les substances de réserves et les constituants des cendres, les produits des glandes sexuelles, les relations d'ordre chimique avec le milieu. Sous chaque titre sont considérés successivement les aspects présentés par chacun des phyla des Invertébrés. En fait c'est la notion physiologique de fonction, reposant sur le couple substratum-objet qui règne dans le traité de VON FÜRTH, œuvre de chimie physiologique que dominant les analogies, sans référence à l'évolution des catégories systématiques ou à la similitude biochimique de leurs membres. La même tendance est celle qu'on trouve dans *An introduction to Comparative Biochemistry* d'ERNEST BALDWIN, publiée pour la première fois en 1937 et dont la troisième édition a paru en 1949. «... The task of the biochemist», écrit BALDWIN dans la préface de son livre, «is after all, the study of the physicochemical processes associated with the manifestations of what we call life – not the life of some particular animal or group of animals, but life in its most general sense. From this point of view a starfish or an earthworm, neither of which has any clinical or economic importance

*per se*, is as important as any other living organism and fully entitled to the same consideration, and unless such forms do receive considerably more attention than is accorded to them at present, biochemistry, as yet hardly out of its cradle, will assuredly develop into a monster». Les analogies tiennent une grande place dans le livre de BALDWIN qui est essentiellement construit sur les catégories de la chimie physiologique, comme l'était l'ouvrage de VON FÜRTH. Cependant dans un des chapitres, consacré à la distribution des phosphagènes, et bien que l'analogie soit le fil conducteur de ce chapitre, dont la conclusion est que partout où nous trouvons des muscles, nous trouvons un phosphagène, un problème de phylogénie est évoqué: quels arguments la biochimie comparée peut-elle apporter pour aider à résoudre l'énigme de l'origine des Vertébrés? Discutant un tableau de la distribution des phosphagènes chez les animaux, BALDWIN écrit: «of all the many Invertebrates and "border line" animals studied, two groups and two only have been found to contain creatine phosphoric acid, and these were precisely the two which would be expected to ally themselves most closely with the Vertebrates, namely the Echinodermata and Enteropneusta. The classical morphological evidence thus receives support from a rather unexpected source, the work of the comparative biochemist». Cet exemple, dont les recherches ultérieures n'ont pas confirmé le bien-fondé, souligne bien la nécessité de l'établissement dans le domaine des incidences du progrès de la biochimie comparée sur nos connaissances relatives à la systématique et à la phylogénie, d'une méthode et de concepts bien définis.

## II. *L'extension de la biosphère et l'évolution biochimique*

Chaque organisme est un chaînon d'une chaîne alimentaire dont le début varie selon les associations d'êtres vivants. Dans une mare, les bactéries et les autres microorganismes constituent le point de départ de la chaîne. Les Crustacés se nourrissent de microorganismes et sont eux-mêmes un aliment pour les insectes aquatiques que mangent les poissons. Les cadavres de ces derniers servent d'aliments aux bactéries. Les animaux qui se nourrissent de végétaux sont eux-mêmes la proie d'animaux carnivores, eux-mêmes consommés par d'autres carnivores. Ce tableau des chaînes alimentaires montre que les macromolécules des cellules d'un organisme peuvent servir de nourriture à d'autres, qui commencent par les hydrolyser grâce à l'arsenal d'hydrolases très généralement répandu dans la biosphère. Une portion de la biosphère alimente ainsi dans une autre portion les réactions génératrices d'ATP et de matériaux servant aux biosynthèses, et ces réactions présentent dans l'ensemble de la biosphère une remarquable unité.

Si la biosphère recourait uniquement à la méthode consistant à fournir la matière d'un de ses territoires pour l'alimentation d'un autre territoire, la vie irait s'éteignant progressivement et s'abolirait elle-même en un temps très court. En certains points de la biosphère s'opèrent des

entrées de matière et des entrées d'énergie et, d'autre part, le sol et les eaux sont les tombeaux naturels des plantes et des animaux. Dans ces régions de la biosphère et de l'hydrosphère, la matière biosphérique retourne au monde inorganique, par l'action des microorganismes. Ces derniers eux-mêmes s'autolysent lorsque les conditions défavorables interrompent leur multiplication. Les cycles des entrées et des sorties s'insèrent dans le métabolisme de la biosphère, et sont les facteurs de la régulation de sa masse et de la distribution de cette dernière à la surface du globe. Chaque secteur de la biosphère, composé par une communauté d'organismes occupant une niche écologique, est en unité fonctionnelle avec le milieu. Dans un milieu terrestre tel qu'un sol habité par des organismes, un écosystème peut subsister s'il est composé de producteurs, de décomposants et de transformateurs. Un tel écosystème peut être composé par exemple par des bactéries autotrophes (producteurs), des bactéries attaquant les cadavres de ces dernières (décomposants), et de bactéries (transformateurs) transformant les substances inorganiques résultant de l'activité des décomposants en substances (nitrates, sulfates, etc.) utilisables par les producteurs.

La biosphère a sans doute, au cours de son histoire, traversé une période au cours de laquelle sa masse était relativement faible et sa nature uniformément monocellulaire, et c'est l'une des raisons qui confèrent un intérêt particulier aux travaux d'écologie microbienne. L'expansion de la biosphère s'est vraisemblablement accomplie par le développement d'organismes pluricellulaires et par l'accroissement du volume des autotrophes tels que les végétaux, accroissement lui-même limité par celui du volume des consommateurs: herbivores consommant les plantes vertes, carnivores primaires mangeant les herbivores, carnivores secondaires consommant les carnivores primaires, etc.

Au cours de son extension, la biosphère s'est donc différenciée et cette différenciation, traduite par la diversité biochimique des organismes, présente un ordre qui est la condition de l'intégration et de la régulation du métabolisme de la biosphère. L'un des aspects de l'ordre de la nature à travers la diversité biochimique des organismes est représenté par ce qu'on appelle encore l'évolution biochimique. Quelle que soit la signification qu'on donne aux arbres phylogénétiques de la classification naturelle dressés par les taxonomistes, on peut convenir que tout changement biochimique constaté de long d'un rameau de ces arbres peut être tenu pour un fait d'évolution biochimique reposant sur la comparaison d'un aspect plus primitif et d'un aspect plus spécialisé. Par la collection des faits d'évolution biochimique ainsi conçus, on peut espérer arriver à comprendre la méthode selon laquelle la biosphère a pu s'étendre, reposant d'une part sur une prédominance des entrées sur les sorties (des biosynthèses sur les dégradations), dans la biosynthèse *in toto*, et d'autre part sur la réalisation d'une diversité biochimique assurant la colonisation des divers biotopes tout en maintenant l'existence d'un métabolisme de la biosphère en relations d'échanges avec le monde inorganique.



### III. Evolution des constituants biochimiques

Pour considérer les aspects de l'évolution des organismes sous l'angle de la biochimie, il importe de définir quelques concepts utiles.

*Isologie.* On appellera *isologues* les unités biochimiques, molécules ou macromolécules, présentant des liens de parenté chimique. Les cytochromes, la peroxydase, la catalase, l'hémoglobine, la chlorocruorine sont isologues parce que ces structures chimiques sont des dérivés d'hèmes. L'isologie est maximum dans le cas des hémoglobines de deux chiens de la même portée, moindre si on considère l'hémoglobine du chien et celle du chacal, moindre encore si on considère l'hémoglobine d'un chien et celle d'un cheval. Dans tous ces cas, l'hème est identique, c'est le protohème, les degrés d'isologie étant dépendants de la nature de la globine. L'isologie est moindre encore dans le cas d'une hémoglobine et d'une catalase, les portions protéiques étant plus différentes que dans le cas de deux hémoglobines. Un autre cas d'isologie moins marquée que celle de deux hémoglobines est fourni par l'hémoglobine et la chlorocruorine, dans lesquelles les hèmes sont différents. Comme on le voit, il y a une grande variété de degrés d'isologie, toujours précisables en termes de chimie organique, l'isologie étant un concept purement chimique.

*Analogie.* On appellera analogues les unités biochimiques jouant le même rôle dans un système biochimique. La phosphocréatine et la phosphoarginine des systèmes glycolytiques musculaires, respectivement chez les Mammifères et chez les Crustacés, par exemple, sont analogues. Des unités biochimiques analogues peuvent aussi être isologues, comme c'est le cas par exemple pour une hémoglobine sanguine et une chlorocruorine sanguine: toutes deux sont des transporteurs d'oxygène. Mais elles peuvent ne pas l'être: une hémoglobine sanguine et une hémocyanine sont analogues, mais elles ne sont pas isologues.

Lorsque nous sommes informés au sujet de la position systématique relative d'une série d'espèces, et au sujet des relations d'isologie et l'un ou l'autre de leurs constituants biochimiques, il est possible de tirer des conclusions relatives à l'évolution biochimique de ces constituants. Prenons l'exemple du transporteur d'oxygène des Chlorhémides, des Sabelides et des Serpulides, la chlorocruorine. Ce transporteur se trouve dans le sang de trois familles d'Annélides polychètes. Les Chlorhémides sont des Spionides, catégorie systématique qui groupe, parmi les Annélides polychètes sédentaires, lesquelles descendent des Annélides polychètes errantes, les formes dont le lobe préoral n'est pas enfoncé dans le premier segment du métasome, se nourrissant de plancton flottant qu'ils attirent au moyen d'antennes postérieures en forme de longues palpes parcourues par une gouttière ciliée. Ils vivent dans le sable ou la vase et sécrètent un tube membraneux recouvert d'une fine couche de boue. Les Chlorhémides sont des Spionides ayant perdu en grande partie les dissépiments et même la segmentation externe. Leur sang est vert, et leurs palpes sont rabattues vers l'avant. Aux Spionides se rattachent les Annélides cryptocéphales, à lobe préoral enfoncé dans le premier segment du tronc,

mais à appendices creux comme ceux des Spionides. Sédentaires et tubicoles, les Cryptocéphales comportent deux subdivisions, les Sabellariides qui, bien que sédentaires et microphages, ont conservé l'antenne impaire, et les Sabelliformes qui n'ont que les antennes paires et dont les palpes forment un panache en corolle multicolore. Les Sabelliformes se divisent en Sabellides, à tube muqueux, membraneux ou corné, et en Serpulides, à tube calcaire.

Les sangs des Spionides autres que les Chlorhémides sont colorés en rouge par l'hémoglobine. Quant aux Sabellariides, dont un des genres est *Sabellaria*, leur sang est chargé d'hémoglobine. Chez les Sabelliformes, encore appelés Serpuliformes, la chlorocruorine est le pigment sanguin caractéristique. Tous les Sabellides étudiés jusqu'ici la contiennent. Chez les Serpulides le sang des espèces du genre *Serpula* contient à la fois chlorocruorine et hémoglobine et dans le genre *Spirorbis*, une espèce, *S. borealis*, a un sang coloré par la chlorocruorine, une autre, *S. corrugatus*, a comme pigment sanguin l'hémoglobine et une troisième, *S. militaris*, a un sang incolore. Fox (1949) n'a pas trouvé de chlorocruorine dans les tissus ou le liquide cœlomique des formes ayant de la chlorocruorine dans le sang et il n'est pas douteux que la synthèse de la chlorocruorine est, chez les formes qui la possèdent, une variante de la synthèse d'hémoglobine telle qu'elle s'opérait chez leurs ancêtres Annélides possédant le système de cette synthèse. La chlorocruorine est d'ailleurs un isologue proche de l'hémoglobine des Annélides, dont elle a de nombreux caractères. L'hème de la chlorocruorine, le chlorocruorohème, ne diffère de la protophorphyrine que par un détail, l'oxydation du groupement vinyle 2. Quant à la portion protéique, elle est très proche de celle des hémoglobines d'Annélides comme le montrent les chiffres relatifs au point isoélectrique, au poids moléculaire et à la composition en acides aminés, réunis dans le tableau I :

Tableau I

|   | Point isoélectrique | Poids moléculaire × 17000 (+) | Teneur en acides aminés |            |             |          |
|---|---------------------|-------------------------------|-------------------------|------------|-------------|----------|
|   |                     |                               | Cystine %               | Arginine % | Histidine % | Lysine % |
| Hémoglobine de cheval ..                    | 6.78 <sup>1</sup>   | 4                             | 0,74                    | 3,57       | 8,13        | 8,31     |
| Hémoglobine de lombric .                    | 5.28 <sup>2</sup>   | 192                           | 1,41                    | 10,07      | 4,68        | 1,73     |
| Hémoglobine d'arénicole .                   | 4.76 <sup>3</sup>   | 192                           | 4,08                    | 10,04      | 4,03        | 1,85     |
| Chlorocruorine de <i>Spirographis</i> ..... | 4.3 <sup>4</sup>    | 192                           | 1,64                    | 9,64       | 2,38        | 3,64     |

<sup>1</sup> D. D. VAN SLYKE, A. B. HASTINGS, M. HEIDELBERGER et J. M. NEILL, *J. Biol. Chem.*, 54, 81 (1922).

<sup>2</sup> T. SVEDBERG, *J. Biol. Chem.*, 103, 311 (1933).

<sup>3</sup> K. O. PEDERSEN, *Koll. Z.*, 63, 268 (1933).

<sup>4</sup> T. SVEDBERG, *Proc. Roy. Soc., Ser. B.*, 127, 1 (1939).

<sup>5</sup> J. ROCHE et G. JEAN, *Bull. Soc. Chim. biol.*, 16, 769 (1934). — J. ROCHE et M. MOURGUE, *Bull. Soc. Chim. biol.*, 23, 1329 (1941).

Dans le cas de la chlorocruorine, nous avons une entité chimique isologue pas rapport à l'hémoglobine et présente dans des catégories systématiques dont la morphologie comparée nous montre la relation phylogénique avec d'autres catégories dont les membres ont un sang qui contient de l'hémoglobine. On peut ici parler d'évolution d'une unité biochimique. Dans les cas de ce genre on a non seulement isologie, mais isologie phylogénique, ou encore, pour reprendre un terme autrefois proposé par LANKESTER, *homogénie*.

#### *Parallélisme biochimique*

Quand des constituants biochimiques isologues sont présents dans des catégories systématiques qui n'ont pas de relations phylogéniques, on dira qu'il y a parallélisme. L'apparition d'hémoglobine chez les Mollusques et chez les Echinodermes est un exemple de parallélisme. En fait les parallélismes sont des témoignages de l'unité de plan biochimique des organismes.

#### *Convergence biochimique*

Quant des constituants biochimiques sont analogues sans être isologues, comme c'est le cas pour l'hémoglobine et l'hémocyanine, on dira qu'il y a convergence biochimique.

#### *Evolution hétéromorphique*

L'isologie phylogénique que présentent les chlorocruorines et les hémoglobines d'Annélides fournit un exemple de ce qu'on peut appeler une évolution hétéromorphique, traduite par l'acquisition d'un constituant modifié, d'une isologie moins complète. Les hémoglobines à affinité forte pour l'oxygène apparaissent aussi comme plus primitive que les hémoglobines à affinité faible, et c'est là une évolution hétéromorphique de leur constituant protéique.

Chez les animaux supérieures, la dissociation de l'hémoglobine varie avec son oxygénation. L'oxygénation de l'hémoglobine déplace son point isoélectrique: chez le cheval, par exemple, alors que le point isoélectrique de l'hémoglobine réduite correspond au pH 6.78, celui de l'oxyhémoglobine correspond au pH 6.65. Au pH isoélectrique l'hémoglobine fixe des quantités équivalentes, assez faibles, d'acides et de bases, mais le pH régnant dans les hématies étant alcalin par rapport au point isoélectrique, l'hémoglobine s'y trouve à l'état de sel, en combinaison avec des bases.

Au pH du sang, l'hémoglobine se comporte comme un acide polyvalent disposant d'au moins cinq groupements acides par atome de fer.

L'oxyhémoglobine du cheval dont le point isoélectrique correspond au pH 6.65, contient, entre autres, une fonction acide (ou un groupe de fonctions) faiblement dissociée dont le  $pK=6.16$ . Cette fonction, dans les hématies du sang oxygéné de cheval dont le pH est égal à 7.1, est en grande partie saturée par des bases. L'hémoglobine présente un caractère moins acide, puisque son point isoélectrique est au pH 6.8. Cette modification du point isoélectrique par suite de la variation d'oxygénation est due à une forte diminution de la dissociation des groupements acides

voisins du groupement oxygénable. Leur pK passe de 6.16 à 7.80. Lorsqu'une telle transformation se produit dans un milieu dont le pH ne varie pratiquement pas, elle comporte la libération des bases fixées à cette fonction. Le fait que la réduction du sang relève la courbe d'absorption du CO<sub>2</sub>, connu sous le nom d'«effet Haldane», apparaît comme un caractère d'évolution de l'hémoglobine au niveau de son constituant protéique et par conséquent un fait d'évolution hétéromorphique. On ne le décèle pas, en effet, dans le sang de la raie, de la roussette *Mustelus canis* ou de l'Echiurien *Urechis caupo* qui contiennent des hémoglobines dont la dissociation ne varie pas avec l'oxygénation.

L'évolution hétéromorphique des protéines est évidemment comme l'indiquent déjà les exemples ci-dessus, un aspect essentiel de l'évolution des organismes. Des travaux récents, permettant de saisir plus clairement les aspects hétéromorphiques de protéines plus ou moins isologues, ouvrent des perspectives nouvelles à ces études.

Les poids moléculaires des hémoglobines de Vertébrés se situent dans le voisinage de 65000 g par mole. Ces molécules sont vraisemblablement formées de deux systèmes de trois chaînes peptidiques. La nature des séquences N-terminales d'une série d'hémoglobines est indiquée dans le tableau II. Elle montre une similitude en ce qui concerne une chaîne fondamentale commune, et une addition d'autres chaînes dans différents cas.

Tableau II (OSAWA et SATAKE, 1955)

| Espèces              | Séquences N-terminales |           |                  |
|----------------------|------------------------|-----------|------------------|
| Cheval, porc         | Val. Leu.              | Val. Gly. | Val. Glu. (Leu.) |
| Chien                | Val. Leu.              | Val. Gly. | Val. Asp.        |
| Bœuf, chèvre, mouton | Val. Leu.              | Met. Gly. |                  |
| Cobaye               | Val. Leu.              | Val. Ser. | Val. Asp.        |
| Lapin, serpent       | Val. Leu.              | Val. Gly. |                  |
| Poule                | Val. Leu.              |           |                  |

Il serait précieux de pouvoir suivre au niveau des tissus homologues, dans toutes les lignées phylétiques, les étapes de l'évolution biochimique de chacune des espèces de macromolécules qui constituent leurs cellules. Mais nos connaissances dans le domaine de la biochimie comparée sont loin de permettre de formuler une telle filiation. D'autre part, dans le domaine de la phylogénie, les lacunes laissées dans la filiation même des séries sont immenses et le monde actuel des êtres vivants présente sous ce rapport de telles solutions de continuité qu'elles conduisent certains auteurs à nier la notion même de l'évolution. Il est fréquent de constater la présence de constituants biochimiques dans un groupe défini de la classification sans qu'on puisse soumettre à l'étude biochimique un groupe qui puisse lui être assigné avec certitude comme un prédécesseur immédiat dans la sériation phylétique. Les lignes générales de la phylogénie peuvent aussi servir à définir le caractère plus ou moins primitif ou spécialisé d'un constituant biochimique.

W. BERGMANN a par exemple souligné le fait, visible dans le tableau III, de l'existence d'une différence nette entre le matériel soluble dans les solvants des graisses, chez les Vertébrés et les Invertébrés: le fait de la plus grande portion de constituants insaponifiables chez ces derniers.

Tableau III (W. BERGMANN, 1949)

| Distribution de la portion insaponifiable des lipides des animaux |  |                   |
|---|--|-------------------|
| Phyla ou classes  | % de l'insaponifiable par rapport aux lipides totaux | Nombre d'exemples |
| Protozoa .....  | 35   | 2                 |
| Porifera .....  | 37   | 45                |
| Coelenterata .....  | 35   | 16                |
| Nemathelminthes .....   | 25   | 1                 |
| Annelida .....  | 22   | 7                 |
| Crustacea .....   | 16   | 14                |
| Myriapoda .....   | 21   | 1                 |
| Insecta .....   | 7  | 31                |
| Mollusca (marins) .....   | 13   | 18                |
| Echinodermata .....   | 19   | 10                |
| Chordata .....  | 1,2  | 50                |

D'autre part, considérant la distribution des stérols chez les animaux, BERGMANN note le fait que la plus grande diversité de stérols s'observe chez les groupes les plus primitifs et aboutit chez les plus spécialisés à l'utilisation presque exclusive du cholestérol (tableau IV).

Tableau IV (BERGMANN, 1949, 1952)

| Phyla et classes | Distribution des stérols chez les animaux   |
|------------------|---|
|                  | Principaux stérols  |
| Porifera         | cholestérol, cholestanol, elionastérol, poriférostérol, chalinastérol, néospongostérol, chondrillastérol, haliclonastérol, aptostanol et d'autres |
| Coelenterata     | cholestérol, elionastérol, chalinastérol, palystérol et d'autres  |
| Annelida         | cholestérol   |
| Arthropoda       | cholestérol   |
| Mollusca         |   |
| Pelecypoda       | chalinastérol, brassicastérol, corbistérol, cholestérol et d'autres   |
| Gastropoda       | cholestérol   |
| Cephalopoda      | cholestérol   |
| Echinodermata    |   |
| Asteroidea       | stellastérol  |
| Holothuroidea    | stellastérol  |
| Echinoidea       | cholestérol   |
| Protochordata    | cholestérol   |
| Chordata         | cholestérol   |

Parmi les stérols des groupes animaux les moins spécialisés, on trouve des corps en  $C_{28}$  ou  $C_{29}$ . Les stérols de cette nature diffèrent sous le rapport du degré et du type d'insaturation, sous le rapport de la nature du radical fixé en C-24, etc. (BERGMANN, 1952). D'autre part, il résulte d'une série d'études de HASLEWOOD et collaborateurs, que chez des Poissons téléostéens ou élasmobranches, chez des Amphibiens, chez des crocodiles et des alligators, chez un lézard, chez des Chéloniens et chez certains Oiseaux, on trouve dans la bile des sels biliaires contenant des alcools et des acides en  $C_{27}$ ,  $C_{28}$  (ou éventuellement en  $C_{29}$ ), tandis que chez des serpents et des Mammifères, on n'a pas trouvé de substances de cette catégorie. Par contre, la présence d'acides biliaires en  $C_{24}$  a été mise en évidence chez les serpents, les Poissons téléostéens, les Mammifères et les Oiseaux, mais non chez les Elasmobranches, les Batraciens ou les Reptiles, tels que les Crocodiliens et les Chéloniens.

D'une manière générale, les sels biliaires en  $C_{27}$ ,  $C_{28}$  et éventuellement  $C_{29}$  accompagnent donc une position phylogénique plus primitive que celle, plus spécialisée, des organismes animaux ayant des sels biliaires de  $C_{24}$ .

Un autre aspect lié à la conception générale de la phylogénie est le fait, mis en évidence par COMFORT, que le dépôt d'uroporphyrine dans les coquilles est répandu surtout parmi les Archaeogastropoda les moins spécialisés. Et on pourrait en citer beaucoup d'autres.

#### *IV. Evolution des systèmes biochimiques*

Dans ce qui précède, nous avons considéré les constituants d'un organisme animal, c'est-à-dire l'aspect d'agrégats de macromolécules et de molécules organiques qu'il présente. Mais évidemment ce sont là des résultats de la mise en jeu de système biosynthétiques, et dans la descendance avec modification que représente par exemple le remplacement d'une hémoglobine par une chlorocruorine, le changement est situé au niveau du système biosynthétique qui produit le transporteur d'oxygène. Il est donc situé au niveau d'un système enzymatique, c'est-à-dire, d'un système de macromolécules dont la nature est contrôlé dans chaque cas par un gène, lui-même étant éventuellement l'objet d'une évolution hétéromorphique et d'une réduction de l'isologie de ses nucléoprotéines avec celles de ses ancêtres. Si nous admettons que le schéma de la photosynthèse est une variante métabolique du cycle des pentoses, la photosynthèse dans son aspect de réduction du  $CO_2$  sera tenue pour un système plus spécialisé que le cycle des pentoses. S'il est vrai d'ailleurs que la biosphère à ses débuts était dépourvue de  $CO_2$ , la photosynthèse n'a pu apparaître qu'après la libération de cette substance par les volcans et par le métabolisme primitif. S'il est vrai que la présence d'oxygène dans l'atmosphère terrestre a dépendu de la photosynthèse, la respiration est un aspect biochimique plus spécialisé que l'aspect constitué par la glycolyse et par le cycle des pentoses. Mais cela est du domaine de la

préhistoire biochimique et par conséquent forcément spéculatif. Dans la biosphère actuelle, nous sommes devant ce qui reste des archives de la diversification du schéma général actuel de la biochimie cellulaire, laquelle a été évidemment précédée de systèmes plus primitifs et aujourd'hui disparus. Les exemples qui suivent montrent divers aspects de l'évolution des systèmes biochimiques chez les animaux.

*a) Spécialisation par modifications quantitatives ou topographiques*

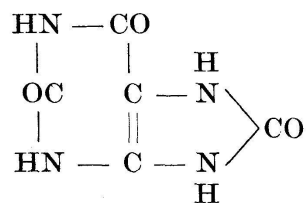
La digestion extracellulaire comparée à la digestion intracellulaire implique une spécialisation dans le sens d'une biosynthèse relativement considérable d'enzymes rejetés dans la lumière du tube digestif et constamment renouvelés. La digestion intracellulaire constitue la forme primitive. Elle est la forme exclusive de la digestion chez les Spongiaires.

Comme YONGE l'a souligné, un exemple très démonstratif des relations entre le système de la digestion intracellulaire et celui de la digestion extracellulaire nous est fourni par les Mollusques: on trouve chez eux toutes les étapes entre une digestion presque exclusivement intracellulaire et une digestion extracellulaire totale, reposant sur la sécrétion de solutions de protéines enzymatiques dans la lumière du tube digestif. De manière générale, les Lamellibranches se nourrissent par des mécanismes ciliaires assurant la collection de fines particules, principalement de phytoplancton. La seule phase extracellulaire de la digestion est chez eux une action amylasique, les autres actions enzymatiques étant intracellulaires. Parmi les Gastéropodes herbivores (les Pulmonés exceptés), on peut reconnaître, comme le fait YONGE, deux groupes: ceux qui possèdent un style cristallin et ceux qui n'en possèdent pas. Chez les premiers, comme par exemple les Streptoneures, les conditions sont très analogues à celles qu'on observe chez les Lamellibranches, et l'amylase est le seul enzyme extracellulaire, les diverticules digestifs étant des organes sécrétants. Le second groupe de Gastéropodes herbivores, ceux qui n'ont pas de style cristallin, comme c'est le cas chez les Tectibranches et les Nudibranches, montrent une grande diversité et dans certains cas la présence d'une protéase dans le suc présent dans la lumière du tube digestif. Quant aux Gastéropodes carnivores, tels que Murex, on trouve toujours dans la lumière de leur tube digestif une protéase active sécrétée par les diverticules digestifs. Au niveau de ces derniers il y a d'ailleurs aussi une digestion intracellulaire. Les glandes salivaires sécrètent d'autre part une amylase. Chez les Pulmonés, tels que l'escargot, les processus hydrolasiques sont presque totalement extracellulaires. Seule l'hydrolyse des protéines est intracellulaire.

Chez les Céphalopodes, la digestion est exclusivement extracellulaire et la digestion intracellulaire a disparu.

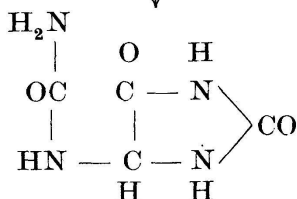
*b) Spécialisation par acquisition de constituants nouveaux résultant d'une évolution hétéromorphique*

Un système enzymatique peut au cours de l'évolution de la différenciation des cellules qui le contiennent, être l'objet d'une spécialisation



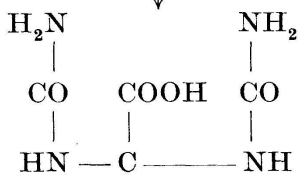
acide urique

(*uricase*)



allantoïne

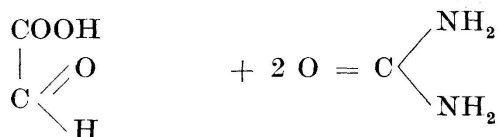
(*allantoïnase*)



acide allantoïque

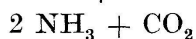


(*allantoïcase*)



Urée

(*uréase*)



Ammoniaque

Fig. 1. Le système enzymatique de l'uricolyse

d'ordre nouveau. Les serpents, par exemple, ne mélangent pas leurs proies avec des sécrétions digestives au cours d'une opération de dilacération. Ils avalent leur proie après l'avoir injectée d'une sécrétion amorçant les phénomènes hydrolasiques. Dans les formes les moins spécialisées, comme c'est par exemple le cas pour les *Colubridae opisthoglyphae*, une simple dent à sécrétion apparaît à l'arrière de la mâchoire supérieure, servant à l'injection dans la proie d'une sécrétion dont la signification



est uniquement digestive. Dans les formes plus spécialisées, cet organe, par suite de la réduction de la longueur du maxillaire dans la phylogénie, se rapproche de la région antérieure de la cavité buccale et devient un organe agressif et défensif, comme c'est le cas chez les *Colubridae proteroglyphae* et plus encore chez les *Viperidae*.

L'origine digestive de la sécrétion est encore attestée par la présence, dans les venins de serpents, d'hydrolases telles que protéases, peptidases, phosphatases, estérases, et lécithinases. La spécialisation nouvelle se traduit par la présence d'hyaluronidase, qui assure la diffusion du venin, et par la présence de substances hautement toxiques (voir ZELLER, 1948).

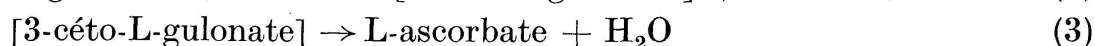
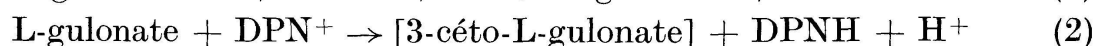
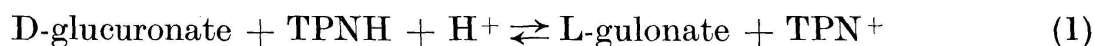
Un autre exemple de modification d'un système ancien par addition d'un constituant nouveau est fourni par le système de l'uréogénèse, dans la cellule du parenchyme hépatique des Vertébrés uréotéliques. Ce système apparaît comme une spécialisation due à l'addition de l'arginase au système enzymatique de la biosynthèse de l'arginine.

### c) Spécialisation par perte de constituants

Un système enzymatique peut se spécialiser, non seulement par l'acquisition d'enzymes nouveaux, mais aussi par la perte de certains de ceux qui le composent. Un exemple est fourni par le système enzymatique de l'uricololyse. La forme la plus complète de ce système, observée par exemple chez les Crustacés marins, est représentée dans la fig. 1.

La plupart des insectes ne poussent l'uricololyse que jusqu'au stade d'acide urique. La forme du système enzymatique de l'uricololyse des insectes se caractérise par rapport à la forme plus primitive des Crustacés par la perte de l'uréase, de l'allantoïcase, de l'allantoïnase et de l'uricase. Le système enzymatique de la puricololyse comporte l'uricase, l'allantoïnase et l'allantoïcase chez les Batraciens, tandis qu'il ne comporte que l'uricase chez les Mammifères, à l'exception des Primates qui ont perdu toute la série des enzymes, de même que les Reptiles terrestres et les Oiseaux.

L'évolution avec perte d'enzymes peut avoir des localisations différentes selon les rameaux phylétiques. Un exemple est fourni par la biosynthèse de l'acide ascorbique. Les cellules animales accomplissant cette biosynthèse le font par le moyen de trois enzymes ou systèmes enzymatiques catalysant les étapes suivantes



La réaction (1) est une réduction de glucuronate en présence d'une déshydrogénase spécifique (enzyme I) dont le coenzyme est le TPN. Dans la réaction (2), le gulonate est déshydrogéné en présence d'un autre enzyme spécifique, l'enzyme II, dont le coenzyme est le DPN. Le produit de la réaction est vraisemblablement le 3-céto-L-gulonate qui dans la

réaction (3), catalysée par le système enzymatique III, est vraisemblablement, par énoilation et lactonisation, transformé en acide L-ascorbique.

La recherche des enzymes de cette biosynthèse chez le rat (GROLLMAN et LEHNINGER, 1957) montre que le foie de cet animal contient les enzymes I, II et III et est par conséquent capable de faire la biosynthèse de l'acide ascorbique. Le rein contient les enzymes I et II, et le myocarde et le cerveau ne contiennent aucun des enzymes de la biosynthèse. Le même tableau se retrouve chez d'autres Mammifères, tels que la souris, le lapin, le chien, le porc et la vache.

La vitesse de destruction de l'acide ascorbique par les tissus homogénéisés est en général plus grande que celle de la réaction (3) mais nettement plus faible que celle dans les réactions (1) et (2).

Chez les animaux qui doivent recevoir dans leur alimentation une fourniture d'acide ascorbique, tels que le cobaye, les singes *Macaca rhesus* et *Macaca irus Philippinensis* et chez l'homme, le foie et le rein contiennent d'actifs enzymes I et II mais il leur manque le système III.

D'autre part, chez deux Oiseaux, le poulet et le pigeon, et chez une tortue, GROLLMAN et LEHNINGER trouvent le système complet dans le rein, tandis que le foie ne contient que les enzymes I et II. Comme la recherche des enzymes n'inclut pas dans ce qui précède la préparation de l'enzyme pur, il est possible que ce qui apparaît comme un manque d'enzyme soit en réalité un fait d'inhibition ou qu'une autre chaîne métabolique entraîne vers une voie différente le 3-céto-L-gulonate ou encore que les coenzymes soient modifiés quant à leur biosynthèse ou à leur topochimie.

*d) Introduction d'un constituant biochimique ancien dans un système nouveau*

Une forme fréquente de l'évolution des systèmes enzymatiques et de leurs systèmes associés (substrats, enzymes, coenzymes, régulateurs hormonaux, etc.) est l'introduction d'un ou plusieurs de leurs constituants dans un système nouveau, plus spécialisé. La rhodopsine, présente dans la rétine des Poissons marins, des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères, représente une spécialisation par rapport à la porphyropsine, plus primitive, des Vertébrés d'eau douce. La rhodopsine est un dérivé de la vitamine A<sub>1</sub>, tandis que la porphyropsine est un dérivé de la vitamine A<sub>2</sub>. La fonction visuelle des vitamines A est la seule qu'on puisse mettre en évidence chez les animaux autres que les Mammifères et les Oiseaux. Chez ces derniers, elle joue en outre le rôle d'une vitamine, indispensable à la fonction normale des cellules épithéliales. Dans ce dernier fait nous trouvons l'indice du développement d'un système biochimique nouveau dans lequel s'insère un composant biochimique précédemment déjà utilisé dans un autre système. Et le système biochimique de la photoréception au niveau des bâtonnets de la rétine des animaux qui possèdent un œil différencié nous donne un autre exemple de cette forme d'évolution, en ce qui concerne un autre système enzymatique. Au niveau des bâtonnets de la rétine, chez un animal à rhodopsine, le

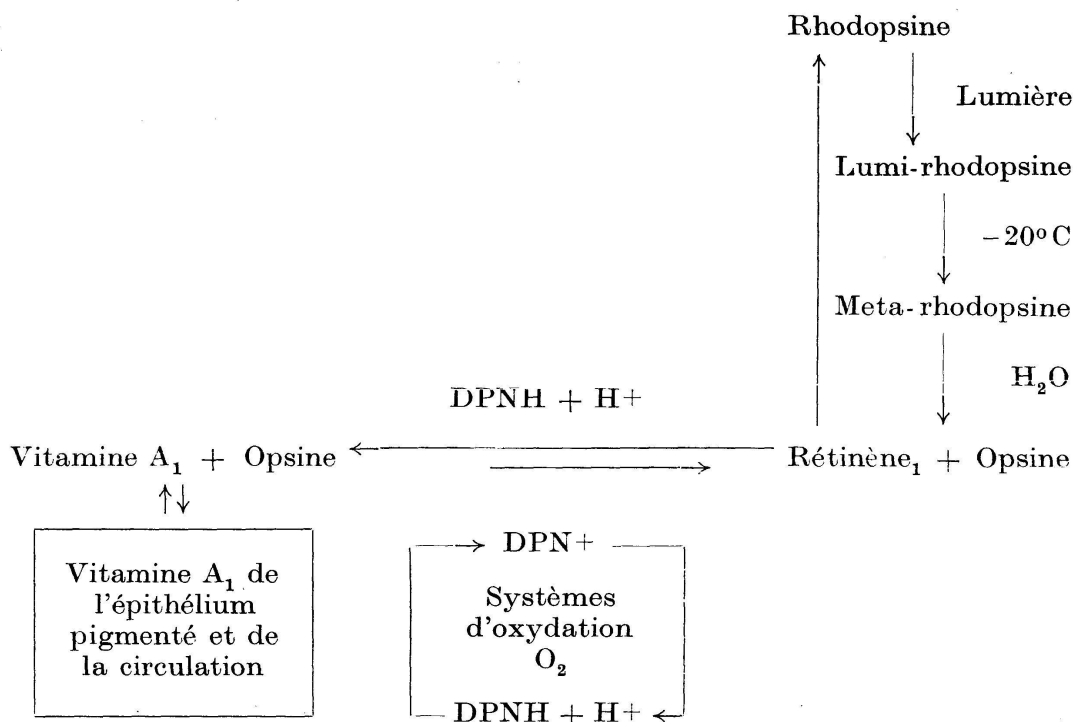


Fig. 2. (G. WALD, 1951). Le système de la rhodopsine

rétinène<sub>1</sub> est le produit d'oxydation (déshydrogénation) de la vitamine A<sub>1</sub>. La vitamine A<sub>1</sub>, inversement, est le produit de la réduction du rétinène<sub>1</sub>. L'enzyme catalysant cette opération a été appelé d'abord rétinène-réductase. Nous savons aujourd'hui que c'est l'alcooldéshydrogénase comme BLISS l'a montré. Cet enzyme universellement répandu trouve ici son insertion dans un nouveau système extrêmement spécialisé (fig. 2).

Les mécanismes de régulation hormonale présentent de nombreux aspects de ces insertions de constituants anciens dans des systèmes nouveaux. La sécrétion lactée, caractérisant une différenciation biochimique d'une catégorie de cellules des Mammifères est déclenchée et contrôlée par la prolactine, produit de la spécialisation biochimique d'une autre catégorie de cellules, celles de l'adénohypophyse. Mais la prolactine est sécrétée par l'adénohypophyse des Poissons, des Amphibiens et des Reptiles. Son intervention au niveau de la sécrétion lactée des Mammifères s'insère donc dans un système biochimique nouveau.

Un autre exemple du même genre est fourni par l'action de la pitocine sur l'utérus des Mammifères. L'hormone existant chez tous les Vertébrés et exerçant chez tous un rôle dans le métabolisme de l'eau, son action sur l'utérus des Mammifères traduit son insertion dans un système plus spécialisé.

e) *Spécialisation d'un système biochimique ancien par introduction d'un constituant d'un autre système ancien*

L'un des aspects importants de l'évolution biochimique des Vertébrés est l'acquisition, au niveau des cellules mésodermiques, de biosynthèses nouvelles de stéroïdes (évolution hétéromorphique) et des systè-

mes enzymatiques que comportent ces biosynthèses. L'un des aspects physiologiques de cette évolution est la régulation ionique résultant de l'action des hormones corticostéroïdes au niveau du tube urinaire. Ce système biochimique établi au niveau de la cellule du tube urinaire, une nouvelle évolution biochimique s'accomplit à son niveau, à partir des Amphibiens, par l'établissement de relations biochimiques avec un autre système déjà existant, celui de la régulation d'origine hypophysaire. L'adaptation à la vie terrestre, telle qu'elle apparaît à partir de certains Amphibiens, tels que le crapaud, dépend en effet d'une réabsorption d'eau commandée par l'intervention de principes hypophysaires au niveau du système biochimique du tube urinaire, dont les principes corticostéroïdes sont des constituants fondamentaux (voir JONES, 1957).

Les exemples que j'ai cités montrent la grande diversité des méthodes de l'évolution biochimique. Une notion qui doit être prise en considération dans ces études, et dont j'ai évoqué un aspect lorsque j'ai rapporté les observations de GROLLMAN et LEHNINGER au sujet du système de la biosynthèse de l'acide ascorbique, est la situation des faits d'évolution biochimique au niveau de la différenciation biochimique des catégories cellulaires. Dans l'exemple cité, l'évolution biochimique se déroule d'une manière différente dans le cas des Mammifères ou dans celui des Reptiles et des Oiseaux, bien que le résultat soit le même du point de vue de l'organisme entier. Néanmoins, on peut reconnaître là deux évolutions différentes de catégories cellulaires, sous le rapport de la différenciation biochimique. Malheureusement nos connaissances sont encore extrêmement faibles dans le domaine de la diversité biochimique d'une catégorie cellulaire déterminée au sein d'un groupe particulier d'organismes.

#### Bibliographie

- W. BERGMANN: *Sears Found. Journ. of mar. research*, 8, 137 (1949).  
W. BERGMANN: *Progr. chem. of fats and other lipids*, 1, 18 (1952).  
M. FLORKIN: *L'évolution biochimique*, Paris, Masson, 1944.  
A. P. GROLLMAN et A. L. LEHNINGER: *Arch. Bioch. and Biophys.*, 69, 458 (1957).  
G. A. D. HASLEWOOD: *Physiol. Rev.*, 35, 178 (1955).  
I. C. JONES: *The adrenal Cortex*, Cambridge, Univ. Press (1957).  
H. OZAWA et K. SATAKE: *J. Bioch. (Jap.)*, 42, 641 (1955).  
G. WALD: *Science*, 113, 287 (1951).  
E. ALBERT ZELLER: *Advances in enzymology*, 8, 469 (1948).