

	PAG.
1. — Distinction between SAT-and Non-SAT-constrictions	411
2. — The nature of the SAT-threads in higher-plants.	412
IV.— NUCLEAR ASYMMETRY	413
1. — The asymmetric races	413
2. — The use of the nuclear asymmetry to the study of the pre-and post-reduction	415
V.— SATELLITES AND SISTEMATIC (HIGHER-PLANTS)	415
VI.— THE VALUE OF THE NUCLEOLI TO THE THOROUGH STUDY OF THE CHROMOSOMIC SET	415
VII.— THE NUCLEOLI OF THE LOWER PLANTS	416
VIII.— THE SAT-CHROMOSOMES AND THE NUCLEOLI IN THE ANIMALS	417
LITERATURE.	418

IN the last few years many cytologists have turned their attention to the study of the relations between the nucleoli and the chromosomes. In spite of attempts by GATES (1937), NANDI (1937) and RESENDE (1937a) to summarise and criticise the existing literature no thorough summary and still less no critical comparison have as yet been available.

In preparing this work, the writer has ventured to write a critical survey, as complete as possible, of the literature up to the present on this branch of Cytology, taking at the same time the opportunity of publishing new observations.

I.—THE BEHAVIOUR OF THE NUCLEOLI DURING THE MITOSIS IN HIGHER-PLANTS

As it was already known by the older caryologists, the nucleoli as a rule arise in the telophase and pass throughout the interphase and the prophase. Dissociation is detected in the nucleoli at the end of the prophase.

At the end of the telophase STRASBURGER (1888) noticed, in the sister nuclei, a regular arrangement of the nucleoli, as regards their symmetric position, size and number. Later ROSEN (1894), DE SMET (1914), DE LITARDIÈRE (1921), SPRUMONT (1928), SCHÄEDE (1928), ABELE (1930) and HEITZ (1931) noted the same fact.

The presence of the nucleoli throughout the mitosis has been pointed out in the Phanerogames by VAN CAMP (1924), YAMAHA and SINOTÔ (1925), DEMBOWSKY and ZIEGENSPECK (1928), SCHAEDE (1928), ZIRKLE (1928), FREW and BOWEN (1929), DEMBOWSKI (1930), et al. As reported by these researchers, one part of the nucleolus dissolves and is incorporated in the spirema, whereas the remained stays permanently as a residue. Not all the researchers agree as regards the distribution of the residue. While some admit that the whole of it fixes in one of the poles, others accept the distribution of the residue in both poles.

This has already been found in literature references to the passage of the nucleolus into the cytoplasm, after reaching the poles.

ZIRKLE (1931), concluding from the fact that the nucleoli in *Pinus strobus* are not persistent, admits the behaviour of its nucleoli to be normal in higher plants and says, that this «seems to be the essential characteristic of nucleolar behaviour common to all plants which have been carefully investigated».



Fig. 1 — I. Metaphase of *Aloe saponaria* Haw. orig.

Also HEITZ (1931, note on page 834) weighs the value of the statements of the above mentioned researchers. Hence at present it is admitted that those assertions are wrong.

A few cases of persistency of nucleoli during mitosis until the metaphase have however been cited since 1931. In the cases studied (FERNANDES 1935, SATÔ 1936, RESENDE 1937 a) few cells appeared isolated and very exceptionally (1) in the normal tissues. A case cited by the writer (*I. c.* 1937, page 781) as supposed persistency of the nucleolus while anaphase is in progress, must be attributed to precocious formation rather than to persistency.

The persistency of nucleoli throughout meiosis in plants appears recorded on the first time by FRANKEL (1937). At the end of the prophase these nucleoli exhibit the peculiarity of disposing themselves close to the nuclear wall and for their cap-like appearance were called by FRANKEL «cap-nucleoli». LATTER (1926) also has noticed this kind of «cap-nucleoli» but she has not studied their behaviour. The nucleolar membrane being dissolved, the nucleoli assume their characteristic globular shape.

(1) RAMANUJAN (1938) describes another instance of normal persistance of the nucleoli during the mitosis in *Oryza*. But one may also apply ZIRKLE's opinion to this case certainly.

Another case of nucleolar persistency during meiosis has been found by the writer in *Aloe saponaria* (fig. 1). Here, in the same manner as in mitoses (cf. RESENDE, *l. c.*, pag. 780), the nucleolus can be still detected between the chromosomes and the satellites.

Very little is known of the chemical composition of the nucleoli and its bearing on the physiology of the cell (cf. HEITZ 1931a, pg. 775 and GEITLER 1934, pg. 134).

II.—RELATIONS BETWEEN SAT-CHOMOSOMES AND THE NUCLEOLI IN HIGHER-PLANTS

Chromosomes were long commonly observed, but it was S. NAWASCHIN (1912) who first noticed in *Galtonia candicans* and *Muscaria tenuiflorum* small chromatic bodies attached by filaments to the ends of some chromosomes. S. NAWASCHIN named these chromatic bodies *satellites*. Later, satellites were found by several investigators in other plants. According to S. NAWASCHIN (1913), the satellites, which in the interphase are joined to the nucleoli, are picked up in the prophase by the «satellited-chromosomes». Later researches undertaken by several researchers have confirmed NAWASCHIN's observations at least partly (cf. RESENDE 1937a, pg. 758).

The formation of the nucleoli was supposed by DE MOL (1927) to be related to the secondary constriction. Working unaware of DE MOL's researches, HEITZ (1931) discovered that during telophase in 14 species of Angiosperm and 3 of Hepatica the nucleoli arise either around the fine threads connecting the satellites with the chromosomes or on the fine threads of the secondary constrictions.

This discovery of HEITZ gives the explanation of the symmetric arrangement of the nucleoli in the sister nuclei (v. pg. 392). The fine threads of the satellites and the secondary constrictions are alike as regards cell physiology and also in being devoid or almost devoid of thymonucleic acid (*Sine Acido Thymonucleinico*). Having attention to those features, HEITZ called the chromosomes bearing satellites or secondary constrictions «SAT-chromosomes», an expression, which besides containing the initials of the

words *Sine Acido Thymonucleinico* is a shortening for «satellited-chromosome».

Because nucleoli are found in all plant-cells, HEITZ advanced the hypothesis, based on his own works, that SAT-chromosomes may occur in all plants. Such a hypothesis can only be proved by research work covering a great number of species belonging to groups systematically related (family, genus, etc.) and also to species systematically distant. HEITZ (1931 b), whose researches extended over 33 species of *Vicia*, invariably found SAT-chromosomes. But the exceptional formation of «caryomeres» in *V. faba* and *V. monanthos* with nucleoli and with the absence of SAT-chromosomes led HEITZ to the conclusion: if the SAT-chromosomes are present, they are responsible for the determining of the number, the position and the size of the nucleoli; if the SAT-chromosomes are absent, the nucleoli are nevertheless formed. Later investigators, undertaking the study of the relations between nucleoli and the chromosomes, came to results at variance to HEITZ's hypothesis:

a) Though nucleoli were present, DARLINGTON (1932) noted the absence of satellites and secondary constrictions during metaphase in *Agapanthus umbellatus* and *Kniphofia aloides*. Failing to see them also during metaphase, BRUUN (1932) concludes that satellites are absent in *Primula seclusa*; b) DERMEN (1933), studying plants of *Peonia*, *Yucca*, *Hepatica*, *Polystichum*, *Pinus*, *Calisia* and *Spirogyra*, finds that there is no correspondence between the number of SAT-chromosomes and the number of nucleoli and says: «The nucleolus is found to be originated on the surface of the chromosomes during telophase in the form of small globules, as VAN CAMP has shown, and not as a specific region of satellite-chromosomes as HEITZ believes»; c) DOUTRELINE (1933) gives an interesting account of the formation of the nucleolar substance around the chromosomes-ends in the shape of «massues» (= mace). DOUTRELIGNE comes to the assertion that the nucleolus results from the collecting of all the «massues». In the mechanism of the nucleolar formation the SAT-constrictions do not play any rôle, a fact which becomes evident in species where such

structures are absent, e. g. *Cucurbita pepo*, *Angelica sylvestris*, *Impatiens balsamina* and *Pastinaca sativa*; d) In *Limnanthes Douglasii* according to PROPACH (1934) the nucleoli are neither the same in number as the SAT-chromosomes nor can they deposit on the SAT-threads; e) In *Zea Mays* MC CLINTOCK (1934) confirmed HEITZ's hypothesis, or in other words, the normal deposition of the nucleoli on the SAT-thread of the chromosome 6, but she gives a new interpretation for this fact. By means of X-rays she was able to obtain a double translocation between chromosomes 6 and 9, the new chromosomes thus formed receiving according to MC CLINTOCK the names chromosome 6⁹ and 9⁶ (fig. 2). Chromosome 6⁹ is formed mostly at the expense of chromosome 6 and two-thirds of the larger arm of chromosome 9. Chromosome 9⁶ is formed by the remaining portion of chromosome 9 plus the satellite, the SAT-thread and the terminal part of the distal end of chromosome 6. The last appears deep-staining. In the place where portions of the chromosomes 6 and 9 fuse together, the resulting chromosome 6⁹ shows a secondary constriction of new formation as can be concluded from fig. 2, pag. 297 MC CLINTOCK l. c. and from a metaphase shown in fig. 11, l. c., pg. 303. No mention is made by the authoress of this small SAT-constriction.

In her account MC CLINTOCK gives a thorough study of the following chromosomal arrangements found in the male spores from a heterozygotic plant possessing chromosomes 6, 9, 6⁹ and 9⁶ (fig. 2):

I	chromosome 6 and 9
II	» 9 ⁶ » 6 ⁹
III	» 9 » 6 ⁹
IV	» 6 » 9 ⁶

Combination I is peculiar to the spores of normal constitution of *Zea Mays*. In it, only the nucleolus is formed between the «deep-staining knob» (distal end of chromosome 6) and the satellite. Two nucleoli of different size arise in combination II the larger of which lies on the constriction of chromosome 9⁶ and the smaller on the

constriction of chromosome 6⁹. Case III is characterised by the formation of only one nucleolus *on the constriction* of the chromosome 6⁹. In IV two nucleoli of equal size are formed on the SAT-constriction and several «nucleolar-like-bodies» besides make their appearance along each chromosome of the whole set.

The sequence of events in cases I, II and III are in thorough agreement with HEITZ's results, whereas in the light of the latter results, only the appearance of the additional «nucleolar-like-bodies» in case IV, besides the two nucleoli, already also expected, appears strange.

Nevertheless, according to MC CLINTOCK «the nucleolus is organized in telophase by an enlarged morphologically distinct, deep-staining chromosomal body» (1) which she calls the «nucleolar-organizing-body». Did MC CLINTOCK accept this new explanation — 1st hypothesis — because she does not recognize(!) the SAT-constriction of the chromosome 6⁹? This body is the knob of the chromosome 6. The SAT-constrictions adjoining these bodies have no primary importance whatever, its formation being only dependent on the formation of the nucleolus. However such explanation cannot stand, as the combination 9⁶ and 6⁹ (II) shows that the larger nucleolus arises just on the smaller portion of the «org.-body» (2) (chromosome 9⁶). Hence MC CLINTOCK was led to admit that the «org.-body» possesses a different functional capacity which decreases from its distal to the proximal end — 2nd hypothesis —.

But in case III the only existing SAT-chromosome (6⁹) gives rise to a large nucleolus and not to a small one as it is the case in combination II! Hence MC CLINTOCK maintains the hypothesis — 3rd hypothesis — that the functionally smaller parts of the «org.-body» are restrainingly influenced by the parts which have functionally larger capacity. Thus chromosome 6⁹ appears now as being free

(1) Underlined by the writer.

(2) The text assumes that the «org.-body» shortens the «Nucleolar-organizing-body».

from the inhibitory power of chromosome 9⁶ which has a greater formative power.

Supported by her 3nd hypothesis, MC CLINTOCK explained the disappearance of the satellites of the chromosomal set of one of the hybrid parent related by M. NAWASCHIN (1934) as occurring in hybrids of *Crepis* — Diferencial Amphiplastie —. According to her, such cases are due to the inhibitory power exercised by the «org-body» of the chromosomal set belonging to the other hydrid parent.

The single outstanding (according HEITZ's results) feature in combination IV is given by the appearance of the «nucleolar-like-bodies, besides the two nucleoli corresponding to the SAT-chromosomes. The explanation of this point we find by showing how these bodies appear. MC CLINTOCK has observed in *Zea Mays* that during anaphase a certain amount of substance «the expanded matrix substance» is discharged out of the chromosomes. This substance is definitely joined with the growing nucleolus. «Frequently, however, in young spores «nucleolar-like-bodies», believed to be accumulations of the expanded-matrix-substance and not yet true nucleoli, are observed distributed in the nucleus» (l. c. pg. 319).

These «nucleolar-like-bodies», which are evident in the young spores (combinations I, II and III) vanish gradually as the spores are entering maturation. In combination IV, however, «nucleolar-like-bodies» are already present in telophase and instead of disappearing after the spores are ripe, persist grouped with the nucleoli. Hence MC CLINTOCK comes to the conclusion that in combination IV the «org-bodies» failed to build up true nucleoli from the nucleolar substance derived from the chromosomes. It has been advanced that this insufficient activity of the «org-bodies» results from the absence in the chromosomal set of two-thirds of the larger portion in chromosome 9, which bears the controlling genes of the functional activity of the org-bodies — 4nd hypothesis —.

In her account, MC CLINTOCK shows another type of spores, results of GREIGHTON's experiments, in which a treatment by X-rays caused the «org-bodies» and the SAT-

-constriction disappear completely. The whole nucleolar substance becomes evenly distributed throughout the nucleus in the kind of «nucleolar-like-bodies», no true nucleoli being present;

f) LORBEER (1934), GOODSPEED (1934), MATSUURA (1935), FERNANDES (1936), UPCOTT (1936) and NANDI (1937) mention the existence of «nucleolar-chromosomes», which are «certainly» not SAT-chromosomes, in the species of *Frullania*

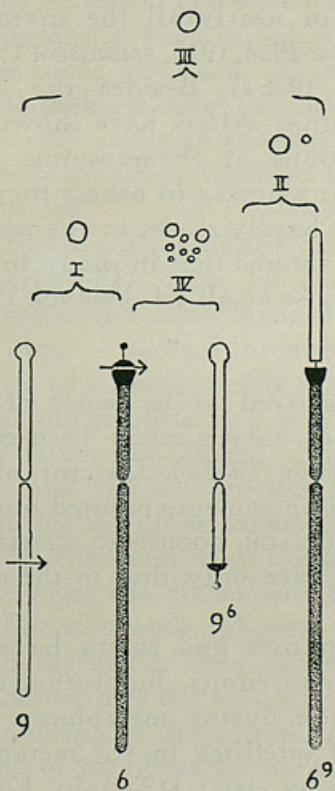


Fig. 2 — Sketchy representation of the four combinations of the chromosomes 6, 9, 6⁹ and 9⁶ in *Zea Mays*. After HEITZ, 1935, according to MC CLINTOCK's results.

dilatata, *Nicotiana longiflora*, *Trillium Kamtschaticum*, *Narcissus bulbocodium* var. *genuinus*, *Eremurus spectabilis* and in the seven varieties of *Oryza* respectively;

g) The variability in occurrence of the satellites has been also pointed out by workers whose aim was to seek

satellites in order to make exhaustive studies of the chromosomal set rather than to find out the connections between SAT-chromosomes and the nucleoli, as for instance: MC KAY (1931), who saw that out of 24 species of *Cucurbitaceae* satellites were present in one species only; only two out of 40 *Plantago*-species did not show satellites (MC CULLAGH 1934); in the *Parideae*, HAGA (1934) and STOW (1935) find that *Trillium* does not possess satellites; satellites were absent in nearly all the investigated species of the *Aloinae* (TAYLOR 1924, 1925, FERGUSON 1926, MARSHAK 1934, etc.—cf. RESENDE 1936a). Besides the above mentioned instances, many other writers have shown in their written accounts illustrations of chromosomal sets occasionally showing satellites; whereas in others they are not evident, no mention being hardly made, in the papers, of satellites. Hence it could be inferred that in many investigated species satellites do not exist at all (cf. RESENDE 1937a).

* * *

The results arrived at by most of the above-mentioned investigators have already been criticised in a previous work (RESENDE 1937a). Careful observations have shown that the disagreements pointed out by DERMEN, PROPPACH, MC KAY, MC CULLAGH, GOODSPEED, GEITLER, etc., in species they have studied, are only due to the defective methods of research used.

Besides, DARLINGTON and BRUUN have not proved the absence of SAT-constrictions, but rather the impossibility of their observation during metaphase. The difficulty of the observation of satellites in the metaphase has already been pointed out by HEITZ (1931) in *Vicia tenuifolia*, by WESTERGARD (1936) in *Mathiola incana*, by HEITZ and RESENDE (not published, cf. RESENDE 1937a) in *Pastinaca sativa*, by RESENDE (1937b) in two races of *Aloe Schlechterii* and by BHATIA (1938) in *Triticum*. Here satellites have been detected in the prophase in specimens of *Mathiola* (1), *Pastinaca*, *Triticum* and in the anaphase in plants of *Vicia* and *Aloe*.

(1) So in this plant KUHN (1938) was able to observe satellites in the metaphase but mentions the difficulties of this observation.

SATŌ (1937) holds that prophase is the best stage in *Aloinae* for observing satellites. To the writer the anaphase seems to be the best stage in order to secure the best observations of the SAT-constrictions. Henceforth we can assume that the metaphase is an unsuitable stage for the observation of these structures, although it was for GEITLER (1936) the only stage for observing clearly the SAT-constrictions of *Rhizoclonium IV*. As regards the other phases he says: «Die Trabanten sind unter besonders günstigen Umständen auch in der Anaphase sichtbar; dagegen ist es mir nicht gelungen, sie in der frühen Prophase oder im Ruhekern nachzuweisen». LEVAN (1936) observed satellites very easily in the division of gamophase of *Allium Schoenoprasum*, whereas in zigophase they can scarcely be noticed.

It must be recommended that the observation of satellites (=SAT-constrictions) must be extended to all the phases, so as to cover the most favourable stages, as the latter vary from plant to plant. Moreover it is necessary to recommend the use of suitable fixing and staining agents.

In many cases the satellites are very difficult to detect because they are either too small, thus escaping notice (cf. RESENDE 1936 a and 1937 a, SATŌ 1937 b and KUHN 1938), or they are hidden by the other chromosomes of the chromosomal set or by the satellite-chromosome itself. Also the connection between the chromosome and the satellite may be responsible in certain phases, or in all, for the difficulty of its observation, even microscopically impossible sometimes. Sometimes the absolutely clear mitosis suitable for the numbering of the chromosomes are unfit for the ascertainment of satellites on account of the disposition of the chromosomes each to other.

These studies must stand on sound bases, as careless observations often lead to statements on the non-existence of satellites, which further observations of the same material by another worker prove to be incorrect (cf. RESENDE 1936 a, 1937 a).

* * *

As regards the observations of DOUTRELIGNE one must



emphasize her accurate investigations of the way the nucleolar substance is formed around the chromosomes ends. This authoress observed at anaphases and even at the end of metaphases (mitosis) that the chromosomes present themselves (?) swollen at the tips, with the aspect of «massues» (mace). These «massues» are only detectable after staining; chromosomes with «massues» are not visible when nuclear reaction is used. With a view to determine whether this aspect was due to hydrolysis during the process of nuclear reaction, DOUTRELINE stained (1) her material after hydrolysis and found that the «massues» remained visible. From that she concluded that such formations were due to the accumulation of a non-chromatic, but nucleolar substance produced by the nuclei. However, she overlooked the way in which the nucleolar substance forms the true nucleoli. DOUTRELINE's idea that the masses of nucleolar material aggregate themselves in order to form ultimately the nucleolus, is not right. In a previous work (HEITZ and RESENDE — 1937, unpublished —) we have studied two species already investigated by DOUTRELINE, viz. *Scandix Pecten-veneris* and *Pastinaca sativa* and there we pointed out that the nucleolar substance, or better the pre-nucleolar substance, accumulated (2) near the chromosomes does not form nucleoli by mere accumulation. Nucleoli are already present, though minute in size, at the end of telophase, while those masses of pre-nucleolar substance are still visible; the nuclei then grow, very probable from these masses, which are very much larger than the nucleoli. Moreover, there are in the nucleus certain fixed points where the nucleoli begin and finish their formation and these are the SAT-constrictions, a detail which DOUTRELINE also overlooked. The SAT-cons-

(1) DOUTRELINE used Benda, Regaud and Helly's fluids as fixatives and iron-haematoxylin and iodine green-acid fuchsin as stains.

(2) Following DERMEN's (1933) and MC CLINTOCK's (1934) hypothesis, according to which the nucleolar substance is formed from the matrix, almost every worker on this field has referred to the hypothesis as a matter of fact, although there has been no definite proof that it is so.

trictions are probably not only the place where the pre-nucleolar masses aggregate but also where they undergo chemical changes, which promote, by and by, the development of the true nucleoli. These are in fact of a material different from the pre-nucleolar one. The difference between the two substances — the nucleolar and the pre-nucleolar — is revealed by the following facts: while the «massues», when fixed with FLEMMING, are not visible after the nuclear reaction, on the other hand, the nucleoli come out very clearly, «stained» brown yellow by the chromic acid.

This pre-nucleolar substance, which DOUTRELIGNE rightly observed in every plant she studied, was also observed by other authors, although in a different way. VAN CAMP (1924); DERMEN (1933) who called them «nucleolar globules», MC CLINTOCK — «nucleolar like-bodies» — and NANDI (1937) — «nucleolus like globules» — (1). All these authors agree with DOUTRELIGNE that the nucleolus is «only a result of the agglomeration» of this nucleolar substance. NANDI (*l. c.*), however, already gives a hint that «the globules of the material derived from the matrix of the chromosomes do not appear to be transferred bodily to the young nucleolus at the nucleolar locus of one pair of chromosomes, but rather to be dissolved or chemically changed and afterwards reconstituted to contribute to the growth of the nucleolus».

But while DOUTRELIGNE, DERMEN and we also have all observed the pre-nucleolar formations on mitosis, MC CLINTOCK states that her «nucleolar-like-bodies» are only visible on meiosis. MC CLINTOCK considers that these «nucleolar-like-bodies» are drops of the accumulation of matrix

(1) The observation of the prenucleolar substance and its further condensation into nucleoli on the SAT-constrictions is the confirmation of an hypothesis formulated by HEITZ (1931a p. 398). HEITZ refers to the pre-nucleolar substance as the «n-substance» and to the true nucleoli as the «N-substance».

substance (1). According her, their appearance depends on the more or less rapid formation of the nucleoli. When the nucleolus is formed quickly, the substance of the matrix has not the time to accumulate itself, but goes directly to the nucleolus, as happens in the somatic divisions. The writer thinks that the observation or non-observation of the pre-nucleolar substance in drops, «massues», etc. depends on the material and may be in relation to the existence or non-existence of heterochromatic material in the nucleus.

* * *

Let us analize now in detail the results of MC CLINTOCK: According to this authoress the places near them the nucleoli are formed are active entities («organising-bodies») whose function is to congregate the nucleolar substance scattered on the nucleus and so to form the nucleoli. Furthermore the activity of these bodies is commanded by genes localized on the chromosomes. However, if we compare combination III with combination IV (fig. 2), we find that MC CLINTOCK's interpretation is not logical. MC CLINTOCK interprets hyper-activity of that part of the «organising-body» in the 6⁹ chromosome in combination III as the result of the absence of the «inhibitory power» exerted by the more active portion of the «organising-body», not present in these spores; but she does not mention the genetical importance that must have the presence of the attributed 2/3 of the larger branch of chromosome 9. On the contrary, in combination IV she attributes the hypo-activity of the «organising-bodies» to the «genetical deficiency» brought about by the absence of those 2/3 of the larger branch of chromosome 9, although she does not refer to the «inhibitory power» exerted by the «organising-body» of chromosome 6 on the 9⁶ one, which, according to the very same hypothesis, ought

(1) FRANKEL (1937) in the meiosis of 23 species of *Fritillaria* mentions formations identical to these «nucleolar-like-bodies» which do not transform themselves in nucleoli, but disappear into the cytoplasm. This observation is very strange and needs confirmation.

to be less active than chromosome 6, because it possesses only one part of an «organising-body». What really happens is that there is not a sort of inhibition in combination IV, as in both the SAT-chromosomes equal nucleoli are formed (see fig. 2). This absence of «inhibitory power» between the «organising-bodies» in combination IV, and

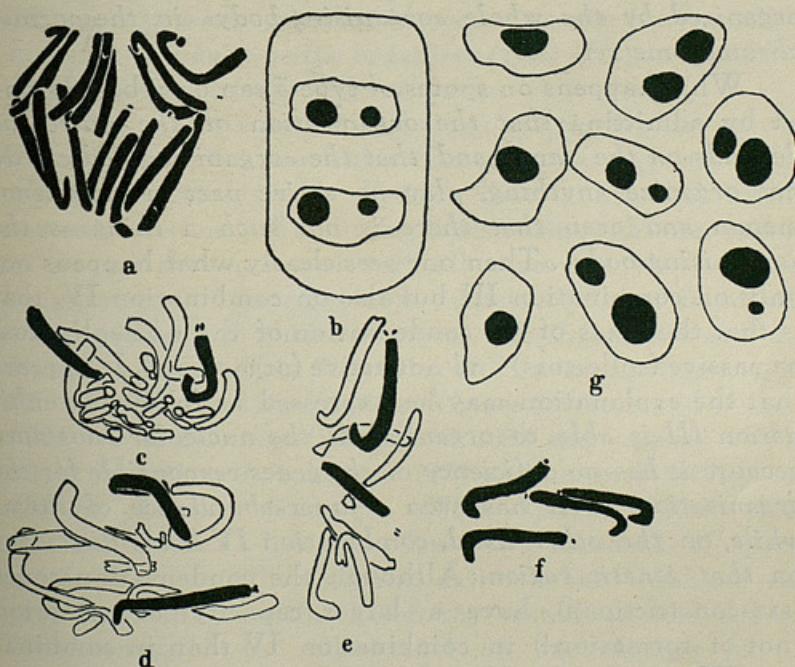


Fig. 3.—*Aloe brevifolia* (var.?). This figure shows a positive correlation between the two SAT-threads in different mitosis. If the hypothesis of the «inhibitory power» was right, we must have observed a negative correlation. The nucleoli show also a different behaviour than was to expect according MC CLINTOCK's theory.

(After RESENDE 1937a).

also the observation made by the present writer on *Aloe brevifolia* (var.?) (1), where the lack of inhibition is clearly demonstrated (s. fig. 3), seriously compromise the inhibition-hypothesis of MC CLINTOCK.

(1) This species is referred to *Aloe humilis* in a previous work (RESENDE 1937a); but see there the foot-note 2 on pag. 762 of the same paper.

Now, without the hypothesis of inhibitory power, considering again spore type 3 (= combination III) we see that it is not easy to admit there the existence of an «organising-body»; in fact, it is not probable that *this body deprived of its more active portion* — as far as we can judge from the results in combination II — *should organize the same or more (1) of the pre-nucleolar substance, than is organized by the whole «organising-body» in the normal chromosome set.*

What happens on spores of type 3 can only be explained by admitting that *the organisation of the nucleolus depends on the genes and that the «organising bodies» do not organize anything, play no active part in the phenomenon and even that there is not such a thing as the «organising-body».* Then one sees clearly what happens not only on combination III but also on combination IV, that is that the areas of the condensation of the nucleoli must be passive (collectors) and not active (organisers). It appears that the explanation may be expressed as follows: *combination III is able to organise all the nucleolar substance because it has no deficiency of the genes responsible for the organisation, or it has even a super-abundance of them; while, on the other hand, combination IV has a deficiency on that genetic region.* Although the condensation zones (SAT-constrictions) have a larger capacity of reception (not of formation!) in combination IV than in combination III, yet this last has enough capacity for condensing all the nucleolar substance that is normally supplied, while in the first, the genes (organisers) are disturbed and the capacity of reception cannot be used.

It is the author's opinion that, in the circumstances of our present knowledge, the mechanism of nucleolar condensation might be interpreted as follows: the regions of condensation of the nucleoli do not work actively, they are only points where the prenucleolar substance condenses itself into nucleolar substance proper. This phenomenon

(1) According to MC CLINTOCK it is «more» because this set has the normal set and moreover 2/3 of the larger branche of chromosome 9.

is genetically determined, and its verification is the great merit of MC CLINTOCK's work — (cf. also DARLINGTON 1937). The genes are the only entities responsible for the physiology of nucleolar condensation. The zones of condensation neither produce nor organise nucleolar substance; they only collect. When mutilation occurs on a genetical zone the phenomenon of nucleolar formation is disturbed (type IV spore); when mutilation occurs on the body which MC CLINTOCK thinks to be the organiser (type III spore), nucleolar formation is achieved regularly.

Now, there comes a question: are the regions of condensation of the «nucleolar chromosomes» (HEITZ, 1931 a) always morphologically distinct, that is, are they always SAT-constrictions? For high-plants, although the presence of SAT-chromosomes for all cases is very difficult to point out, it is very more difficult or even impossible to demonstrate their absence. SAT-chromosomes have been demonstrated in 38 species of *Thalictrum* (KUHN 1928), 33 of *Vicia* (HEITZ 1931 b), 108 of *Crepis* (BABCOCK and CAMERON 1934), 40 of *Plantago* (MC CULLAGH 1934 and RESENDE 1937 a), 20 of *Nicotiana* (GOODSPEED 1935 and RESENDE 1937 a) and 182 of *Aloinae* (RESENDE 1936 a, 1936 b, 1937 a, 1937 b and SATÔ 1937 b), besides a few more hundred of species scattered over other genera. After what we have said regarding the smallness of the satellites and the inconsistency of the statements on its absence (cf. RESENDE 1936 a and 1937 a), it does not seem safe to be too dogmatic about the absence of SAT-constrictions. Most authors prefer, when dealing with the subject, to say that SAT-constrictions were not seen: GEITLER (1936) states, regarding *Cladophora alpina*: «...Eine weitere Differenzierung, im besonderen ein Trabant ist an ihm nicht zu erkennen»; RAGHAWAN (1938) says: «I was not able to see the satellites in the prophases or metaphases chromosomes... probably owing to the smallness of the bodies and their delicate nature». NANDI (1937), on the other hand, a collaborator of GATES, affirms the non-existence of SAT-constrictions in the seven varieties of *Oryza* he has studied. But in the same year GATES corrects this statement in

the following words: «...the very minute satellite and its thread having become invisible».

In the work of MC CLINTOCK it is also clearly demonstrated that the presence of SAT-constrictions is necessary to the condensation of the nucleolar substance. If there are SAT-constrictions, the condensation of the nucleoli is achieved at these points (admitting that no genetic deficiency occurs). If there are no SAT-constrictions (spores of GREIGHTON) the nucleolar substance is not condensed at all. It remains scattered, *although there is no genetic deficiency*. This observation is very important and according to it one may conclude that it is only safe to state that *a certain chromosome set has no SAT-constrictions when instead of nucleoli we see only the nucleolar (or pre-nucleolar) substance scattered on the nucleus*. GREIGHTON observed only polen grains, but it would be interesting to determine whether or not a plant would be vital under these conditions.

* * *

MC CLINTOCK's views on the nucleolar formation were accepted without discussion by SHARP (1934), FERNANDES (1935, 36 and 37), SATÔ (1937), NANDI (1937), WOODS (1937), etc. (1).

MC CLINTOCK's theory, advanced for *Zea Mays* only, was held by SHARP in his text-book to be true not only for *Zea Mays* but also for all higher plants as well: «interesting is the *nucleolus-forming region*, which seems as a rule to be conspicuously developed in but one chromosome of a set». However, SHARP and other workers are at fault in disregarding the fact that if «the morphologically distinct deep-staining «chromosomal body» occurs in some plants, *it is not to be found at all in others*; e. g. HEITZ 1929, pag. 280, GEITLER 1936 pag. 555 and RESENDE 1937 pag. 781 mention the absence of «deep-stain-

(1) LATTER (1926), disciple of GATES, found as an inclusion-like body a deep-staining crystal body in reducing divisions, in material from *Lathyrus odoratus* which she named «nucleolar body». In certain stages, a connection between this body and the chromatic set was evident. Because it has in common the coloration, but only with the «org.-body» GATES (1937) thinks that it is identical with the «nucleolar-org.-body» of MC CLINTOCK.

ing bodies» in plants of *Cannabis*, *Melandrium*, *Silene*, *Papaver*, *Bryophyllum*, *Erythroxylon*, *Smyrnium*, *Primula*, *Phlomis*, *Nicotiana*, *Plantago*, *Centaurea*, *Leontopodium*, *Cladophora alpina* and *Aloinae*. Moreover no attention has been paid to the presence of the «deep-staining-bodies» in sections of the chromosome (fig. 4) (1) where nucleolar condensation is operating on SAT-constrictions, which are far from those heterochromatic bodies (2).



Fig. 4.—*Vicia faba*. One sees that the deep-staining points are frequent on the chromosomes but always far of the points of the condensation of the nucleoli—SAT-constrictions—
(After HEITZ 1928).

Besides, the well marked distinction, which is shown by the SAT-threads during metaphase and anaphase in almost all the plants examined up to now, is inconsistent with the process involved in the secondary formation (as MC CLINTOCK states elsewhere). Cases of variation of the SAT-thread in cells of the same individual which cannot be included in the curve of variation (3) are up to now referred to only by MC CLINTOCK, FERNANDES and SATÔ.

Normally the behaviour of the SAT-thread is following: in telophase the growth of the nucleolus causes the attached thread to become distended, thus remaining until the end of prophase; whereas the dissolution of the

(1) Cases found in some species of *Trillium* and *Cycadaceae* (RESENDE 1937a) are identical with these shown in fig. 4.

(2) All the authors in their references give to the deep-staining property of the «org.-body» the name heterochromatic. HEITZ (1935) comments in a foot-note at page 408: «MC CLINTOCK bezeichnet dieses Ende zwar nicht so, aber die Beschreibung sowie die Abbildungen sprechen dafür, dass es sich um nichts anderes als Heterochromatin handeln kann (vgl. auch LORBEER 1934)». But MC CLINTOCK 1934, p. 307) uses the expression «pycnotic» for deep-staining.

(3) In *Allium*, LEVAN (1936) also saw variations of the SAT-thread which he regarded has «abhängig vom Stadium und der Wechselnden Wirkung des Fixier mittels». But we can interpret these variations as chimerical tissues.

nucleolus causes the thread to return to its normal size and not to disappear (1).

No explanation has yet been found by the MC CLINTOK's school for the factors which cause the SAT-thread (= «secondary consequence of Nucleolus-formation») to acquire a certain length from prophase to the telophase instead of its thorough reduction! Moreover MC CLINTOK, was yet again forced to alter one of her hypothesis—for the 2-spore type—

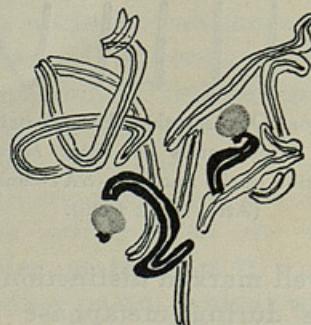


Fig. 5.—*Aloe sp.* Prophase with two SAT-chromosomes (black), a Lk- and a k-SAT-chromosome. Orig.

of the existence of a centre in the «org.-body» developing a higher activity placed in a terminal position (2): faced by the presence of satellites of variable size in races of *Zea Mays*,

(1) But the facts do not always occur as stated for all the cases. There have been observed cases in prophase (fig. 5—SAT-chromosome) which may prove either the non-stretching of the thread during telophase or the moving of the nucleolus relatively to the constriction in interphase or prophase. This shows that reliable information must be obtained from observations covering not only prophase but also other phases. (cf. RESENDE 1937 a, pag. 759 and 795).

(2) It has been assumed that inversions and translocations are responsible for alterations in size of satellites found by NAVASCHIN and GERASSIMOWA (1936) and by the writer (1937 b) in *Crepis* and *Aloe* respectively, identical with those found by MC CLINTOCK.

It seems that a chimeric condition in the tissues brought about by some factor, unnoticed by GEITLER (1929), FERNANDES (1935), SATÔ (1937) and SINITÔ (1937) accounts for the variation in size of the satellites in the same individual as reported by NAVASCHIN and GERASSIMOWA (1936) (cf. RESENDE 1937 b, pag. 133, foot-note).

MC CLINTOCK admits that the *variable position of the highest activity of this centre* — alteration of the 3rd hypothesis — accounts for that variation!

Faced by the uselessness of MC CLINTOCK's alteration of her 3rd hypothesis for *Narcissus*, FERNANDES constructed another hypothesis: «La région nucléologénique des chromosomes nucléolaires ne possède pas un point de plus grande activité bien défini» — 5th hypothesis. It is, after all, easy to see how many hypotheses must be made and jet modified, in order to maintain the existence of an «organizing-body»!

Summarizing up the results of MC CLINTOCK's experiments, it must though be acknowledged that these results have contributed in a high degree to the knowledge about the relations between the SAT-chromosomes and the nucleoli:

a) because they prove that translocations caused by X-rays can produce SAT-constrictions (*vid. fig. 2, chromosome 6⁹*);

b) because they show a very real confirmation of the importance which have the SAT-constrictions for the nucleolar condensation; for if we do not pay due attention to a very small SAT-constriction (like this of chromosome 6⁹) looking for another explanation, we have to formulate several hypotheses, which are finally not according with the facts;

c) because they show the very probable demonstration that the physiology of the nucleolar condensation is determined genetically.

III—SAT AND NON- SAT-CONSTRICtIONS

1 — In his work on *Narcissus*, FERNANDES (1936) refers to certain secondary constrictions unrelated to the nucleoli. FERNANDES sought to prove on such lack of relationship his opinion on the origin of the nucleoli. However, such structures, noticed before by TAYLOR (1924), DELAUNAY (1929) and LEWITSKY (1931), have never been mistaken for the connections between the satellites and the chromosomes

at a time when nucleolar-chromosomes were unknown (cf. RESENDE 1937 a, pag. 780).

After 1931, these constrictions have been found in animals by HEITZ (1933), KAUFMANN (1934, 1937) and PROKOFYEVA (1935); besides by FERNANDES, in plants, by SATÔ (1936 and 1937) and by the writer (1937 a and b) who classified them as «Non-SAT-constrictions» (1).

Hence the constrictions in chromosomes can be distributed in three classes:

Primary constrictions

Secondary constrictions		SAT-constrictions
		Non-SAT-constrictions

2 — *The nature of the SAT-thread (2) in higher-plants.*

Following FEULGEN's methods, HEITZ (1931 a) failed to detect Thymonukleinic acid in the threads of the SAT-constrictions. Even so, HEITZ is inclined to admit the existence of true chromatin in the threads: «bei der geringen Masse aus welcher die Fäden bestehen, ist es natürlich nicht möglich, ohne weiteres den Schluss zu ziehen, dass sie vollkommen frei von Thymonukleinsäure sind... wie dem auch sei, das charakteristische aller Chromosomen mit Fäden... ist zu mindestens äusserste Armut an eigenlichen Chromatin, an Thymonukleinsäure, gerade an der Stelle, an welcher die ebenfalls thymonukleinsäure freien Nucleolen entstehen». The small quantity of thymonucleic acid in the SAT-threads have not been met up to 1937 when the writer detected it: «...Dieses kommt aber selten vor und muss näher untersucht werden» (RESENDE 1937 a, pag. 764, foot-note). FEULGEN's methods followed by FERNANDES (1937) put the nuclear reaction in seven species of *Narciss-*

(1) In his account, GATES (1937) refers to the probability of the existence of two kinds of satellites: a bigger one to which is ascribed the rôle of connection with the nucleoli, and another, smaller, to which no connection with the latter is assigned. This assumption appears to be of no value and is probably based on hap-hazard facts without any meaning.

(2) It would be better to employ zone instead thread, but that word is already a usual expression for the SAT-zone.

sus, two of *Aloe* and in one of *Vicia* in evidence. Already the coloration taken up by SAT-threads stained by carmine in *Narcissus reflexus* caused FERNANDES (1936) to suspect the heterochromatic nature of the SAT-threads. At the same time, SCHAEDE (1937) noticed in *Galtonia candicans* the nuclear reaction in the SAT-threads, a fact which is at variance with the results from NEWTON's work. FERNANDES is perhaps right in believing that a good fixation is necessary to show small quantities of chromatic substance in the SAT-threads clearly. Later, GATES and PATHAK (1938) found the nuclear reaction in the SAT-threads of *Bromus*.

The knowledge of the longitudinal differentiation of the chromonemata shows, in agreement with HEITZ (1935), that the SAT-threads are perhaps fibrilles (cf. also BAUER 1935, KAUFMANN 1937, 1938 and PÄTAU 1937).

The authors are to now at variance as regards one splitting of the chromosomes during anaphase. In the *Aloinae*, the writer (1936 a and b, 1937 a and b) observed the presence of double SAT-threads in the anaphase. On the other hand, the longitudinal separation of the chromosomes is not to be detected.

GATES and PATHAK (1938) say also to have seen double SAT-threads during the anaphase in *Bromus*.

However, it must be pointed out that one can not quite decide whether the two observed threads correspond to the reality or whether they show only the limits of a SAT-zone (s. pag. 412, foot-note 2). The writer thinks that the second explanation is more probable. It appears that the observation of two threads is only due to artefact.

IV—NUCLEAR ASYMMETRY (HIGHER-PLANTS)

1—By asymmetric species or races are understood those in which one or more partners are not morphologically identical. In the first case, they are called monosymmetric; in the second case, the writer includes the polyasymmetric races. Immediately after the discovery of the satellites, S. NAWASCHIN (1912) reports a case in a race

of *Galtonia candidans* in which both SAT-chromosomes were morphologically distinct as regards the size of the satellites. Later many cases of nuclear asymmetry have been referred to in literature (vide list). The asymmetry may be caused by the satellites of both partners, thus establishing the distinction between the partners, or by differences between the arms of the chromosomes (cf. HUSKINS and SPIER 1934).

The absence of satellites in one of the partners, the differences in size of the satellites and of the SAT-thread, and the different position of the satellites in both partners, led to establish asymmetry in the satellites. The asymmetry in one pair of chromosomes gives rise, after the segregation of the chromosomes, to three different kinds of races, two of which are symmetric. The three races may or may not survive. Morphologically, the races can be distinguished when the phenotype is clearly affected by genes located in the satellites; otherwise, the races differ in caryotypes only. Races bi- or tri-asymmetric will give rise by segregation — if they survive — to nine, twenty seven, etc. kinds at least distinct in caryotypes (1).

Asymmetry may be originated by various causes:

- a) The hybrid origin of the species, which may be responsible for all kinds of asymmetry shown in table I.
- b) «Differential amphiplastie» also brought about by hybridation, and which may originate the sort of asymmetry characterised by the absence of satellites in one of the partners. The difference in length of the threads may probably be caused by differential amphiplastie (RESENDE 1937 a).

(1) In establishing such races, one must be aware of the possibility of incorrect observations mainly in those races in which the asymmetry arises from the lack of satellites, when such races were detected without the control of the nucleoli observation. Thus, according to PHILIP and HUSKINS (1931), the exceptional genetic behaviour of the «ever-sporting» race of *Mathiola incana* is cytologically regulated by the absence of a satellite. But later careful researches, conducted by CHEN (1934, 38) and WERTERGARD (1936), brought to evidence that such satellites escaped the observation of those workers. Too a case of asymmetry characterised by the difference in size of the satellites in both partners needs confirmation (cf. RESENDE 1937 b, pag. 122, foot-note 1).

TABLE
NUCLEAR ASYMMETRY WITH RESPECT TO THE SATELLITES
Monoasymmetric races

Species	One satellite lacking in one of the partners	Difference in size of the satellites in both partners	Difference in size of the SAT-threads in both partners	Different situation of the satellites 5)	Without phenotypic differences	With phenotypic differences	Researchers
<i>Galtonia candicans</i>		(++) (++)			»		S. Nawaschin (1912, 1913 and 1915) Newton (1925) Geitler (1929) Schaede (1937)
<i>Muscaria tenuiflorum</i>	(+-) (- -) 1)				»		S. Naw. (1913)
<i>Leontodon autumnalis</i>	(++ + -) 2)	(+ +) (?) 2)			(?)		M. Naw. (1916) Meyer (1925) Bergman (1935)
<i>Allium cepa</i>	(+-) (- -) 1)				»		Taylor (1925)
<i>Hordeum distichum</i>	(++) (+ -) (- -) 1)				»		Emme (1925)
<i>Crepis dioscoridis</i>		(++) (+ +) (+ +)			Differences in the plantes' vigour. The vigour reduces with the diminution of the chromatin.		M. Naw. (1829) Medwedewa (1929)
<i>Ranunculus acer</i>	(+-) (- -) 1)	(+ +) 3)			»		Senjaninova (1926) Sorokin (1927)
<i>Vicia picta</i>	(+-)				»		Sveshnikova (1927)
<i>Crepis tectorum</i>	(+-) (+ +)	(+ +)			The races, which have not satellites, or have minor ones, are less fertil.		M. Naw. (1933)
<i>Petunia violacea</i>	(+-) (+ +)				The asymmetric race is labile.		Malinowski (1935)
<i>Lycopersicum peruvianum</i>		(++) (+ +) (+ +)					Lesley and Lesley (1935)
<i>Picris echioides</i>	(++ + -)						Bergman (1935)
<i>Aloe Thraskii</i>		(+ + + +)					Resende (1937 a)
» <i>parvispina</i>	(++ + -)						»
» <i>arborescens var. natalensis</i>	(++ + -)						»
» <i>brevifolia</i> (var.? 4)			(+ +)				»
» <i>gracilis var. minima</i>	(++ + -)						Satô (1937 b)
» <i>latifolia</i>	(++ + -)						»
<i>Haworthia caudata</i>	(++ + -)						»
» <i>cymbiformis</i>	(++ + +) (+ + + -)				(?)		Resende (1937 a), Satô (1937b)
» <i>kinzyo</i>	(++ + -)						Satô (1937 b)
» <i>radula</i>	(++ + -)						Resende (1937 a)
» <i>venosa</i>	(++ + -)						»
<i>Gasteria Armstrongii</i>	(++ + -)						Satô (1937 b)
<i>Aloe Schlechteri</i>	(++ + -) (+ + + +)	(++ + +) (+ + + +)			(++ + +)	One can not say anything about, because the plants are yet too young.	Resende (1937b)
<i>Paris hexaphylla</i>	(+-)	(+ +) (+ +)					Haga (1937)

Biasymmetric races

	Two satellites lacking—one in each partner of two pairs of homologous chromosomes	Researchers
<i>Aloe vera var. chinensis</i>	(++ + -)	Resende (1937 a)
<i>Paris hexaphylla</i> 6)		Haga (1937)

Obs. No mention is made in this list of species with known hybrid origin. + for satellite; — for absence of satellite. The difference in the size of the satellite and of the SAT-threads is marked by the difference in size of the + + .

- 1) Until further researches do not make it clear, the question that the satellites are absent in this species must be faced with reservation.
- 2) NAWASCHIN (1916) and MEYER (1925) came across an asymmetric race of *L. autumnalis* in which both SAT-chromosomes carry satellites of different size. Another type of asymmetry—one satellite lacking in one of the partners of the SAT-chromosome—was found by BERGMAN (1935) in a race of the same species.
- 3) Both workers are at variance with respect to the type of asymmetry found; to one of the investigators the asymmetry is due to the absence of satellite, whereas the other researcher maintains that asymmetry comes from the unequal size of the both satellites.
- 4) As regards this variety the reader is referred to foot-note at page 13.
- 5) This kind of nuclear polymorphism has only been referred up to the present in *Aloe Schlechteri*. In one of the five races studied one satellite changes from a distal to a proximal position. The question whether or not the chromosome carrying the proximal satellite is partner with one of the other 3 SAT-chromosomes can only be answered by the examination of the divisions of reduction.
- 6) In *Paris hexaphylla*, HAGA (1937) found a case of double asymmetry, but in a pair of chromosomes the asymmetry is not with respect to the satellites.
- 7) WOODS (1937) found a high degree of asymmetry in several varieties of *Tulipa*; however the available information and the illustration does not allow us to draw decisive conclusions.



c) Chromosomal mutation (transformation, deletion, translocation and shortening of the thread). All the asymmetries can be explained by these mutations (vide table I).

2 — *The use of the nuclear asymmetry to the study of the pre- and post-reduction.*

The study of the nuclear asymmetry has attracted more attention in animals than in plants (BRIEGER 1933) where works have been carried on only by HUSKINS and SPIER (1934) to the study of the pre- and post-reduction in *Triticum vulgare*, RESENDE (1936 b) in *Aloe mitriformis* var. *Comelinii* and HAGA (1937) in *Paris hexaphylla*. But having attention to the possibility of the occurrence of crossing-over in these bivalents, we can never assume more than the pre- or post-reduction of the heteromorphous segments (cf. RESENDE 1937 a, pag. 789).

V — SATELLITES AND SYSTEMATIC (HIGHER-PLANTS)

In spite of numerous works on the subject, thorough and careful studies on the satellites are found in literature covering all the studied species only of 4 groups: *Thalictrum* (KUHN), *Vicia* (HEITZ), *Crepis* (BABCOCK and CAMERON) and *Aloinae* (RESENDE). If in none of the just mentioned groups the satellites cannot afford systematic bases for distinguishing the taxonomic large groups (genus, section, sub-section, etc.), many species and varieties, however, can be characterised by their type of satellites (cf. HEITZ 1931 b, pag. 502, RESENDE 1937 a, pag. 781). Researches carried on on various individuals of *Aloe striata* (RESENDE 1937 b), where the SAT-type varies from individual to individual, lead us however to doubt any systematic value of the satellites.

VI — THE VALUE OF THE NUCLEOLI TO THE THOROUGH STUDY OF THE CHROMOSOMIC SET

HEITZ (1931 a and b), whose studies based on the number and position of the nucleoli, was able to study

accurately the satellites and the constrictions in the chromosomal set for each studied species. To the light of such works, the results arrived at by TAYLOR (1924) on *Aloe arborescens* and other sets of the genus *Vicia*, investigated before by SWESHNIKOVA (1927), were realized.

Based on the study of the respective nucleoli, KUHN (1934, 1938) and WESTERGARD (1936) were able to correct the results arrived at by HUSKINS and PHILLP (1931) on *Matthiola incana*.

Following the same procedure, SATÔ (1936) was able to modernise his previous interpretations drawn from *Scilla* and the writer (1937 a and b) established in many species the true chromosomal sets, thus correcting conclusions arrived at by previous workers (1).

VII -- THE NUCLEOLI OF THE LOWER PLANTS

Apart from the *Bryophyta*, the studies of nucleoli have been undertaken by GEITLER (1935, 1936) only, who carried on works on the behaviour of the nucleoli in *Actinophrys*, *Spirogyra* and *Cladophoraceae*. In several species of *Rhizoclonium*, fam. *Cladophoraceae*, the behaviour of the nucleoli is like that of the nucleoli of the higher plants; but there are other *Cladophoraceae* in which the nucleolus dissolves only partly and in others it does not dissolve at all: the quantity of the persistent nucleolar substance varies according to the cells and the plants, as for instance in *Cladophora glomerata*, whereas *Cladophora alpina* exhibits an absolute persistency.

In the last mentioned species, the lasting or non-lasting nucleoli appear always to be connected with certain chro-

(1) According to GATES (1937, pag. 983), a pair of satellites characterises the diploid set and he adds: «When more than one this is probably due to primary or secondary polyploidy! Such assumption sounds baseless, if we take in account the fact that about one hundred species of diploid *Aloinae* and many diploid *Vicia* possess 4 SAT-chromosomes and diploid species of *Trillium* may have 8 SAT-chromosomes, etc.

mosomes, «nucleolar chromosomes», and in several species the SAT-constrictions are evident.

A different state of affairs happens in *Actinophrys* and *Spirogyra*: in the latter, if they are normal, the nucleoli are not connected with «nucleolar chromosomes» and in *Actinophrys* no normal nucleoli are formed at all.

It appears, as GEITLER believes, that the regular formation of the nucleoli in the SAT-constrictions is peculiar to a higher differentiation. In the *Protista* the nucleolar substance exhibits a gradual variation from a lasting diffused condition and probably «pre-nucleolar» until it is collected into, either persistent or not, nucleoli condensed in the SAT-constrictions as in higher plants.

B. DE OLIVEIRA (personal communication) found, in the rust *Aecidium ornithogaleum* Bubak, nucleoli on the whole similar to those represented in illustrations by GEITLER for the *Algae*. The difficulties encountered by those who attempts to study the chromosomes in such material does not help towards the solution of the problem of the connection between the nucleoli and the chromosomes. Recently LINDEGREN and RUMANN (1938) observed chromosomes in *Neurospora crassa* of whichs they say: «To judge the figures it can only be the question of SAT-chromosomes».

VIII—THE SAT-CHROMOSOMES AND THE NUCLEOLI IN THE ANIMALS

Nucleolar studies in the animals still lag behind those in the plants. The relations between the nucleoli and the chromosomes have been already studied in detail in the Diptera: *Bibio* by HEITZ and BAUER (1933), *Drosophila* by HEITZ (1933a), KAUFMANN (1933, 1934, 1936, 1937 and 1938), BRIDGES (1935), BAUER (1936), TINIAKOV (1936), EMMENS (1937); *Simulium* by GEITLER (1934); *Chironomidae* by KING and BEAMS (1934), and BAUER (1935 and 1936). The study of mitoses and of chromosomes of the salivary glands as well, has revealed the existence of «nucleolar chromosomes» and in

the greater number of cases the SAT-constrictions can be observed (1).

Besides the Diptera, other studies have covered: in the *Amblystoma* (DEARING 1934); in the Protozoaria, *Zollerella* (CHEN 1936) and *Merodinium* (PÄTAU 1937) (2). The last worker report to have seen SAT-chromosomes, though CHEN did not detect SAT-constriction, «die mit anderer Technik aber vielleicht auch noch nachgewiesen werden könnten» (BAUER 1937, pag. 2). PROKOFIEVA (1934) reported the evidence of SAT-chromosomes in *Salmo*.

FUELGEN'S reaction has revealed in animals, in the same way as in plants, small quantities of the chromatic substance in the SAT-threads (FROLOVA 1936, TINIANOV 1936, KAUFMANN 1937 and 1938).

The works by BAUER (1935) and KAUFMANN (1938) on the salivary glands and those by DEARING, (l. c.), CHEN (l. c.) and PÄTAU (l. c.) on the mitosis, about the behaviour of the SAT-threads, have established the identity between the SAT-threads and the chromonemata.

LITERATURE CITED

- ABELE, K., 1930 — *Protoplasma*, **10**.
 BABCOCK, E. B. and D. R. CAMERON, 1934 — *Univ. California Publ. Agricult. Ac.*, **6**.
 BAUER, H., 1935 — *Naturwiss.*, **23**.
 —— 1936 — *Zool. Jb.*, **56**, H. 3.
 —— 1937 — *Cytologie, Fortsch. d. Zool.*, **1**.
 BERGMAN, B., 1935 — *Sv. bot. Tidsk.*, **20**.
 BHATIA, G. S., 1938 — *Annals of Bot.*, vol. **2**, n.º 6.

(1) The existence of «nucleolar chromosomes» has not been always accepted in animals, in the same manner as in plants (cf. KAUFMANN 1938).

Other workers hold that the nucleoli, instead of arising in definite portions along the nucleolar chromosomes, are connected with the common chromocentre of the whole chromosomal set by a thread (FROLOVA 1936). However, later workers have proved the unsoundness of the above views (cf. KAUFMANN 1938). According to BAUER (1936) more nucleolar formative regions are found in the salivary glands than in mitose of *Chironomidae*; some species do not also show morphological differentiation of the SAT-regions.

(2) PÄTAU has seen in the *Radiolaria* the persistency of the nucleoli, a fact also observed by GEITLER in the *Algae*.

- BRIDGES, C. B., 1935 — (cit. by KAUFMANN, 1938).
- BRUUN, H. G., 1932 — *Symb. Bot. Upsal.*, **1**.
- CHEN, T. T., 1936 — *Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A.*, **22**.
- DARLINGTON, C., 1932 — *Cytologia*, **4**.
- 1937 — *Rec. Adv. Cyt. London*.
- 1938 — *Nature*, **141**.
- DEARING, W. H., 1934 — *J. Morph. a. Physiol.*, **56**.
- DELAUNAY, L. N., 1929 — *Planta*, **7**.
- DE LITARDIÈRE, R., 1921 — *Cellule*, **31**.
- DE MOL, W. E., 1927 — *Beitrag. Biol. Pflanz*, **11**.
- DEMBOWSKY, J., 1930 — *Bot. Arch.*, **28**.
- and H. ZIEGENSPECK, 1928 — *Bot. Arch.*, **22**.
- DE SMET, E., 1914 — *Cellule*, **29**.
- DERMEN, H., 1933 — *J. Arnold Arboret.*, **14**.
- DORTRELINE, J., 1933 — *Cellule*, **42**.
- EMMENS, 1937 — (cit. by KAUFMANN, 1938).
- FERNANDES, A., 1935 — *Bol. Soc. Brot.*, II S., **10**.
- 1936 — *Bol. Soc. Brot.*, II S., **11**.
- 1937 — *Bol. Soc. Brot.*, II S., **12**.
- FRANKEL, O. H., 1937 — *Cytologia*, **8**.
- FREW, P. and R. BOWEN, 1929 — *Quart. Journ. Mic. Sci.*, **73**.
- FROLOVA, S. L., 1936 — *Biol. Journ.*, **5**.
- 1938 — *Nature*, **141**.
- GATES, R. R., 1937 a — *Cytologia*, Fujii Jub. II.
- 1937 b — *Nature*, **140**.
- and S. MENSINKAI, 1938 — *Nature*, **141**.
- and TSCHESKOVA, 1938 — *Nature*, **142**.
- and G. N. PATHAK, 1938 — *Nature*, **142**.
- GEITLER, L., 1929 — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **9**.
- 1934 — *Geb. Borntraeger*, Berlin.
- 1936 — *Planta*, **25**.
- GOODSPEED, H., 1934 — *Univ. Calif. Publ., Bot.*, **17**.
- HAGA, T., 1934 — *J. Fac. Sc. Hok. imp. Univ.*, **5**.
- HEITZ, E., 1929 — *Ber. d. d. Bot. Gesellsch.*, **47**.
- 1931 a — *Planta*, **12**.
- 1931 b — *Planta*, **15**.
- 1933 a — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **19**.
- 1933 b — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **20**.
- 1935 — *Zeit. f. Abst. u. Vererb.*, **70**.
- and H. BAUER, 1933 — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **17**.
- HUSKINS, C. L. and J. D. SPIER, 1934 — *Cytologia*, **5**.
- KAUFMANN, B., 1934 — *J. Morph. a. physiol.*, **56**.
- 1936 — *Science*, **83**.
- 1937 — *Cytologia*, Fujii Jub. II.
- 1938 — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **28**.
- KING, R. and H. BEAMS, 1934 — (cit. by KAUFMANN, 1938).

- KUNH, E., 1928 — *Jahrb. Bot.*, **68**.
 —— 1934 — *Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, **52**.
 —— 1938 — *Zeit. f. Abst. u. Vererb.*, **76**.
 LATER, J., 1926 — *Ann. of Bot.*, **40**.
 LENOIR, M., 1922 — (cit. by ZIRKLE, 1931).
 LESLEY, M. and J. LESLEY, 1935 — *Genetics*, **20**.
 LEVAN, A., 1936 — *Hereditas*, **22**.
 LEVITZKY, G. A., 1931 — *Bull. App. Bot. Gen. a. Pl. Breeding*, **27**.
 LINDEGREN, C. C. and RUMANN, 1938 — *J. of Genetics*, **36**.
 LORBEER, G., 1934 — *Jahrb. Bot.*, **80**.
 MALINOWSKI, 1935 — *Genetics*, **20**.
 MARTENS, P., 1925 — (cit. by ZIRKLE, 1931).
 MATSUURA, H., 1935 — *Bot. & Zool.*, **3**.
 MC CLINTOCK, B., 1934 — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **21**.
 MC CULLAGH, D., 1934 — *Genetica*, **16**.
 MC KAY, J. W., 1931 — *Univ. Califor. Publ. Bot.*, **16**.
 MEDWEDWA, G. B., 1929 — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **10**.
 MEYER, K., 1925 — *Ber. d. d. Bot. Gesellsch.*, **43**.
 NANDI, H. K., 1937 — *Cytologia*, **8**.
 NAWASCHIN, M., 1916 — *Journ. Soc. Bot. Russ.*, **1**.
 —— 1926 — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **4**.
 —— 1927 — *Zeitsch. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **6**.
 —— 1933 — *Zeit. f. Abst. u. Vererb.*, **63**.
 —— 1934 — *Cytologia*, **5**.
 —— and GERASSIMOWA, 1936 — *Cytologia*, **7**.
 NAWASCHIN, S., 1912 — (vid. S. NAW. 1927 — *Ber. d. d. Bot. Gesellsch.*, **45**
 —— 1913 — (cit. by M. NAW, 1926).
 —— 1915 — (» » » »).
 PÄTAU, K., 1937 — *Cytologia, Fujii Jub.*, II.
 PHILLIP, J. and C. HUSKINS, 1931 — *Journ. Gen.*, **24**.
 PROKOFYEVA, A., 1934, *Genetics*, **22**.
 —— 1937 — *Cytologia*, **5**.
 PROPACH, H., 1934 — *Zeitsch. Zellf. u. Mic. Anat.*, **21**.
 RAGHAVAN, T., 1938 — *Cytologia*, **8**.
 RAMANUJAN, S. 1938 — *An. of Bot.*, II, N.^o 5.
 RESENDE, F., 1936 a — *Ber. d. d. Bot. Gesels.*, **54**.
 —— 1936 b — *Planta*, **25**.
 —— 1937 a — *Planta*, **26**.
 —— 1937 b — *Bol. Soc. Brot.*, II S., **12**.
 ROSEN, F., 1894 — (cit. by HEITZ, 1931 a).
 SATÔ, D., 1936 — *Cytologia*, **7**.
 —— 1937 a — *The bot. Mag.*, **51**.
 —— 1937 b — *Cytologia, Fujii Jub.*, II.
 SCHAEDE, R., 1928 — *Protoplasma*, **5**.
 —— 1937 — *Ber. d. d. Bot. Gesellsch.*, **55**.
 SHARP, L. W., 1934 — New York and London.

- SENJANINOVA, M., 1926 — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **3**.
SINOTÔ, Y., 1937 — *Cytologia, Fujii Jub.*
SOROKIN, H., 1927 — *Amer. J. Bot.*, **16**.
STOW, J., 1935 — *J. Fac. Sci. Hok. imp. Univ.*, **6**.
STRASBURGER, E., 1888 — *Jena*.
SWESCHNIKOVA, J., 1927 — *Bull. appl. Bot.*, **17**.
TAYLOR, W. R., 1929 — *Amer. J. Bot.*, **11**.
TINIAROV, G. G., 1936 — (cit. by KAUFMANN, 1938).
UPCOTT, 1936 — *Cytologia*, **7**.
VAN CAMP, G., 1924 — *Cellule*, **34**.
WESTERGARD, M., 1936 — *C. r. Lab. Carlsberg*, **21**.
WOODS, W., 1937 — *Amer. J. Bot.*, **24**.
YAMAHA, G. and Y. SINOTÔ, 1926 — *Bot. Mag.*, **39**.
ZIRKLE, C., 1928 — *Bot. Gaz.*, **86**.
——— 1931 — *Cytologia*, **2**.

ADDENDUM

Some time after receiving this paper from the press, I came across a work by MATSUURA (*Cytologia*, **9**, n.º 1, 1938) on *Trillium kamtschaticum*. Here found MATSUURA that the «nucleolar chromosomes» are devoid of SAT-constrictions. Hence MATSUURA admits, in the flower-plants, that there are two types of nucleolar chromosomes: t. «terminal» (no SAT-constrictions) and «interstitial» (SAT-chromosomes).

MATSUURA holds that the «interstitial type» is derived from the «terminal type». For this meaning, he starts from these following principles: a) any chromosome may be a «nucleolar chromosome» (1); b) Principle of the «inhibitory power» by MC CLINTOCK. In the light of these assumptions, MATSUURA holds the view that translocations and inversions of terminal segments of «nucleolar chromosomes», belonging to the «terminal type», give rise to the SAT-constrictions («interstitial type»).

Such attempts by MATSUURA to inter-relate these two

(1) MATSUURA has based this conclusion on the occurrence of exceptional nucleoli in *Vicia* (HEITZ 1931 b), on spores of *Zea Mays* (GREIGTON 1934) and on observations — made by himself — of the same kind of nucleoli on micro-nuclei from *Trillium*, because all these nucleoli are formed in nuclei without SAT-chromosomes (!).

types of chromosomes are worthy attention. However, an unusual procedure to generalize, starting from the particular case!

According to MATSUURA (cf. pag. 69, l. c.), only five positive cases of «nucleolar chromosomes» without SAT-constrictions — «terminal type» — are known up to the present (*Frullania dillatata*, *Narcissus bulbocodium* var. *genuinus*, *Cladophora alpina*, *Eremurus spectabilis* and *Trillium kamtschaticum*) and two doubtful cases, whereas the «interstitial type» numbers by hundreds. Therefore it appears better to hold the opposite view (?!).

Hence the principles on which MATSUURA bases his theory have to be explained:

a) MATSUURA does not comply with the meaning assigned to «nucleolar chromosomes» (HEITZ 1931 a). By «nucleolar chromosome» is always, since 1931, understood a chromosome which on certain points gives rise to nucleoli condensation. According to it, there is no nucleolar chromosome in the «caryomeres» of *Vicia* (HEITZ 1931 b), in the spores studied by GREIGHTON (1934) and in certain micronuclei of *Trillium* (MATSUURA 1938). The presence of nucleoli in these exceptional nuclei do not mean that the chromosomes seen belong to the «nucleolar chromosomes». Such chromosomes with respect to their behaviour to the nucleoli are identical with the non-nucleolar chromosomes of the normal sets. The nucleolar substance is observed in those nuclei in a diffused or irregularly scattered appearance instead of collected in definite points along certain chromosomes.

Therefore we cannot agree with MATSUURA, who regards all chromosomes of a set, as «nucleolar chromosomes».

b) MC CLINTOCK's hypothesis of the inhibitory action cannot be taken as a principle because it needs to be proved. Moreover, his hypothesis is only applied by MC CLINTOCK for two «Nucleolar chromosomes».

* * *

MATSUURA failing to find SAT-constrictions in *Trillium kamtschaticum* regards with doubt the existence of very

small satellites in *T. longiflorum* and *T. erectum* (RESENDE 1937 a) for following reasons:

- a) Very few workers, from 1930 to 1937, have reported the existence of satellites in *Trillium*;
- b) Lack of constancy in the occurrence of satellites;
- c) Because the writer did not find correspondence between the number of satellites and that of the nucleoli;
- d) Because «exceptional cases» proved the formation of nucleoli in sections along the chromosomes which are not SAT-constrictions.

Now following MATSUURA's way of criticism as regards the first point a) we can rightly hold that the discs of the chloroplasts are not discs but granules because only HEITZ has seen discs, which many other workers before ihm took as granules! Moreover, in the same way, we have to consider the results of DARLINGTON and LA COUR (1938) in *Paris polypypha* dubiously, because they found a satellite on the distal end of the b- chromosome (even there the greatest satellite of *T. erectum* — s. RESENDE 1937 a — was seen) and many writers have never seen satellites on the that chromosome of *Paris*.

However, this and MATSUURA's suggestion, that the writer has mistaken the remained of nucleolus for satellites, only can be cleared by examinations of slides and still is rendered unsound when my illustrations 22f and g are compared with MATSUURA's photographs 5a and 6a (not with his drawings); furthermore, the different coloration taken up by the chromatic and by the nucleoli after the nuclear reaction (which has deserved from the writer the greatest care) in no way supports criticism.

b) If the too small satellites escaped observation in most mitoses, though they were sometimes observed, we must logically infer that in most mitoses, by some reason which made the observation difficult, they were not evident, but it can never be inferred that they are not present (cf. KUHN 1938 in *Mathiola*).

Still less reasons c) and d) cannot disprove either the existence or non-existence of satellites. Like cases have

been reported by BAUER (1936) in animals with SAT-chromosomes.

MATSUURA (1938), SATÔ (1938, *Cytologia* **9**, ^{2/3}) and SINOTÔ (1938, *Cytologia*, **9**, ^{2/3}) found also in their objects cases similar with the case of *V. faba* (s. pag. 409, fig. 4), where the deep-staining points are far of the zones of the nucleolar-condensation.

ETUDE GENETIQUE DU PHENOMENE DE BULLER

par

A. QUINTANILHA

SOMMAIRE

	PAG.
Introduction	425
a) Recherches de BULLER	427
b) Interprétations de RAWITSCHER et QUINTANILHA	431
c) Recherches de CHOW	434
d) Recherches de DICKSON	435
e) Recherches de NOBLE	438
f) Recherches de BROWN	439
g) Recherches de DODGE et SEAVER	439
Recherches personnelles	440
a) Les confrontations compatibles	442
1) Origine des noyaux diploïdisants	446
2) Sélection nucléaire et le mécanisme de la diploïdisation .	449
3) Les facteurs d'incompatibilité et leurs rapports avec les facteurs de sexualité et de stérilité	454
b) Les confrontations incompatibles	459
1) Origine des noyaux diploïdisants	477
Résumé	481
Bibliographie	484

INTRODUCTION

EN 1930, devant le Congrès International de Botanique, réuni à Cambridge, BULLER faisait une communication qui éveillait parmi les botanistes un grand intérêt. Il s'agissait de la possibilité de *diploïdisation* d'un mycélium primaire d'un Hyménomycète par un mycélium secondaire de la même espèce.

BENSAUDE avait découvert, une douzaine d'années auparavant (1917), que chez les Basidiomycètes, comme chez les Phycomycètes, il y avait des espèces hétérothalles.

Dans les cultures monospermes les mycéliums restaient indéfiniment stériles, dépourvus de boucles et de dicaryons, à l'état *primaire*. Pour obtenir des mycéliums *secondaires*, fertiles, pourvus d'anses et de dicaryons, il fallait croiser deux mycéliums primaires, exactement comme pour les espèces dioïques de Mousses. Peu après, les travaux de KNIEP (1920-22) nous apprenaient que chez les Hyménomycètes il y avait des espèces homothalles et hétérothalles; que dans ces dernières les unes étaient bipolaires, tandis que d'autres étaient tétrapolaires; que le sexe était ici un caractère purement physiologique, mais héréditaire. Une paire de facteurs mendéliens (Aa) en était responsable pour les espèces bipolaires, tandis que pour les tétrapolaires on était obligé d'admettre l'existence de deux paires de facteurs mendéliens (Aa , Bb), localisés sur deux paires différentes de chromosomes et donnant ainsi lieu, à la phase haploïde de chaque génération, aux quatre groupes sexuels — AB , ab , Ab , aB — compatibles deux à deux ($AB + ab$ et $Ab + aB$).

Des centaines de tétrades analysées, par plusieurs génétistes, indépendamment les uns des autres, et sur des espèces différentes de Basidiomycètes, ont pleinement confirmé les hypothèses de KNIEP, immédiatement admises sans réserve.

Il n'y avait donc, dans les espèces bipolaires, à chaque génération, que deux groupes sexuels. Des combinaisons fertiles n'étaient possibles qu'entre des mycéliums de groupes différents; le premier dicaryon se formait par appariement de deux noyaux d'origine différente, chacun provenant d'un des deux mycéliums, de sexe différent, que l'on avait croisé; les deux noyaux qui fusionnaient dans la baside étaient les descendants du premier dicaryon formé et portaient l'un le facteur (A) l'autre le facteur (a). Après les deux divisions réductionnelles du noyau diploïde de la baside, deux spores recevaient des noyaux (A) et les deux autres des noyaux (a). Seules étaient compatibles et fertiles les confrontations entre mycéliums porteurs de facteurs différents de sexualité.

Pour les espèces tétrapolaires deux combinaisons diffé-

rentes d'haplontes étaient compatibles et fertiles ($AB + ab$ et $Ab + aB$). Mais dans l'une et dans l'autre de ces deux confrontations le noyau diploïde de la baside avait toujours la même constitution génétique (Aa , Bb) et donnait lieu, dans la génération suivante, aux quatre mêmes groupes sexuels (AB , ab , Ab , aB).

a) Recherches de BULLER

Les recherches de BULLER menaient à des résultats tout à fait inattendus. D'après ses résultats, pour faire passer un mycélium primaire d'une espèce hétérothalle à l'état de mycélium secondaire, pour le diploïdiser, comme disait BULLER, il n'est pas indispensable de le confronter avec un autre mycélium primaire compatible; on obtient le même résultat en le confrontant avec un mycélium secondaire de la même espèce.

BULLER travaillait avec une espèce hétérothalle et tétrapolaire qu'il appelait *Coprinus lagopus* et qui est identique au *Coprinus fimetarius* Fr., étudié déjà par BENSAUDE, KNIEP, BRUNSWIK, OORT et nous-même. Le vrai *Coprinus lagopus* Fr. a été étudié par BRUNSWIK et ne fructifie pas en culture.

Or le botaniste canadien a pu vérifier que n'importe quel mycélium primaire (AB , p. ex.) peut être diploïdisé par confrontation avec un mycélium secondaire quelconque. S'il s'agit du mycélium secondaire ($AB + ab$) la confrontation ($AB/AB + ab$) est dite *compatible*, puisque un des noyaux du dicaryon (ab) est complémentaire des noyaux (AB) du mycélium primaire; si, au contraire, il s'agit du mycélium secondaire ($Ab + aB$) la confrontation ($AB/Ab + aB$) est dite *incompatible*, puisque chacun des deux noyaux du dicaryon a un facteur commun avec les noyaux du mycélium primaire.

Qu'il s'agisse d'une confrontation compatible ou incompatible, le mycélium qui vient d'être diploïdisé, sous l'action de l'inoculum secondaire, possède des anses normales, fructifie régulièrement et produit, dans la génération suivante, les quatre mêmes groupes (AB , ab , Ab , aB). Il faut donc admettre que le noyau diploïde de la baside a

une constitution génétique normale et provient de la fusion de deux noyaux haploïdes, ou bien ($AB + ab$), ou bien ($Ab + aB$).

Pour ce qui est des confrontations compatibles ($ab/AB + ab$, p. ex.) l'explication du phénomène n'est pas difficile. BULLER admet (Fig. 1) qu'une fois que les deux mycéliums,

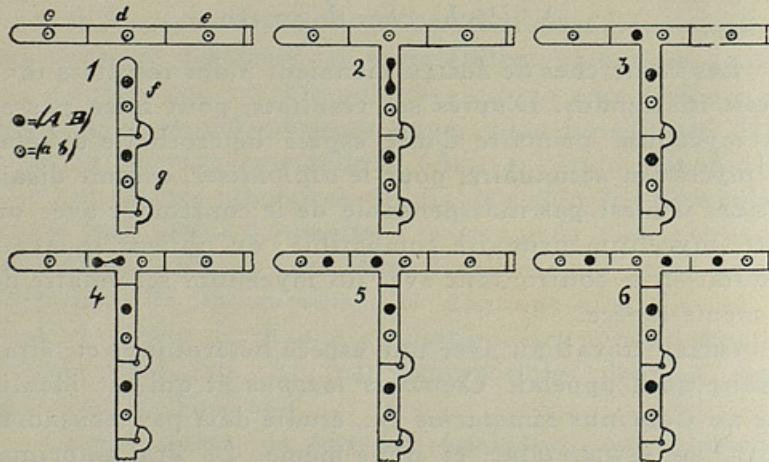


Fig. 1.— (Reproduction de la Fig. 148 de BULLER, 31, IV, p. 280).

Diploïdisation d'un mycélium primaire (ab) par un mycélium secondaire compatible ($AB + ab$). BULLER admet qu'après l'anastomose (2), un noyau (AB) du mycélium secondaire se divise, indépendamment de son partenaire du dicaryon. À la suite de cette division non conjuguée, le mycélium secondaire fournirait un noyau (AB), lequel irait former, avec un noyau (ab) du mycélium primaire, le premier nouveau dicaryon (3). Le même phénomène se reproduirait, de proche en proche, sur le mycélium primaire (4, 5, 6), jusqu'à complète diploïdisation de celui-ci.

primaire et secondaire, se sont anastomosés, le noyau (AB) du dicaryon ($AB + ab$), compatible avec les noyaux du mycélium primaire (ab), mis en présence de ceux-ci, se divisera, indépendamment de son partenaire, et qu'un des noyaux-fils (AB) ira former le premier dicaryon avec un noyau (ab) du mycélium primaire. Le même procédé va se répéter maintenant pour chaque nouveau dicaryon ainsi formé; les cloisons cellulaires du mycélium primaire se résorberont partiellement pour laisser passer les noyaux qui procèdent à sa diploïdisation et, de proche

en proche, on verra apparaître des boucles tout autour du mycélium primaire, à partir du point de contact avec l'inoculum secondaire. L'hypothèse de BULLER, quoiqu'il n'ait pas réussi à la démontrer cytologiquement, a été généralement acceptée.

L'explication des confrontations incompatibles est beaucoup plus difficile. BULLER a pu se rendre compte que celles-ci se produisent beaucoup moins régulièrement que les confrontations compatibles. Dans certains cas, le mycélium primaire n'est pas diploïdisé; quand la diploïdisation réussit elle progresse plus lentement que dans le cas des confrontations compatibles et le mycélium primaire, au lieu de se transformer progressivement en mycélium secondaire, à partir du point de contact avec l'inoculum, se présente, au contraire, comme tacheté, tout autour, de régions pourvues de boucles, plus ou moins éloignées les unes des autres.

Dans un seul cas BULLER a pu procéder à l'analyse de la descendance d'un mycélium ainsi diploïdisé. Il s'agissait d'une confrontation (Ab/AB + ab). Après la diploïdisation de (Ab) l'auteur prit un petit morceau du mycélium devenu secondaire, dans la région la plus éloignée du point de contact avec l'inoculum (AB + ab), le repiqua et le fit fructifier. De dix cultures monospermes isolées d'un carpophore, trois avaient la constitution (AB), trois (ab), deux (Ab) et une (aB). La dixième culture a donné une réaction positive avec les quatre tests; BULLER qui a été obligé d'interrompre ses recherches, n'a pas pu suivre cette dernière culture, pour vérifier s'il s'agissait bien d'une double mutation, ni faire l'analyse d'autres confrontations incompatibles.

Malgré le nombre extrêmement réduit de fructifications et de spores analysées, BULLER se rend bien compte qu'il est en présence d'un phénomène étrange et inattendu. En effet, si dans la descendance de cette fructification les quatre groupes sexuels sont représentés, c'est que les noyaux diploïdes des basides possédaient les deux paires de facteurs (Aa, Bb). Ils doivent donc être le résultat d'une

des deux combinaisons possibles — (AB + ab) ou (Ab + aB).

S'il s'agissait d'une «copulation illégitime» entre un noyau du mycélium primaire (Ab) et un autre noyau, venu du mycélium secondaire (AB ou ab), la fructification obtenue ne pourrait engendrer, dans chaque cas, que deux groupes différents de spores, (Ab) et (AB), dans un cas, (Ab) et (ab) dans l'autre. Et pourquoi ces copulations illégitimes se produiraient-elles par confrontation de (Ab) avec (AB + ab), alors que les deux mycéliums primaires (AB) et (ab), qui avaient produit par croisement le mycélium secondaire (AB + ab), étaient toujours, l'un et l'autre, incapables de diploïdiser le mycélium (Ab)?

BULLER ne cache pas sa perplexité devant ces résultats surprenants. Il est enclin à croire que dans les confrontations incompatibles, comme dans les compatibles, un des noyaux qui fusionnent dans la baside doit provenir du mycélium primaire qui vient d'être diploïdisé. Dans l'exemple cité (Ab/AB + ab), un des noyaux haploïdes de la baside serait donc (Ab); et, comme le noyau diploïde doit avoir la constitution (Aa, Bb), l'autre partenaire ne peut être que (aB). Mais d'où sort-il donc ce noyau (aB) qui n'existe ni dans le mycélium primaire, ni dans le mycélium secondaire?

BULLER (31, p. 252) émet deux hypothèses pour expliquer l'origine de ce noyau (aB). Ou bien «somehow or other, as a result of placing the diploid inoculum (AB) + (ab) in contact with the haploid mycelium (Ab), a nucleus (aB) come into existence and thus, after division, provided mates for the (Ab) nuclei in the (Ab) mycelium. Did a nucleus (AB) or a nucleus (ab) of the inoculum alter one of its factors so as to become a nucleus (aB)? Or, to meet the emergency when the haploid and diploid mycelia fused, did the (AB) and (ab) nuclei of some conjugate pair in the diploid mycelium fuse together and the fusion nucleus then undergo a reduction division or reduction divisions to produce the four types of nuclei (AB), (ab), (Ab) and (aB) so that a nucleus (aB) could pass into the large haploid mycelium?»

Mais on comprend aisément qu'il ne soit guère satisfait d'aucune de ces deux hypothèses. Des caryogamies extrabasidiales, suivies de réduction chromatique, dans les hyphes végétatives d'un mycélium, n'ont jamais été observées et lui paraissent hautement improbables. Pour ce qui est de l'hypothèse d'une mutation, de (A) en (a) dans un noyau (AB), ou de (b) en (B) dans un noyau (ab), l'auteur se limite à la présenter comme une possibilité d'explication et attend que de nouvelles expériences viennent la confirmer ou l'inflammer.

b) *Interprétations de RAWITSCHER et QUINTANILHA*

En 1933 RAWITSCHER (33) et QUINTANILHA (33) s'occupent simultanément de la discussion et de l'interprétation des expériences de BULLER.

Dans le résumé critique pour le «Zeitschrift für Botanik», RAWITSCHER accepte l'interprétation de BULLER pour les confrontations compatibles; mais en propose une autre pour les confrontations incompatibles. D'après lui, dans la confrontation (Ab/AB + ab), p. ex., les noyaux (Ab) du mycélium primaire n'interviennent pas dans la formation des dicaryons. Ce sont les deux noyaux (AB) et (ab), venus de l'inoculum secondaire, qui se multiplient dans les hyphes du mycélium primaire, en traversent les cloisons partiellement résorbées, jusqu'à atteindre les extrémités des filaments. Le mycélium secondaire fournit les dicaryons tout prêts, le mycélium primaire leur offre ses hyphes et son plasme, tandis que probablement ses noyaux dégénèrent et, en tout cas, n'interviennent pas dans la formation des basides.

QUINTANILHA (33) accepte aussi l'explication de BULLER pour les confrontations compatibles. À propos des confrontations incompatibles il rappelle des expériences de BRUNSWIK (24, p. 74), effectuées sur le même *Coprinus fimetarius* Fr., et qui, elles aussi, n'avaient pas obtenu une explication satisfaisante.

BRUNSWIK ensemença ensemble trois mycéliums primaires compatibles, soit (AB), ($A_1 B_1$), ($A_2 B_2$). À côté des fructifications attendues, résultant du croisement des trois

haplontes deux à deux, il en a obtenu d'autres, absolument inattendues, mais toujours concordantes dans leurs résultats. Trois de ces carpophores ont révélé, dans l'analyse de leur descendance, les quatre groupes d'haplontes ($A_1 B_1$), ($A_2 B$), ($A_2 B_1$) et ($A_1 B$). Ils ont du être produits par des basides de constitution ($A_1 A_2$, BB_1) et être le résultat d'une de ces deux combinaisons ($A_1 B_1 \times A_2 B$) ou ($A_1 B \times A_2 B_1$).

Or BRUNSWIK savait très bien que dans sa culture il n'y avait, au commencement, que les trois mycéliums ensemencés (AB), ($A_1 B_1$) et ($A_2 B_2$). Comment aurait-il pu se former ce nouveau mycélium ($A_2 B$), nécessaire au croisement hypothétique ($A_1 B_1 \times A_2 B$), ou les deux mycéliums qui doivent intervenir dans le croisement de la deuxième hypothèse ($A_1 B \times A_2 B_1$)?

BRUNSWIK émet trois hypothèses pour expliquer ces résultats, mais déclare aussitôt qu'aucune d'elles ne le satisfait:

1.^e Caryogamie extrabasidiale, entre (AB) et ($A_2 B_2$), p. ex., suivie de réduction chromatique et production du noyau nécessaire ($A_2 B$).

2.^e Mutation de (A) en (A_2), p. ex., dans un noyau (AB).

3.^e Formation de fructifications triploïdes ($AA_1 A_2$, $BB_1 B_2$) avec réduction anormale dans les basides.

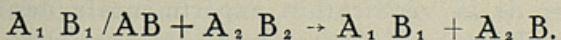
BRUNSWIK, lui-même, et KNIEP (28, p. 421), quelques années plus tard, considèrent comme très improbable chacune de ces trois hypothèses; l'un et l'autre estiment que de nouvelles expériences sont nécessaires avant que l'on puisse essayer une explication théorique du phénomène.

QUINTANILHA (33, p. 90) trouve de grandes analogies entre les résultats de BULLER et ceux de BRUNSWIK.

En effet, BULLER dans une confrontation illégitime, (Ab/AB + ab p. ex.), obtient, à partir du mycélium diploïdisé, des fructifications dont les basides doivent avoir des noyaux diploïdes de constitution (Aa, Bk). Si l'on admet que l'un des deux noyaux qui ont fusionné dans la baside était un noyau du mycélium primaire (Ab), son partenaire ne pouvait être que (aB). On est ainsi amené à la conclu-

sion suivante: quand un dicaryon ($AB + ab$) se trouve en face d'un noyau haploïde (Ab), incompatible avec les deux partenaires du dicaryon, un nouveau noyau (aB) peut prendre naissance, soit au dépens de l'un ou de l'autre, ou plutôt des deux noyaux du dicaryon. La collaboration des deux noyaux du dicaryon, (AB) et (ab), pour la production du nouveau noyau (aB), est d'autant plus vraisemblable que, séparés les uns des autres, dans les mycéliums primaires dont le croisement a engendré le mycélium secondaire ($AB + ab$), chacun de ces deux types de noyaux, (AB) et (ab), s'est toujours montré incapable de diploïdiser le mycélium (Ab).

Dans les expériences de BRUNSWIK on peut très bien admettre que, par croisement de (AB) avec ($A_2 B_2$), un mycélium secondaire ($AB + A_2 B_2$) a été formé. Celui-ci se trouvant en face des hyphes du mycélium primaire $A_1 B_1$ a opéré sa diploïdisation comme s'il s'agissait d'une confrontation incompatible de BULLER.



Ici encore on serait également amené à admettre que, quand un dicaryon ($AB + A_2 B_2$) se trouve en présence d'un noyau haploïde ($A_1 B_1$), un nouveau noyau ($A_2 B$) peut prendre naissance au dépens des deux noyaux du dicaryon.

La seule différence importante est que dans le cas de BULLER les noyaux du dicaryon sont, tous les deux, incompatibles avec les noyaux du mycélium primaire; tandis que dans le cas de BRUNSWIK il n'y a pas d'incompatibilité. Mais QUINTANILHA ne considère pas cette difficulté comme insurmontable et admet que, malgré l'absence de facteurs communs de stérilité entre plusieurs noyaux différents, le degré d'affinité entre eux peut être plus ou moins grand pour les différentes combinaisons (1). S'il en est ainsi on serait en présence de phénomènes de même nature et on doit chercher pour les deux cas une explication commune.

QUINTANILHA remarque que le nouveau noyau formé

(1) Nous verrons plus loin que l'expérience a pleinement confirmé les prévisions purement théoriques de QUINTANILHA.

dans le cas d'une confrontation incompatible de BULLER ($Ab/AB + ab$, p. ex.) doit avoir la constitution (aB). C'est à dire qu'il possède deux facteurs qui existaient déjà tous les deux dans les deux noyaux du mycélium secondaire, quoique séparés, chacun dans son noyau. Au lieu d'admettre une mutation, *sur commande et sur mesure*, de (A) p. ex. en (a), il croit beaucoup plus simple l'hypothèse d'un échange de chromosomes pendant une division conjuguée du dicaryon, en présence et sous l'influence d'un noyau incompatible du mycélium primaire.

QUINTANILHA n'a pas eu connaissance du résumé critique de RAWITSCHER, publié un peu plus tard que son travail. L'hypothèse du botaniste allemand lui a paru assez séduisante, assez probable et il s'est proposé de trouver le moyen de vérifier expérimentalement lequel des deux avait raison.

c) Recherches de CHOW

C'est CHOW (34), élève de DANGEARD, qui fut le premier à s'occuper de la vérification expérimentale des résultats de BULLER. D'après l'auteur, le Coprin qu'il appelle *C. lagopus*, serait le même que celui de BULLER et identique, d'autre part, à celui qui a été étudié sous le nom de *Coprinus timetarius*, par BENSAUDE, KNIEP, BRUNSWIK, OORT et QUINTANILHA. Ce n'est que sous la plus grande réserve, et sous la responsabilité de l'auteur, que nous donnons cette identification. Le Coprin de CHOW fructifiait très facilement en cultures monospermes, comme celui de BULLER, KNIEP, BRUNSWIK, etc. L'étude cytologique d'une de ces fructifications monospermes, obtenue *sur un mycélium dépourvu de boucles, a montré des basides ou*, d'après l'auteur, *il y aurait une caryogamie suivie de réduction (!)* Or l'espèce étudiée par BENSAUDE et QUINTANILHA ne fructifie pas en cultures monospermes. Nous avons démontré (35) que, dans la seule exception trouvée à cette règle, il s'agissait bien d'une mutation et que les fructifications obtenues étaient haploparthéno-génétiques.

Mais quelle que soit l'espèce étudiée par CHOW, il a pu vérifier les résultats de BULLER. Il a en outre réussi l'analyse de la descendance du mycélium diploïdisé de quatre

confrontations incompatibles différentes : ($AB/Ab + aB$), ($ab/Ab + aB$), ($Ab/AB + ab$) et ($aB/AB + ab$). L'auteur n'a pas procédé à l'analyse de tétrades ; il a isolé 10 spores de chaque fructification et croisé les mycéliums obtenus avec les tests. Dans chaque cas les quatre groupes sexuels étaient représentés dans la descendance. Un seul mycélium primaire, de la descendance de ($Ab/AB + ab$), a fait exception et a donné une réaction positive avec les quatre tests, exactement comme dans le cas de BULLER. Il s'agirait, d'après CHOW, d'une double mutation, disons de (AB) en ($A' B'$). L'analyse de deux croisements du mutant avec deux tests, aurait confirmé l'existence des deux nouveaux facteurs (A' et B').

CHOW, sans avoir connaissance de l'hypothèse de RA-WITSCHER, déjà publiée à cette époque, propose la même explication. Pour lui aussi les deux noyaux qui vont fusionner dans la baside d'un carpophore de confrontation incompatible sont ceux des dicaryons du mycélium secondaire diploïdisant.

Dans un appendice, ajouté pendant l'impression du travail, CHOW discute l'hypothèse de QUINTANILHA, dont il vient d'avoir connaissance, et qu'il tient pour invraisemblable. À l'appui de son explication, l'auteur présente des figures où l'on verrait, avec un peu de bonne volonté, l'entrée des noyaux conjugués d'un thalle secondaire dans un mycélium primaire incompatible, leur propagation et la dégénérescence des noyaux du thalle primaire.

d) Recherches de DICKSON

DICKSON (34, 35, 36 a, 36 b), élève d' OLIVER, s'occupe lui aussi, du Phénomène de BULLER. Comme matériel d'étude DICKSON a utilisé deux espèces de Coprins : *C. sphaerosporus* Dickson, espèce nouvelle, et *C. macrorhizus* (Pers.) Rea. Il s'agit de deux espèces hétérothalles, dont les mycéliums secondaires sont pourvus d'anses d'anastomose ; la première serait bipolaire, la deuxième tétrapolaire.

Dans une espèce bipolaire il n'y a que confrontations compatibles ($A/A + a$). L'auteur a constaté la diploïdisation d'un mycélium primaire par un inoculum secondaire.

Le mycélium primaire peut être diploïdisé, d'une façon régulière et progressive, à partir du point de contact avec l'inoculum secondaire, ou montrer, dès le commencement, plusieurs taches de mycélium secondaire tout autour de sa périphérie, comme s'il s'agissait d'une confrontation incompatible de BULLER.

DICKSON se demande quelle est l'origine des nouveaux dicaryons ($A + a$) formés sur le mycélium primaire. Serraient-ce les dicaryons venus du mycélium secondaire, comme le prétend RAWITSCHER ? Ou plutôt le produit de l'appariement de noyaux du mycélium primaire \boxed{A} avec des noyaux (a) venus du mycélium secondaire ? Et, dans cette dernière hypothèse, d'où vient ce noyau (a) ? De la dissociation d'un dicaryon ($A + a$) ? D'une division non conjuguée de (a), dans un dicaryon ($A + a$) du mycélium secondaire, de sorte que, pendant que le dicaryon primitif se reforme, un nouveau dicaryon est engendré par association de (a) avec un noyau \boxed{A} du mycélium primaire, selon la formule

$$\boxed{A}/\boxed{A} + a \rightarrow \boxed{A}/\boxed{A} + a + a \rightarrow (\boxed{A} + a) + (A + a)$$

comme le prétendait BULLER ? Ou, finalement, ce noyau (a) serait-il tout simplement un noyau non apparié de l'inoculum ($A + a$), resté sans partenaire, dans un mycélium (a), par insuffisance de noyaux (A), venus de l'haplonte (A), au moment où celui-ci a diploïdisé le mycélium (a) ?

Pour trouver la solution du problème, l'auteur se propose de marquer les noyaux avec des facteurs qui permettent de les suivre, ce qui est une idée très ingénieuse. Seulement il aurait fallut démontrer auparavant qu'il s'agit bien de caractères héréditaires, s'ils sont transmis par le plasme ou par le noyau, et combien de paires de facteurs, indépendants ou accouplés, sont responsables des caractères étudiés. Le type morphologique de chaque haplonte ainsi que son rythme de croissance à des températures données, sont considérés comme des caractères héréditaires et l'auteur en rend responsables plusieurs paires de facteurs mendelliens. «Owing to numerous fac-

tors segregating out in each cross and to their interaction in the relatively undifferentiated mycelium, it has not been possible to estimate the number of factors involved or to say which factors are the allelomorphs of one another» (35, p. 203).

A notre avis les données de DICKSON ne permettent pas d'affirmer que les caractères étudiés sont héréditaires, ni surtout qu'il y ait des facteurs mendelliens qui en sont responsables. Il est bien probable qu'il en soit ainsi, mais ce n'est pas démontré.

En partant de cette hypothèse DICKSON étudie la descendance de carpophores obtenus sur les mycéliums diploïdisés et arrive aux conclusions suivantes :

Dans une confrontation ($\boxed{A}/A+a$) il y a, sur le mycélium diploïdisé, deux sortes de dicaryons; les uns ($A+a$) viennent de l'inoculum secondaire, les autres ($\boxed{A}+a$) se forment par association d'un noyau \boxed{A} du mycélium primaire avec un noyau (a) venu du mycélium secondaire. Ce noyau (a) ne proviendrait pas de la dissociation d'un dicaryon, ni d'une division non conjuguée de ($A+a$), mais serait, très probablement, un noyau non apparié, resté sans partenaire dans le mycélium secondaire ($A+a$) au moment de sa formation. D'autre part, le mycélium secondaire diploïdisant ($A+a$) reçoit lui-même des noyaux \boxed{A} du mycélium primaire; après la rediploïdisation de l'inoculum secondaire, celui-ci aura aussi deux types de dicaryons ($A+a$) et ($\boxed{A}+a$), exactement comme le mycélium primaire, quoique dans des proportions différentes.

DICKSON a répété ses expériences de diploïdisation avec une espèce tétrapolaire *Cropinmacrorhizus*. Ici, qu'il s'agisse d'une confrontation compatible ou incompatible, le mycélium primaire est toujours diploïdisé. Mais les deux types de diploïdisation décrits par BULLER, progressif et régulier pour les confrontations compatibles, irrégulier et tacheté pour les incompatibles, se trouvent ici aussi bien dans les unes que dans les autres.

La technique employée est la même que pour *C. sphærosporus*: marquer les noyaux avec des gènes qui permet-

tent de les suivre, des gènes que l'auteur croit responsables du type morphologique et du rythme de croissance de ses haplontes. Quoique les spores de ces deux espèces germent très bien, DICKSON n'a pas procédé à l'analyse de tétrades, ce qui aurait facilité énormément l'étude du mécanisme de l'hérédité des caractères en question. De sorte que les mêmes objections, présentées à propos de *C. sphaerosporus*, reviennent ici à notre esprit. On est peut-être en présence de caractères héréditaires, mais les recherches de l'auteur ne permettent aucune conclusion sur le mécanisme de la transmission de ces caractères.

DICKSON arrive ici à des conclusions pareilles à celles qu'il a présentées à propos de *C. sphaerosporus*.

Dans une confrontation compatible ($aB/aB + Ab$) il y aurait sur le mycélium diploïdisé, deux types de dicaryons; les uns ($aB + Ab$) seraient venus du mycélium secondaire, les autres se formeraient par association d'un noyau du mycélium primaire aB avec un autre (Ab) originaire du mycélium secondaire. Donc deux types de basides sur chaque carpophore obtenu ($aB + Ab$ et $aB + Ab$), avec les mêmes facteurs de sexualité (Aa, Bb), mais différents pour ce qui est des facteurs responsables du type morphologique et du rythme de croissance.

Pour les confrontations incompatibles ($Ab/AB + ab$) DICKSON admet que, dans les carpophores développés sur le mycélium diploïdisé, il y a aussi deux types de basides; les unes, apogamiques, auraient reçu leur seul noyau Ab du mycélium primaire; les autres, sexuées, posséderaient des dicaryons ($AB + ab$) venus directement du mycélium secondaire.

Dans un cas comme dans l'autre une analyse de tétrades aurait permis à l'auteur, avec la plus grande simplicité, de vérifier ses hypothèses.

e) Recherches de NOBLE

NOBLE (37) étudie le Phénomène de BULLER chez *Thyphula Trifolii*, espèce hétérothalle dont la polarité n'a pas pu être établie. Les mycéliums primaires sont diploïdisés par des mycéliums secondaires. L'étude cytologique de ces

diploïdisations a amené l'auteur à la conclusion que ce sont les dicaryons du mycélium secondaire qui envahissent les hyphes du mycélium primaire et s'y multiplient, tandis que les noyaux haploïdes de celui-ci, dégénèrent. Les dessins qui accompagnent le travail ne nous ont pas convaincus: Après l'anastomose entre les hyphes des deux mycéliums il est pratiquement impossible de reconnaître quels sont les noyaux venus du mycélium secondaire et ceux qui se trouvaient déjà dans le mycélium primaire. L'examen de nos propres préparations nous avait depuis longtemps convaincu que le problème ne peut pas être résolu par des méthodes exclusivement cytologiques.

f) Recherches de BROWN

En dehors des Hyménomycètes, BROWN (32) a fait sur les Rouilles une curieuse observation. Des cultures monospermes de sporidies de *Puccinia Helianthi* Schw. sur des feuilles de *Helianthus annuus* engendrent des infections haploïdes avec des pycnides. Si à côté d'une pustule haploïde on ensemence une urédospore, on voit apparaître des aecidiosores, sur la pustule haploïde, à partir du point de contact avec le mycélium dicaryotique produit par l'urédospore; petit à petit toute la surface de la pustule haploïde se couvrira d'aecidiosores. Il s'agirait ici d'un phénomène semblable à celui de BULLER; le mycélium primaire d'une espèce hétérothalle de *Puccinia* pourrait être diploïdisé, non seulement par un autre mycélium primaire complémentaire, comme l'avait déjà démontré CRAIGIE, mais aussi par un mycélium à dicaryons de la même espèce. Et, quoique l'observation n'ait pas été démontrée ni cytologiquement, ni génétiquement, l'interprétation de l'auteur nous paraît acceptable.

g) Recherches de DODGE et SEAVER

D'autre part DODGE et SEAVER (38) ont réussi à mettre en évidence un phénomène analogue, cette fois-ci chez les Ascomycètes. *Neurospora tetrasperma* produit deux types de mycéliums monospermes; les uns se conduisent comme homothalles et proviennent de spores normales, ayant reçu

chacune deux noyaux avec différents facteurs de stérilité ($A + a$); ils correspondent aux mycéliums secondaires des Hyménomycètes; les autres sont hétérothalles, proviennent de petites spores à un seul noyau (A ou a) et correspondent à nos mycéliums primaires. DODGE et SEAVER ont démontré qu'il est possible de provoquer le développement de fructifications sur un mycélium unisexué (a , p. ex.) par confrontation avec un mycélium bisexué ($A + a$). Et, ayant marqué les deux types de noyaux du mycélium bisexué (A et a), ainsi que ceux du mycélium unisexué (a), avec des gènes différents (1) (Ii, Dd), les auteurs arrivent à prouver que c'est un noyau (A), originaire du mycélium bisexué, qui a traversé les hyphes du mycélium unisexué (a), pour former avec les noyaux de celui-ci de nouvelles paires ($A + a$), point de départ des périthèces développés.

Il s'agirait ici d'une confrontation compatible ($a/A + a$), où, en employant la terminologie en usage pour les Hyménomycètes, un mycélium primaire aurait été diploïdisé par un mycélium secondaire, par appariement de noyaux du mycélium primaire (a) avec d'autres noyaux compatibles (A) issus du mycélium secondaire. Les deux auteurs américains, sans avoir connaissance de notre travail (QUINTANILHA, 37), publié quelques mois plus tôt, ont ainsi apporté à nos conclusions une confirmation d'un intérêt d'autant plus grand qu'elle a été obtenue avec les mêmes méthodes sur un matériel tout à fait différent.

RECHERCHES PERSONNELLES

Considérons séparément le problème des deux types de confrontations.

Dans le cas d'une confrontation compatible ($AB/AB + ab$) le mycélium primaire (AB) est diploïdisé et produit dans sa descendance les quatre groupes (AB , ab , Ab , aB). Nous avons déjà exposé l'interprétation de ce phénomène

(1) (I), lethal dominant, provoque l'avortement de l'asque avec durcissement de la paroi; (d), lethal, récessif, provoque, à l'état homozygote, l'avortement cytologique de l'asque accompagné de déliquescence.

donnée par BULLER lui-même : les nouveaux dicaryons seraient formés par association de noyaux (AB) du mycélium primaire avec d'autres noyaux (ab) originaires du mycélium secondaire ; ces derniers proviendraient de divisions non conjuguées d'un noyau (ab), appartenant à un dicaryon (AB+ab), en présence des noyaux (AB) du mycélium primaire, de sorte que deux dicaryons en résulteraient $AB/AB + ab \rightarrow AB/AB + ab + ab \rightarrow (AB + ab)$, (AB+ab). Mais l'hypothèse de BULLER n'est pas la seule explication possible du phénomène. Les noyaux (AB) du mycélium primaire peuvent ne pas intervenir dans la formation des nouveaux dicaryons ; ceux-ci seraient alors les dicaryons du mycélium secondaire (AB+ab) qui auraient envahi les hyphes du mycélium primaire pour s'y multiplier. Ce serait l'hypothèse de RAWITSCHER appliquée au cas des confrontations compatibles.

Ou alors, comme le prétend DICKSON, sur le mycélium primaire diploïdisé il y aurait deux types de dicaryons $\boxed{AB}/AB + ab \rightarrow (\boxed{AB} + ab)$, (AB+ab), les uns issus du mycélium secondaire, les autres formés, à la manière de BULLER, avec intervention des noyaux \boxed{AB} du mycélium primaire.

Finalement, si l'on arrive à démontrer que des noyaux (ab), issus du mycélium secondaire, passent dans le primaire pour y former avec les noyaux (AB) de celui-ci, de nouveaux dicaryons, est-on forcé d'admettre que ces noyaux (ab) proviennent, soit de la dissociation d'un dicaryon, soit d'une division non conjuguée ? DICKSON a prévu une autre explication qui laisserait intacte la notion de l'unité cytologique des dicaryons. D'après lui, il pourrait très bien arriver que ces noyaux (ab) soient tout simplement des éléments isolés, non appariés, restés «vieux garçons» par manque de partenaires, au sein du mycélium secondaire, si celui-ci était formé au dépens d'un mycélium primaire (ab), diploïdisé par migration d'un nombre insuffisant de noyaux (AB), venus d'un autre mycélium primaire.

Nous nous sommes proposé de trouver expérimentalement la solution du problème.

Comme matériel nous avons utilisé notre *Coprinus*

fimetarius Fr. qu'une dizaine d'années de recherches nous permettaient de connaître assez bien. Cette espèce présente des avantages considérables pour les études de génétique. Toutes les spores germent et conservent très longtemps leur pouvoir germinatif; un développement très rapide, (d'où une nouvelle génération tous les 10 à 15 jours); une grande facilité d'isolement des tétrades, produites en nombre pratiquement infini, à chaque génération; et, finalement, l'existence de gènes, en série allélomorphe — les facteurs de stérilité des différentes races géographiques — dont la disjonction se fait avec une rigueur mathématique.

Des centaines de tétrades étudiées nous ont montré qu'il était possible de marquer les noyaux avec ces facteurs de stérilité et de les suivre partout au moyen de leurs réactions de compatibilité avec les tests.

a) *Les confrontations compatibles*

Il s'agit premièrement de savoir si le noyau du mycélium primaire (AB), dans une confrontation compatible (AB/AB + ab), intervient ou non dans la formation des nouveaux dicaryons.

Comme nous nous servons des facteurs de stérilité eux-mêmes pour marquer les noyaux, il est évidemment nécessaire de pouvoir disposer d'une série allélomorphe (A, a, A₁, a₁, B, b, B₁, b₁,) appartenant à des races géographiques interfertiles; autrement le problème serait insoluble.

Deux cas peuvent se présenter:

Ou bien le noyau du mycélium primaire est compatible avec un noyau du mycélium secondaire et incompatible avec l'autre, soit par communauté d'un seul facteur (ab/A₁B₁ + aB), soit par communauté des deux facteurs (ab/A₁B₁ + ab);

Ou bien le noyau du mycélium primaire est simultanément compatible avec les deux noyaux du mycélium primaire (ab/A₁B₁ + AB).

Dans le premier cas c'est toujours un noyau compatible du mycélium secondaire qui passe dans le mycélium

primaire pour former, avec les noyaux de celui-ci, de nouveaux dicaryons.

Exemple :

$$A_1 b_1 / Ab + A_1 B_1 = A_1 b_1, Ab, A_1 b, A B_1.$$

Quatre tétrades ont été analysées, par croisement avec les huit tests. Nous reproduisons, comme exemple, le protocole du croisement d'une tétrade (Tab. I).

			aB	Ab	ab	AB	a ₁ b ₁			
			1	2	3	4	5	6	7	8
A ₁ b	1	a	+	-	-	+	+	-	+	-
A ₁ b ₁		b	+	+	+	+	-	-	+	-
Ab ₁		c	+	-	+	-	-	+	+	-
Ab		d	+	-	-	-	+	+	+	+

Tableau I.— Les quatre mycéliums monospermes (a, b, c, d), de la tétrade n.^o 1, ont été croisés avec les 8 tests. Les quatre réactions positives avec le test 7 montrent l'absence du facteur (B₁); donc, dans la confrontation compatible (A₁b₁/Ab + A₁B₁), les nouveaux dicaryons se sont formés par association du noyau (Ab) du mycélium secondaire avec les noyaux (A₁b₁) du mycélium primaire.

Dans la descendance aucune trace du facteur (B₁); le noyau qui le possédait (A₁B₁) n'est donc pas intervenu dans la formation des nouveaux dicaryons, engendrés par association d'un noyau (A₁b₁) avec un autre (Ab).

Dans le deuxième cas, si le noyau du mycélium primaire est simultanément compatible avec les deux noyaux du mycélium secondaire, les nouveaux dicaryons se forment par association d'un noyau du mycélium primaire avec un des deux noyaux du mycélium secondaire.

Exemple :

$$ab/A_1 B_1 + AB = A_1 B_1, ab, A_1 b, aB_1.$$

Vingt huit tétrades complètes ont été analysées par croisement avec les huit tests, outre un grand nombre de

tétrades incomplètes et de spores isolées. Aucune trace, dans la descendance, des facteurs (A) et (B). Le noyau (AB) n'est pas intervenu dans la formation des nouveaux dicaryons; ceux-ci sont le produit de l'association d'un noyau (ab) du mycélium primaire, avec un autre noyau ($A_1 B_1$) du mycélium secondaire. Toutes les basides ont la même constitution génétique ($A_1 a, B_1 b$).

Nous avons étudié, jusqu'à présent, 37 confrontations compatibles, dont 3 ont été négatives, c'est à dire, dont le mycélium primaire n'a pas été diploïdisé. Le succès de l'opération dépend de la vigueur du mycélium primaire employé; plus celui-ci est vigoureux plus vite se fait la diploïdisation. Dans les 34 autres cas le résultat a été positif et d'accord avec la loi énoncée ci-dessus, à une exception près.

C'est le cas de la confrontation compatible $a_1 b_1 / a_1 B_1 + ab$.

Les noyaux du mycélium primaire ($a_1 b_1$) sont incompatibles avec ($a_1 B_1$), par communauté de (a_1), mais compatibles avec (ab). On devait s'attendre à une diploïdisation par association d'un noyau ($a_1 b_1$), du mycélium primaire, avec un autre (ab), du mycélium secondaire. Or l'analyse de six tétrades complètes, par croisement avec les huit tests, nous a révélé l'absence du facteur (b_1) (cf. Tab. II).

Donc les noyaux ($a_1 b_1$) du mycélium primaire ne sont pas intervenus dans la formation des nouveaux dicaryons, malgré leur compatibilité avec les noyaux (ab) du mycélium secondaire. La diploïdisation a été ici la conséquence d'une migration de dicaryons du mycélium secondaire à travers les hyphes du mycélium primaire, dont les noyaux ont probablement dégénéré.

$$a_1 b_1 / a_1 B_1 + ab = a_1 B_1 + ab.$$

C'est la seule exception trouvée, dans trente quatre confrontations compatibles positives étudiées. Elle prouve, quand même, que l'hypothèse de RAWITSCHER, énoncée pour l'explication des confrontations incompatibles, se réalise,

quoique très rarement et, pour le moment, rien que dans le cas des confrontations compatibles.

Nous pouvons donc affirmer :

Que, dans le cas d'une confrontation compatible, les nouveaux dicaryons se forment normalement par associa-

			aB	A b	ab	AB	a ₁ b ₁			
			1	2	3	4	5	6	7	8
a ₁ b	1	a	+	—	—	+	—	+	—	+
ab		b	—	—	—	+	+	+	+	+
aB ₁		c	—	+	—	+	+	—	—	+
a ₁ B ₁		d	+	+	+	+	—	—	—	+

Tableau II. — Les quatre mycéliums monospermes (a, b, c, d), de la tétrade n° 1, ont été croisés avec les 8 tests. Les quatre réactions positives avec le test 8 révèlent l'absence du facteur (b₁); donc, dans la confrontation compatible (a₁b₁/a₁B₁ + ab), les noyaux (a₁b₁) du mycélium primaire ne sont pas intervenus dans la formation des nouveaux dicaryons; exceptionnellement la diploïdisation a été ici la conséquence d'une migration de dicaryons du mycélium secondaire (a₁B₁ + ab) à travers les hyphes du mycélium primaire.

tion de noyaux du mycélium primaire avec d'autres noyaux compatibles issus du mycélium secondaire;

Que la diploïdisation peut aussi résulter, quoique très rarement, de la migration des dicaryons du mycélium secondaire à travers les hyphes du mycélium primaire, sans que les noyaux de celui-ci interviennent dans la formation des basides;

Que, finalement, les fructifications obtenues sur le mycélium diploïdisé sont toujours homogènes; c'est à dire, que contrairement à ce que prétendait DICKSON (cf. p. 435 et suivantes), nous n'avons jamais rencontré, sur le même mycélium primaire diploïdisé, ou sur les fructifications qui en résultent, simultanément les deux types de dicaryons possibles, ceux du mycélium secondaire et ceux qui se for-

meraient avec intervention des noyaux du mycélium primaire.

1) Origine des noyaux diploïdisants

Une fois démontré que, normalement, c'est le mycélium secondaire qui fournit les noyaux qui vont s'associer à ceux du mycélium primaire, pour la formation des nouveaux dicaryons, il s'agit de savoir si ces noyaux proviennent d'un dicaryon du mycélium secondaire (cf. p. 439) ou d'éléments nucléaires non appariés de celui-ci.

Supposons que le croisement de deux mycéliums primaires ($A_1 B_1$) et (AB) se fasse sur gélose, en boîte de Petri, de la façon indiquée dans la Figure 2. Un ou deux

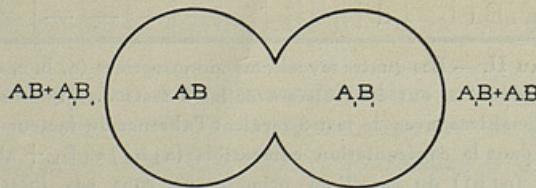


Fig. 2 — Dans le croisement $(AB \times A_1 B_1)$, on obtient, à l'extrême gauche, un mycélium secondaire $(AB + A_1 B_1)$, avec des noyaux $(A_1 B_1)$ dans les hyphes de (AB) ; et, à l'extrême droite, le mycélium réciproque $(A_1 B_1 + AB)$, avec des noyaux (AB) dans les hyphes de $(A_1 B_1)$.

jours après le contact nous aurons dans toute la périphérie des deux mycéliums, devenus secondaires, des dicaryons et des anses; chacun des deux mycéliums primaires a été diploïdisé par un ou plusieurs noyaux venus de son partenaire, de sorte que, à l'extrême gauche de la figure, nous aurons un mycélium secondaire $(AB + A_1 B_1)$, avec des noyaux $(A_1 B_1)$ dans les hyphes de (AB) ; tandis qu'à l'extrême droite on trouvera la *combinaison réciproque* $(A_1 B_1 + AB)$, c'est à dire, des noyaux (AB) dans les hyphes de $(A_1 B_1)$.

Si dans un mycélium secondaire il y a des noyaux non appariés, par manque de partenaires en nombre suffisant, ces noyaux, dans le mycélium $(AB + A_1 B_1)$, pris à

l'extrême gauche de la Figure 2, doivent appartenir au groupe (AB); tandis que dans la combinaison réciproque $A_1 B_1 + AB$ ils seront du groupe ($A_1 B_1$). L'existence de noyaux non appariés presuppose une migration, ou une multiplication, insuffisantes des noyaux qui viennent du mycélium diploïdisant pour former des dicaryons avec tous les noyaux du mycélium diploïdisé.

Si maintenant, dans la confrontation $(ab/A_1 B_1 + AB)$, la diploïdisation de (ab) est obtenue aux dépens d'un noyau provenant du dicaryon $(A_1 B_1 + AB)$, ce noyau peut être aussi bien ($A_1 B_1$) que (AB), puisqu'ils sont tous les deux compatibles avec (ab); si, au contraire, la diploïdisation se fait grâce à des noyaux non appariés, venus du mycélium secondaire, alors les deux confrontations réciproques $(ab/A_1 B_1 + AB)$ et $ab/AB + A_1 B_1$, doivent donner, régulièrement, des résultats différents. Dans la première confrontation les noyaux en excès seraient ($A_1 B_1$) et on pourrait représenter le phénomène de diploïdisation par la formule :

$$ab/[(A_1 B_1 + AB) + A_1 B_1] = ab + A_1 B_1.$$

Tandis que dans la confrontation réciproque on aurait:

$$ab/[(AB + A_1 B_1) + AB] = ab + AB$$

L'analyse génétique de fructifications obtenues sur les mycéliums diploïdisés de confrontations réciproques permettrait aisément de vérifier si ce sont vraiment des noyaux non appariés du mycélium secondaire qui interviennent dans la diploïdisation.

Pour résoudre le problème nous avons réalisé les 20 confrontations compatibles réciproques mentionnées dans le Tableau III. Les mycéliums secondaires diploïdisants ont été obtenus d'après les méthodes exposées ci-dessus. Après diploïdisation du mycélium primaire nous avons repiqué et laissé fructifier le mycélium secondaire obtenu, et nous avons analysé quatre tétrades de chaque carpophore. Toutes les tétrades ont montré une ségrégation mendélienne parfaitement régulière des facteurs de stérilité et l'analyse génétique nous a permis, dans chaque cas, de déterminer,

avec toute certitude, le noyau du mycélium secondaire qui était passé dans le mycélium primaire pour réaliser la diploïdisation.

Dans une seule confrontation ($ab/AB + A_1B_1$), le mycélium primaire, mal développé et assez faible, n'a pas été diploïdisé.

Confrontations réciproques réalisées		Mycéliums secondaires obtenus	
A b / a ₁ b ₁ + A ₁ B ₁	A b / A ₁ B ₁ + a ₁ b ₁	A b + a ₁ b ₁	A b + a ₁ b ₁
A B / a ₁ b ₁ + A ₁ B ₁	A B / A ₁ B ₁ + a ₁ b ₁	AB + a ₁ b ₁	AB + a ₁ b ₁
a B / a ₁ b ₁ + A ₁ B ₁	a B / A ₁ B ₁ + a ₁ b ₁	aB + a ₁ b ₁	a B + a ₁ b ₁
a B / a ₁ B ₁ + A ₁ b ₁	a B / A ₁ b ₁ + a ₁ B ₁	a B + a ₁ B ₁	a B + a ₁ B ₁
A b / a ₁ B ₁ + A ₁ b ₁	A b / A ₁ b ₁ + a ₁ B ₁	A b + a ₁ B ₁	A b + a ₁ B ₁
A B / a ₁ B ₁ + A ₁ b ₁	A B / A ₁ b ₁ + a ₁ B ₁	AB + a ₁ B ₁	A B + a ₁ B ₁
{ A B / a b + A ₁ B ₁	A B / A ₁ B ₁ + ab	AB + A ₁ B ₁	A B + A ₁ B ₁
a ₁ b ₁ / a b + A ₁ B ₁	a ₁ b ₁ / A ₁ B ₁ + ab	a ₁ b ₁ + a b	a ₁ b ₁ + ab
{ a ₁ b ₁ / A B + A ₁ B ₁	a ₁ b ₁ / A ₁ B ₁ + A B	a ₁ b ₁ + A B	a ₁ b ₁ + A B
a b / A B + A ₁ B ₁	a b / A ₁ B ₁ + A B	—————	a b + A ₁ B ₁

Tableau III. — De 20 confrontations réciproques compatibles essayées, 19 ont été diploïdisées. L'analyse génétique de la descendance de chaque confrontation a mis en évidence, pour chaque cas, la nature des dicaryons obtenus.

L'examen du Tableau III nous permet de constater immédiatement que, dans chaque groupe de deux confrontations réciproques, c'est toujours le même noyau du mycélium secondaire qui procède à la diploïdisation du mycélium primaire. L'hypothèse d'après laquelle ces noyaux seraient des éléments non appariés du mycélium secondaire doit donc être rejetée. L'analyse génétique des confrontations réciproques montre, au contraire, que les noyaux des mycéliums secondaires qui, dans les confrontations compatibles, procèdent à la diploïdisation des mycéliums primaires, proviennent bien d'un dicaryon.

Ce résultat est en accord avec ce que nous savions déjà de la cytologie des mycéliums secondaires de notre

Coprin. La diploïdisation se fait aux dépens des cellules terminales des hyphes du mycélium secondaire, dans des régions où l'on ne trouve, régulièrement, que deux noyaux seulement par cellule. L'hypothèse d'une diploïdisation par des noyaux non appariés nous apparaissait ainsi, au premier abord, très improbable. L'étude génétique du phénomène a montré qu'elle était dénuée de tout fondement.

Ce qui est impossible à résoudre par des méthodes génétiques c'est de savoir comment se conduit le dicaryon du mycélium diploïdisant en face des noyaux du mycélium primaire; s'il y a dissociation pure et simple, ou division non conjuguée du noyau qui passera dans le mycélium primaire. Mais un raisonnement simple nous permet de conclure que, si la dissociation des dicaryons est théoriquement possible, elle doit être assez rare dans le phénomène de diploïdisation. Celle-ci se fait, dans nos expériences, de proche en proche et très rapidement, sur des mycéliums primaires d'une surface assez grande (plus de 5 cm. de diam.). Le nombre des nouveaux dicaryons ainsi formés, dans un délai très court, est énorme, ce qui implique une multiplication très rapide des noyaux venant du mycélium secondaire. Or la dissociation des dicaryons ne produit pas une augmentation du nombre des noyaux diploïdisants et la diploïdisation ne peut logiquement s'expliquer que par des divisions successives non conjuguées.

2) *La sélection nucléaire et le mécanisme de la diploïdisation*

L'examen du Tableau III, ainsi que les résultats d'autres confrontations compatibles, nous montre que, même si les noyaux du mycélium primaire sont simultanément compatibles avec les deux types de noyaux du mycélium secondaire, la diploïdisation ne se fait pas au hasard par un quelconque de ces deux types de noyaux. Malgré l'absence de facteurs communs de stérilité, les noyaux du mycélium primaire, mis en présence des dicaryons du mycélium secondaire, exercent un choix et attirent à eux un des deux types de noyaux, toujours le même pour chaque type de confrontation.

Supposons la confrontation compatible $AB/ab + A_1B_1$ (cf. Tab. III). Les noyaux (AB) et (ab) appartiennent à la même race géographique, tandis que (A_1B_1) appartiennent à une race différente. Puisqu'il n'y a pas de facteurs communs de stérilité entre les noyaux du mycélium primaire et ceux du mycélium secondaire, on devait s'attendre à une diploïdisation opérée tantôt par (ab), tantôt par (A_1B_1). L'expérience montre que la diploïdisation se fera *toujours* au dépens des noyaux (A_1B_1).

Si dans le dicaryon du mycélium diploïdisant il y a un noyau d'une race géographique différente et un autre de la même race que celle des noyaux du mycélium primaire, ceux-ci choisiront, pour s'apparier, les noyaux de la race étrangère, malgré la compatibilité générale entre les trois types de noyaux.

Si les deux noyaux du dicaryon du mycélium secondaire appartiennent, tous les deux, à une race géographique différente de celle des noyaux du mycélium primaire (p. ex., $Ab/a_1b_1 + A_1B_1$), ceux-ci choisiront encore un des deux types de noyaux, toujours le même pour les quatre tests d'une race (p. ex., AB , ab , aB , Ab) confrontés avec les mêmes dicaryons ($a_1b_1 + A_1B_1$, p. ex.) d'une race étrangère.

Ces deux lois s'observent avec une telle régularité qu'il est possible de prévoir ce qui va se passer dans une confrontation non encore réalisée. Elles sont d'ailleurs confirmées par d'autres observations.

BULLER avait remarqué le premier que, dans les confrontations compatibles, la diploïdisation du mycélium primaire était tout à fait régulière, les anses faisant leur apparition de proche en proche, à partir du point de contact des deux mycéliums, et qu'elle s'opérait assez vite; tandis que dans les confrontations incompatibles la diploïdisation était, non seulement plus lente, mais aussi, très irrégulière; le mycélium primaire présentait, au commencement de la diploïdisation, un aspect tacheté, des petites touffes de mycélium secondaire, isolées les unes des autres, se détachant sur la surface du mycélium encore dépourvu d'anses (cf. Fig. 3 et 4).

Nos observations confirment celles de BULLER.

Quelle est la cause de cette différence dans le mécanisme de la diploïdisation ?

Au moment où les deux mycéliums, primaire et secondaire, entrent en contact, des anastomoses, de plus en

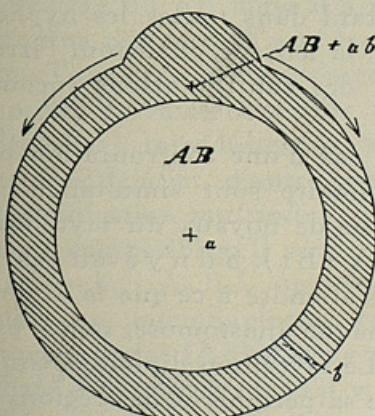


Fig. 3

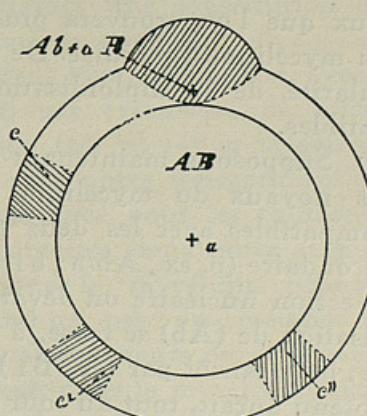


Fig. 4

Fig. 3.—Dans une confrontation compatible le mycélium primaire (AB) est diploïdisé d'une façon régulière et progressive, à partir de la ligne de contact avec le mycélium secondaire (AB + ab). A la fin de la diploïdisation on obtient un cercle central (a), dépourvu d'anses, mais dicaryotique, enveloppé d'un anneau continu de mycélium secondaire (b).

Fig. 4.—Dans une confrontation incompatible le mycélium primaire (AB) a été diploïdisé de façon irrégulière. De petites taches de mycélium secondaire (c, c', c'') ont fait leur apparition en des points de la périphérie éloignés les uns des autres et, souvent même, éloignés aussi de la ligne de contact avec le mycélium diploïdisant (Ab + aB).

plus nombreuses, se forment entre les extrémités des filaments des deux mycéliums. S'il s'agit d'une confrontation compatible, chaque fois qu'un noyau haploïde du mycélium primaire se trouvera en face d'un dicaryon du mycélium secondaire, il y aura une diploïdisation; donc, autant de *diploïdisations locales* que d'anastomoses. De là, la rapidité de propagation et la régularité du phénomène. Dans les confrontations incompatibles, au contraire, la diploïdisa-

tion, impliquant des phénomènes cytologiques de réalisation très difficile et, par conséquent, très rares, ne doit, si elle réussit, se passer qu'une seule fois, dans une seule anastomose. Un seul noyau, venu du mycélium secondaire, doit former, par association avec un noyau du mycélium primaire, un premier dicaryon, point de départ de tous ceux que l'on trouvera plus tard dans toutes les hyphes du mycélium diploïdisé. De là, la lenteur, et surtout l'irrégularité, de la diploïdisation des confrontations incompatibles.

Supposons maintenant le cas d'une confrontation où les noyaux du mycélium primaire sont simultanément compatibles avec les deux types de noyaux du mycélium secondaire (p. ex., $Ab/a_1 b_1 + A_1 B_1$). S'il n'y avait pas de sélection nucléaire on devait s'attendre à ce que la diploïdisation de (Ab) se fasse, à chaque anastomose, tantôt par ($a_1 b_1$), tantôt par ($A_1 B_1$). Le mycélium diploïdisé ainsi obtenu aurait, tout au tour de sa périphérie, des régions à dicaryons ($Ab + a_1 b_1$) alternant avec d'autres de constitution ($Ab + A_1 B_1$).

Or, l'expérience montre que le mycélium ainsi diploïdisé a une constitution génétique *absolument homogène*, en ce qui concerne les facteurs de stérilité. Repiqué à partir d'un point quelconque de la périphérie, ou même de la région centrale, pourtant dépourvue d'anses, le mycélium devenu secondaire engendre toujours des carpophores dont l'analyse génétique révèle l'existence des mêmes facteurs de stérilité (p. ex., $Ab/a_1 b_1 + A_1 B_1 = Ab + a_1 b_1$).

Si les noyaux — soit ceux du mycélium primaire, soit ceux du mycélium secondaire qui opèrent la diploïdisation — sont, en partie, porteurs d'autres facteurs mendéliens, par exemple des gènes récessifs subléthaux, déterminant des phénomènes de nanisme à la phase haploïde, il arrive que le mycélium diploïdisé soit hétérogène vis-à-vis de ces facteurs subléthaux. Cette hétérogénéité est facilement mise en évidence par l'analyse de tétrades de carpophores obtenus à partir d'inoculums pris dans des régions différentes du mycélium diploïdisé; les carpophores de la région A donneront, p. ex., des tétrades à mycéliums normaux,

tandis que ceux de la région B produiront, régulièrement, des tétrades à deux nains et deux normaux.

C'est à dire que le mycélium qui vient d'être diploïdisé peut ne pas être homogène par rapport à certains facteurs mendéliens; être, p. ex., une chimère constituée par l'association de deux mycéliums secondaires, ($Ab + a_1 b_1 N$) et ($Ab + a_1 b_1 n$); mais il a toujours une constitution homogène par rapport aux facteurs de stérilité.

Tous ces résultats s'accordent bien, d'une part, avec la notion de mictohaploïdie (et, par extension, de *mictodiploïdie*) introduite par KNIEP (28, p. 14) et si souvent vérifiée déjà, et, d'autre part, avec notre conception d'une diploïdisation multiple et simultanée, pour les confrontations compatibles. Il suffit d'admettre, dans notre exemple ($Ab/a_1 b_1 + A_1 B_1$), ou bien que le mycélium primaire était un mictohaplonte, constitué par un mélange de noyaux *sains* (AbN) et de noyaux porteurs du gène subléthal (Abn), ou bien qu'il y avait dans le mycélium secondaire deux types de dicaryons ($a_1 b_1 N + A_1 B_1$ et $a_1 b_1 n + A_1 B_1$), et que le nanisme a été ainsi introduit, avec les noyaux ($a_1 b_1 n$), au moment de la diploïdisation.

Des expériences que nous venons de décrire découlent des conséquences théoriques importantes.

Dans un mycélium qui vient d'être diploïdisé (cf. Fig. 3) il y a une zone périphérique annulaire pourvue d'anses, entourant une grande zone centrale qui conserve les caractères des mycéliums primaires — absence de boucles, présence d'oïdies. Malgré ces caractères ce mycélium possède partout des dicaryons, puisque, repiqué, il produira régulièrement un mycélium secondaire génétiquement identique à celui de la zone périphérique. La marche des noyaux diploïdisants doit donc se faire à travers la zone centrale, où des dicaryons prennent naissance, et y restent, par appariement de noyaux du mycélium primaire avec d'autres venus du mycélium secondaire. Le mycélium de la zone centrale est donc un vrai mycélium secondaire, malgré l'absence de boucles et la présence de nombreuses oïdies.

D'autre part l'homogénéité du mycélium diploïdisé, par rapport aux facteurs de stérilité, malgré les anasto-

moses multiples entre mycélium primaire et secondaire et la possibilité de multiples diploïdisations locales, confirme notre conclusion d'une sélection nucléaire.

3) *Les facteurs d'incompatibilité et leurs rapports avec les facteurs de sexualité et de stérilité*

Nos recherches nous amènent ainsi à une modification des conceptions de KNIEP. Une fois que l'analyse génétique de l'hétérothallie bipolaire et tétrapolaire l'a conduit à l'hypothèse de l'existence de facteurs mendéliens, responsables des phénomènes de compatibilité et d'incompatibilité, ces facteurs ne jouaient, pour KNIEP, qu'un rôle négatif. La présence d'un facteur commun sur deux mycéliums différents provoquait, entre les noyaux de l'un et de l'autre, une sorte de répulsion, qui se traduisait, dans les croisements, par une réaction négative (absence de boucles, de dicaryons et de carpophores «diploïdes»). Nous voyons maintenant que, d'un côté, l'intensité de cette répulsion est variable dans de très larges limites; et que, d'autre part, tout se passe comme si des facteurs différents, mais allélomorphes, exerçaient, les uns sur les autres, une attraction, dont l'intensité serait variable pour les différentes combinaisons.

Le Tableau IV, organisé avec les résultats de notre Tableau III (cf. p. 448 et 455), mais disposés d'une autre façon, nous montre, à gauche, les confrontations réciproques réalisées, au centre, les résultats obtenus et, à droite, les différences d'intensité d'attraction, entre les différentes combinaisons de facteurs de la série allélomorphe (Aa , $A_1 a_1$), qui expliqueraient les résultats de nos diploïdisations. En outre, de ces 19 confrontations réciproques, nous avons analysé, jusqu'à présent, 15 autres confrontations compatibles non réciproques; les résultats obtenus se sont toujours montré rigoureusement d'accord avec les inégalités d'attraction déduites du Tableau IV.

Pour ce qui est de la série (Bb , $B_1 b_1$) il faut admettre ou bien que des facteurs différents de cette série n'exercent pas d'attraction les uns sur les autres, ce qui nous paraît peu probable, ou plutôt que l'attraction entre deux facteurs

différents de la série (Bb) est toujours plus faible que celle qui exercent, les uns sur les autres, les facteurs de la série (Aa). Tout se passerait ainsi comme si les facteurs de la série (Bb) ne jouaient aucun rôle dans la sélection nucléaire; hypothèse d'autant plus vraisemblable que nous

$A B / a_1 b_1 + A_1 B_1$	$A B / A_1 B_1 + a_1 b_1$	$A B + a_1 b_1 \} \quad \overline{A a_1} > \overline{A A_1}$
$A B / a_1 B_1 + A_1 b_1$	$A B / A_1 b_1 + a_1 B_1$	$A B + a_1 B_1 \} \quad \overline{A a_1} > \overline{A A_1}$
$A b / a_1 b_1 + A_1 B_1$	$A b / A_1 B_1 + a_1 b_1$	$A b + a_1 b_1 \} \quad \overline{A a_1} > \overline{A A_1}$
$A b / a_1 B_1 + A_1 b_1$	$A b / A_1 b_1 + a_1 B_1$	$A b + a_1 B_1 \} \quad \overline{A a_1} > \overline{A A_1}$
$a B / a_1 b_1 + A_1 B_1$	$a B / A_1 B_1 + a_1 b_1$	$a B + a_1 b_1 \} \quad \overline{a a_1} > \overline{a A_1}$
$a B / a_1 B_1 + A_1 b_1$	$a B / A_1 b_1 + a_1 B_1$	$a B + a_1 B_1 \} \quad \overline{a a_1} > \overline{a A_1}$
$A B / a b + A_1 B_1$	$A B / A_1 B_1 + a b$	$A B + A_1 B_1 \quad \overline{A A_1} > \overline{A a}$
$\underline{a_1 b_1 / a b + A_1 B_1}$	$a b / A_1 B_1 + A B$	$a b + A_1 B_1 \quad \overline{a A_1} > \overline{A a}$
$a_1 b_1 / A B + A_1 B_1$	$a_1 b_1 / A_1 B_1 + a b$	$a_1 b_1 + a b \quad \overline{a a_1} > \overline{a_1 A_1}$
	$a_1 b_1 / A_1 B_1 + A B$	$a_1 b_1 + A B \quad \overline{a_1 A} > \overline{a_1 A_1}$

a	—	A	—	A_1	—	a_1
10	20			40	50	

Tableau IV. — Dans les deux premières colonnes, à gauche, les confrontations réciproques réalisées; au centre, la constitution génétique des dicaryons obtenus; à droite, les rapports des intensités d'attraction entre les facteurs de la série (Aa) qui expliqueraient les sélections nucléaires; en bas, les valences relatives hypothétiques des facteurs de cette série.

savons déjà que la répulsion entre noyaux ayant un facteur commun est, elle aussi, toujours plus forte pour les facteurs de la série (Aa) que pour ceux de la série (Bb).

On est ainsi amené à une notion de *valence relative* des facteurs d'incompatibilité. Si nous attribuons des valeurs numériques arbitraires aux différents membres de la série (Aa), mais d'accord avec les inégalités des intensités d'attraction déjà établies (cf. Tab. IV), soit par exemple,

—	a	—	A	—	A_1	—	a_1
10	20			40	50		

on pourrait s'imaginer que l'attraction entre deux noyaux, ne possédant aucun facteur commun, est d'autant plus

forte que la différence de valence entre leurs facteurs de la série (Aa) est plus grande. Ainsi, par exemple, si l'attraction entre (A—a₁) est plus forte qu'entre (A—A₁) c'est parce que entre (A) et (a₁) il y aurait une différence de valence de 50-20=30 tandis qu'entre (A) et (A₁) cette différence ne serait que de 40-20=20; et ainsi de suite pour tous les autres cas.

Involontairement on est amené à rapprocher les résultats de ces recherches, et les conceptions théoriques qui s'en dégagent, des idées de GOLDSCHMIDT sur l'équilibre des facteurs de sexualité chez *Lymantria dispar* et, plus encore, des idées de HARTMANN sur la sexualité relative; d'autant plus que les recherches de MOEWUS sont venues apporter, à *posteriori*, une confirmation aux spéculations théoriques de son maître.

On serait ainsi facilement porté à voir dans les résultats de nos recherches de puissants arguments en faveur de l'homologie entre les facteurs d'incompatibilité des Hyménomycètes et les facteurs de sexualité des Algues à détermination haplogénotypique du sexe.

Si, d'accord avec les dernières idées de HARTMANN, les facteurs (Aa) doivent être considérés comme des facteurs de sexualité, tandis que les facteurs (Bb) ne seraient que des facteurs de stérilité, on pourrait facilement comprendre que ces deux paires jouent des rôles différents, et que la sélection nucléaire puisse être expliquée par une différence de valence des facteurs de la série (Aa), tandis que les facteurs de la série (Bb) ne joueraient dans ce phénomène qu'un rôle subordonné, en supposant qu'ils en jouent un.

Nous avons déjà largement discuté ce problème (cf. QUINTANILHA 33 et 35). Aujourd'hui, malgré l'apparence de raison que nos recherches elles-mêmes apportent à la thèse de HARTMANN, nous restons persuadés qu'il n'y a pas lieu d'établir une telle distinction quant à la nature des deux paires de facteurs d'incompatibilité chez les Hyménomycètes tétrapolaires. Des études génétiques récentes sur la sexualité des Ascomycètes [DODGE (32), DRAYTON (32), ZICKLER (34), AMES (34) et d'autres] ont montré que, chez plusieurs Ascomycètes hétérothalles, les facteurs mendé-

liens responsables de l'hétérothallie n'ont rien à voir avec le mécanisme de la détermination du sexe, puisque des mycéliums haploïdes, homocaryotiques et monoïques, sont porteurs de facteurs mendéliens d'incompatibilité.

Chez *Pleurage anserina*, p. ex., les spores sont normalement binucléées et produisent, dans des cultures monospermes, des mycéliums porteurs d'organes mâles (microconidies) et femelles (ascogones), autofertiles. L'espèce se conduit comme homothalle. Or, il arrive parfois des irrégularités dans la formation des spores, de sorte que, dans quelques asques, au lieu de quatre grandes spores binucléées, on trouve, p. ex., trois grandes et deux plus petites, les premières à deux noyaux, les dernières à un seul noyau. Ces spores uninucléées engendrent, elles aussi, dans des cultures monospermes, des mycéliums monoïques, porteurs d'organes mâles et femelles. La seule différence entre les deux types de mycéliums monospermes c'est que ceux qui proviennent de spores binucléées sont autofertiles tandis que les autres, développés à partir de spores uninucléées, sont autostériles, mais interfertiles dans certaines combinaisons. L'étude génétique du phénomène a montré qu'une paire de facteurs mendéliens (*Aa*) est responsable de ces phénomènes d'incompatibilité. Il serait absurde, à notre avis, de considérer ces facteurs comme des facteurs de sexualité, puisqu'ils n'ont aucune influence sur le développement des organes sexuels. Les phénomènes de parastérilité génotypique qu'ils provoquent et le monoïcisme des mycéliums qui les possèdent obligent, au contraire, à les considérer comme des facteurs de stérilité.

D'autre part il nous paraît également impossible de ne pas rapprocher l'hétérothallie bipolaire des Ascomycètes de celle des Basidiomycètes. Le phénomène est essentiellement le même, seulement, chez les Basidiomycètes, les organes sexuels ont complètement disparu et la fécondation est devenue somatogamique. Les facteurs mendéliens qui déterminent l'un et l'autre de ces deux types d'hétérothallie doivent être, à notre avis, nécessairement considérés comme homologues.

La même homologie devient évidente entre les facteurs

mendéliens responsables de l'hétérothallie dans les formes bipolaires et tétrapolaires d'Hyménomycètes. Admettre, avec BAUCH et HARTMANN, que chez les Basidiomycètes tétrapolaires il y a deux catégories différentes de facteurs d'incompatibilité, les uns (Aa) qui seraient des facteurs de sexualité, tandis que les autres (Bb) ne seraient que des facteurs de stérilité, nous amènerait nécessairement à l'une de ces deux conclusions également inadmissibles: ou bien que dans les formes bipolaires de Basidiomycètes et d'Ascomycètes les facteurs responsables de l'hétérothallie sont, eux aussi, des facteurs de sexualité; ou bien que dans le même groupe, dans le même genre, le même phénomène d'incompatibilité peut être provoqué tantôt par des facteurs de sexualité, tantôt par des facteurs de stérilité (1).

L'hypothèse d'après laquelle les formes hétérothalles d'Ascomycètes et de Basidiomycètes seraient haplomonoïques nous paraît beaucoup plus logique et plus d'accord à la fois avec ce que nous savons de la génétique et des rapports phylogénétiques entre les différents groupes de champignons. L'introduction, par mutation, de facteurs de stérilité, aurait provoqué, chez ces formes là, des phénomènes d'hétérothallie, tantôt bipolaire, tantôt tétrapolaire. Le phénomène sexuel, accompagné de différenciation d'organes sexuels (Ascomycètes) ou par simple somatogamie (Basidiomycètes), se réaliserait en deux étapes; dans la première des noyaux d'origine différente formeraient des dicaryons; dans la deuxième les deux noyaux du dicaryon fusionneraient, soit dans l'asque soit dans la baside. C'est la présence ou l'absence de facteurs communs de parastérilité qui commande les phénomènes d'incompatibilité entre mycéliums.

Si ce sont ces facteurs de stérilité, eux mêmes, qui

(1) Au Congrès International de Génétique (Edinburgh, Août 1939) nous avons eu l'occasion de parler longuement sur ce sujet avec le Prof. HARTMANN. Aujourd'hui il est, lui aussi, d'avis que les facteurs d'incompatibilité des Hyménomycètes, qu'ils soient bipolaires ou tétrapolaires, n'ont rien à voir avec la sexualité et doivent être considérés comme des facteurs de stérilité. (Note ajoutée en cours d'impression).

jouent un double rôle, de répulsion entre facteurs communs et d'attraction entre facteurs différents, ou s'il y a d'autres gènes, étroitement accouplés aux facteurs de stérilité, responsables de ces phénomènes d'attraction, nous ne saurions le dire pour le moment. Tout se passe comme si les facteurs de stérilité étaient simultanément responsables de l'attraction et de la répulsion entre noyaux.

b) *Les confrontations incompatibles*

Dans une confrontation incompatible ($AB/Ab + aB$, p. ex.) les noyaux du mycélium primaire (AB) ont un facteur commun avec chacun des deux types de noyaux du mycélium secondaire ($Ab + aB$). Malgré cette incompatibilité il y a souvent diploïdisation du mycélium primaire sous l'influence du mycélium secondaire.

Que se passe-t-il?

Récapitulons les différentes hypothèses qui peuvent expliquer le phénomène.

a) Pour RAWITSCHER, CHOW et NOBLE, les noyaux du mycélium primaire n'interviennent ni dans la formation des nouveaux dicaryons, ni dans les fructifications qui se développent sur le mycélium diploïdisé (que nous appellerons, par commodité, *fructifications incompatibles*). Les dicaryons qui fusionnent dans les basides seraient ceux du mycélium diploïdisant ($Ab + aB$).

b) Pour DICKSON il y aurait, dans les fructifications incompatibles, deux types de basides, les unes apogames, avec des noyaux non appariés (AB), du mycélium primaire, les autres binucléées, avec les dicaryons ($Ab + aB$) du mycélium diploïdisant.

c) Pour QUINTANILHA les nouveaux dicaryons se formeraient par association de noyaux du mycélium primaire (AB) avec des noyaux compatibles (ab), venus du mycélium secondaire, noyaux qui n'existaient pas, en tant que noyaux, dans ce mycélium.

d) Finalement il faudrait encore considérer l'hypothèse de la formation des nouveaux dicaryons par une copulation illégitime, entre les noyaux du mycélium pri-

maire (AB) et un des deux types de noyaux incompatibles (Ab ou aB) du mycélium secondaire.

La vérification expérimentale de l'hypothèse de DICKSON était très facile. Il suffisait, en effet, d'analyser un nombre assez grand de tétrades d'une fructification incompatible. S'il y avait des basides apogames on devait nécessairement trouver des tétrades monocrates, c'est à dire, avec quatre spores du même groupe.

D'une fructification incompatible obtenue par confrontation de (AB) avec (Ab + aB) nous avons analysé quarante et une tétrades. Pas une seule n'était monocrate. Il y avait 19 tétrades tétracrates (type $Z = AB, ab, aB, Ab$) et 22 dicrates (9 du type $X = 2 ab, 2 AB$ et 13 du type $Y = 2 aB, 2 Ab$).

Les noyaux du mycélium primaire, s'ils interviennent dans la formation des fructifications incompatibles, n'engendrent pas, en tous cas, des basides apogames. Toutes les basides sont binucléées et toutes possèdent les deux paires de facteurs de stérilité (Aa, Bb). L'hypothèse de DICKSON doit donc être écartée; d'autant plus que, dans toutes les autres fructifications incompatibles analysées, nous n'avons jamais trouvé de tétrades monocrates.

Ces résultats étaient faciles à prévoir. D'une part, l'étude cytologique des mycéliums diploïdisés avait montré qu'ils étaient des mycéliums secondaires normaux, c'est à dire, dont les cellules étaient pourvues exclusivement de dicaryons, sans noyaux non appariés. Et d'autre part les arguments de DICKSON en faveur de sa thèse ne nous avaient pas convaincu.

En effet, DICKSON avait construit son hypothèse sur deux ordres d'observations: La distribution, dans la descendance de ses confrontations incompatibles, de certains types morphologiques et rythmes de croissance des mycéliums primaires, dont seraient responsables des gènes avec lesquels il aurait marqué, à la fois, les noyaux du mycélium primaire et ceux des dicaryons du mycélium diploïdisant; et d'autre part, le pourcentage, dans la descendance de ces fructifications incompatibles, de mycéliums des quatre groupes de compatibilité.

Nous avons déjà vu plus haut (cf. p. 437) qu'une analyse rigoureuse des résultats de DICKSON ne permet même pas d'affirmer que le type morphologique et le rythme de croissance de ses mycéliums soient des caractères héréditaires. S'ils sont héréditaires, ce qui est bien possible, l'auteur n'a réussi à mettre en évidence ni le nombre de facteurs qui en seraient responsables ni leurs rapports d'association. Et pourtant la connaissance préalable de ce mécanisme d'hérédité serait indispensable pour pouvoir tirer des observations des conclusions sûres.

Quant au pourcentage des quatre groupes de compatibilité, l'argument n'est pas plus solide. Dans une confrontation incompatible ($Ab/AB + ab$) DICKSON vérifie que, sur 15 mycéliums primaires analysés dans la descendance, 7 appartiennent au groupe (Ab) et 8 aux trois autres groupes (5 AB , 2 aB , 1 ab). Dans une autre ($aB/AB + ab$), sur 12 mycéliums de la descendance, 7 appartiennent au groupe (aB) et 5 aux trois autres groupes (3 Ab , 1 ab , 1 AB). L'auteur conclut de ces deux observations que, si le groupe auquel appartenaient les noyaux du mycélium primaire est toujours le mieux représenté dans la descendance, c'est que ces noyaux ont donné lieu à des basides apogames, dont les quatre spores appartiendraient nécessairement au même groupe de compatibilité. Mais le nombre de mycéliums analysés est tellement réduit (15 dans un cas et 12 dans l'autre), que les résultats ne peuvent pas avoir de valeur statistique. Du reste l'analyse de tétrades a prouvé qu'il n'y a pas de basides apogames dans la descendance des confrontations incompatibles.

L'analyse génétique de cette première confrontation incompatible a montré, d'autre part, que dans la descendance on retrouve les mêmes quatre groupes de compatibilité. Elle confirme ainsi les résultats de BULLER et CHOW (cf. p. 427 et 434), obtenus sans analyses de tétrades. On pourrait ainsi être porté à croire que l'hypothèse d'une copulation illégitime, comme explication des confrontations incompatibles, devrait être écartée définitivement.

En effet, si dans la confrontation ($AB/Ab + aB$) il avait eu une copulation illégitime les nouveaux dicaryons

du mycélium diploïdisé se seraient formés par association de (AB) soit avec (Ab) soit avec (aB). Dans un cas comme dans l'autre il ne pourrait y avoir dans la descendance que deux groupes d'incompatibilité, (AB) et (Ab) dans le premier cas, (AB) et (aB) dans le deuxième.

Nous verrons pourtant plus loin qu'il peut arriver qu'une confrontation incompatible soit la conséquence d'une copulation illégitime, quoiqu'il s'agisse de cas exceptionnels et très rares.

La vérification expérimentale de l'hypothèse de RAWITSCHER est beaucoup plus difficile. Si l'on travaille exclusivement avec les facteurs de compatibilité comme caractères héréditaires, soit d'une seule, soit de différentes races géographiques, l'étude de la descendance d'une confrontation incompatible ne nous permet pas de vérifier la constitution des deux noyaux des dicaryons du mycélium diploïdisé.

Supposons qu'il s'agisse de la confrontation (AB/Ab + aB). Que les nouveaux dicaryons soient, comme le prétend RAWITSCHER, ceux du mycélium diploïdisant (Ab + aB), ou qu'ils soient formés par association de (AB) avec un noyau (ab) originaire du mycélium secondaire, comme le prétend QUINTANILHA, le résultat, dans la descendance, serait toujours le même, puisque, dans un cas comme dans l'autre, tous les noyaux diploïdes des basides auraient la même constitution génétique (Aa, Bb). Dans une confrontation incompatible il ne peut avoir plus de quatre facteurs différents d'incompatibilité, puisque les deux du mycélium primaire sont communs avec un de chaqu'un des deux noyaux des dicaryons du mycélium secondaire.

Le problème ne peut donc être résolu que si l'on arrive à séparer les deux noyaux des nouveaux dicaryons avant leur caryogamie basidiale.

Deux méthodes nous étaient offertes pour opérer cette dissociation: la méthode microchirurgicale de HARDER, ou la confrontation du mycélium diploïdisé avec des mycéliums primaires, de constitution connue, et compatibles seulement avec un des deux types de noyaux des nouveaux dicaryons. Nous avons choisi cette dernière méthode, de

réalisation beaucoup plus facile que celle de HARDER, et de résultats aussi sûrs.

Supposons qu'il s'agisse de la confrontation incompatible ($AB/Ab+aB$). À la suite de la diploïdisation on

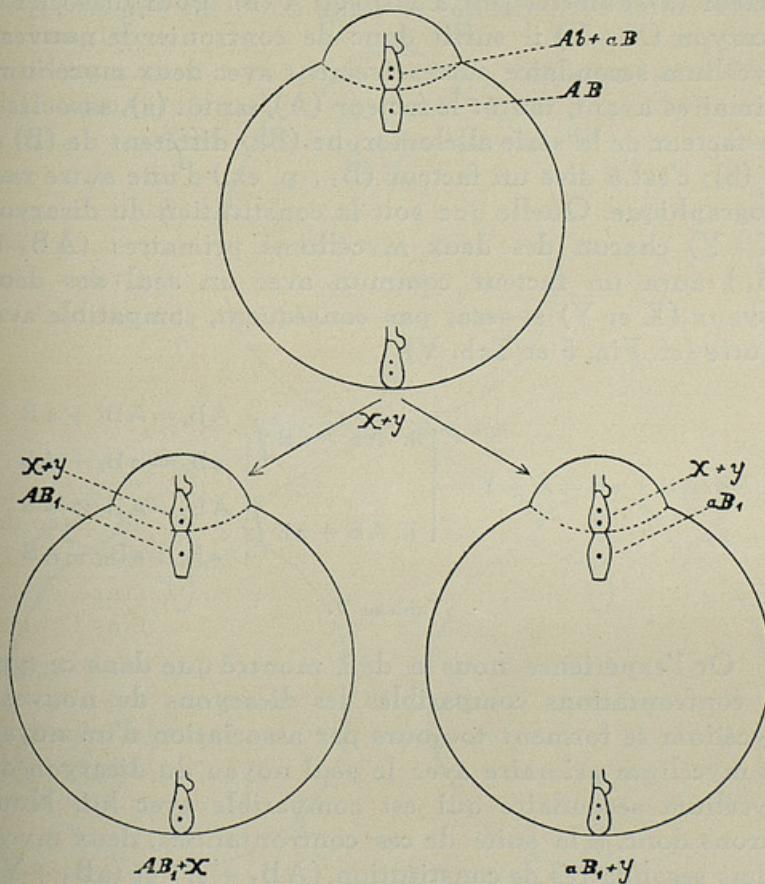


Fig. 5. — Dans une confrontation incompatible ($AB/Ab+aB$) on obtient, après la diploïdisation du mycélium primaire (AB), de nouveaux dicaryons ($X+Y$), dont les noyaux possèdent nécessairement l'un le facteur (a), l'autre le facteur (A). Des confrontations compatibles du mycélium secondaire obtenu ($X+Y$) successivement avec deux mycéliums primaires (AB_1) et (aB_1), permettent aisément de séparer les noyaux (X) et (Y) et de réaliser les nouvelles combinaisons (AB_1+X) et (aB_1+Y). L'analyse génétique de fructifications de ces deux mycéliums nous donne immédiatement la constitution de (X) et (Y).

obtiendra un nouveau mycélium secondaire dont les dicaryons ($X + Y$) ne peuvent avoir qu'une des deux constitutions: ($Ab + aB$) ou ($AB + ab$). Des deux noyaux du dicaryon ($X + Y$) l'un aura le facteur (A) et l'autre le facteur (a), associés soit à (B) soit à (b). Pour dissocier le dicaryon ($X + Y$) il suffit donc de confronter le nouveau mycélium secondaire successivement avec deux mycéliums primaires ayant, tantôt le facteur (A), tantôt (a), associés à un facteur de la série alléломorphe (Bb) différent de (B) et de (b); c'est à dire un facteur (B_1 , p. ex.) d'une autre race géographique. Quelle que soit la constitution du dicaryon ($X + Y$) chacun des deux mycéliums primaires (AB_1 et aB_1) aura un facteur commun avec un seul des deux noyaux (X et Y) et sera, par conséquent, compatible avec l'autre (cf. Fig. 5 et Tab. V).

$$AB/Ab + aB = X + Y = \begin{cases} I. Ab + aB & \left| \begin{array}{l} AB_1 = AB_1 + aB \\ aB_1 = aB_1 + Ab \end{array} \right. \\ II. AB + ab & \left| \begin{array}{l} AB_1 = AB_1 + ab \\ aB_1 = aB_1 + AB \end{array} \right. \end{cases}$$

Tableau V.

Or l'expérience nous a déjà montré que dans ce type de confrontations compatibles les dicaryons du nouveau mycélium se forment toujours par association d'un noyau du mycélium primaire avec le seul noyau du dicaryon du mycélium secondaire qui est compatible avec lui. Nous aurons donc, à la suite de ces confrontations, deux mycéliums secondaires de constitution ($AB_1 + X$) et ($aB_1 + Y$). Pour connaître (X) et (Y) il suffira maintenant de faire fructifier ces deux mycéliums et d'en analyser la descendance. La constitution génétique de celle-ci nous permettra de déduire les facteurs présents dans le noyau diploïde de la baside; et comme nous connaissons d'avance, dans chaque cas, un des noyaux qui ont fusionnés dans la baside (AB_1 ou aB_1), la constitution de l'autre (X ou Y) deviendra évidente.

Voyons quelques exemples:

1^{er} cas.— Par confrontation de (Ab) avec ($AB_1 + A_1 b$) nous avons obtenu un nouveau mycélium secondaire ($X + Y$). La diploïdisation a été très lente et très localisée. Les premières anses, sur le mycélium primaire, n'ont été observées que six jours après le contact avec le mycélium

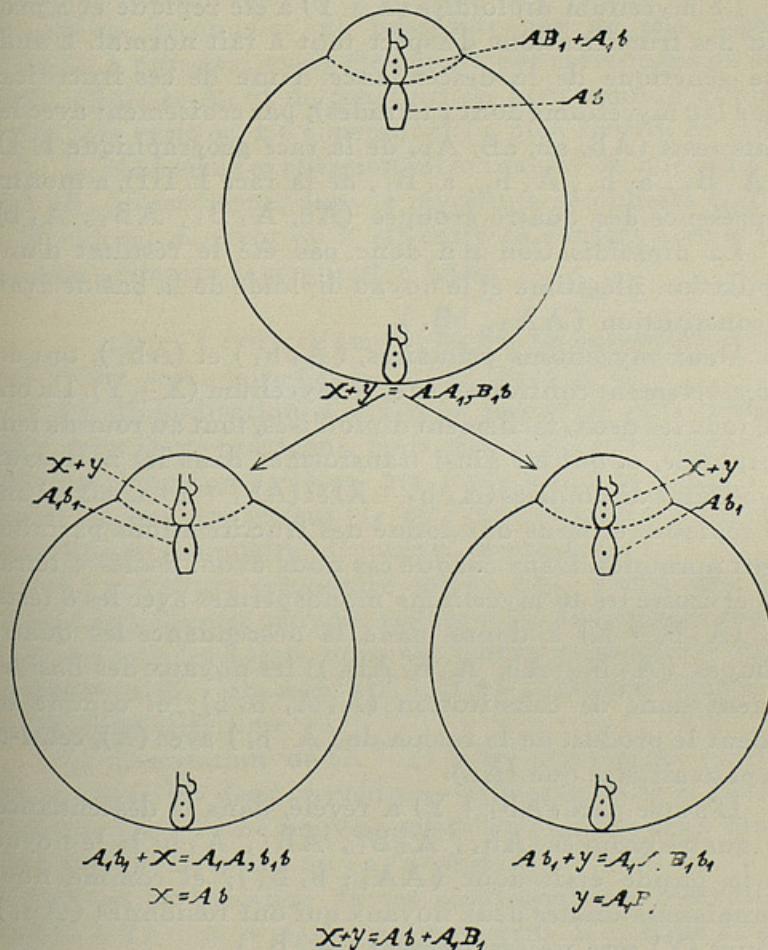


Fig. 6. — Dans la confrontation incompatible ($Ab/AB_1 + A_1 b$) le mycélium primaire (Ab) a été diploïdisé et de nouveaux dicaryons ($X + Y$) se sont formés. La séparation des noyaux (X) et (Y) a été opérée par confrontation avec les deux mycéliums primaires ($A_1 b_1$) et (Ab_1). L'analyse génétique de carpophores développés sur les nouveaux mycéliums secondaires ($A_1 b_1 + X$) et ($Ab_1 + Y$) a permis d'identifier X (= Ab) et Y (= $A_1 B_1$).

diploïdisant, sous forme d'une toute petite touffe de mycélium secondaire à 2,5 cm. de la région de contact des deux mycéliums. Partout ailleurs le mycélium primaire s'est maintenu, jusqu'à la fin de l'expérience (9 jours encore), dépourvu de boucles.

Le mycélium diploïdisé ($X + Y$) a été repiqué et a produit des fructifications d'aspect tout à fait normal. L'analyse génétique de la descendance d'une de ces fructifications (10 mycéliums dont 2 tétrades), par croisement avec les huits tests (AB , ab , aB , Ab , de la race géographique E II, et $A_1 B_1$, $a_1 b_1$, $A_1 b_1$, $a_1 B_1$, de la race E III), a montré la présence des quatre groupes (Ab , $A_1 B_1$, AB_1 , $A_1 b$).

La diploïdisation n'a donc pas été le résultat d'une copulation illégitime et le noyau diploïde de la baside avait la constitution (AA_1 , bB_1).

Deux mycéliums primaires, ($A_1 b_1$) et (Ab_1), ont été successivement confrontés avec le mycélium ($X + Y$). Ils ont été, tous les deux, facilement diploïdisés, tout au tour de leur périphérie, et ont été ainsi transformés dans les nouveaux mycéliums diploïdisés ($A_1 b_1 + X$) et ($Ab_1 + Y$). Ceux-ci ont été repiqués et nous ont donné des fructifications parfaitement normales. Dans chaque cas nous avons isolés 4 tétrades et croisé les 16 mycéliums monospermes avec les 8 tests.

($A_1 b_1 + X$) a donné dans la descendance les quatre groupes ($A_1 b_1$, Ab , $A_1 b$, AB_1); les noyaux des basides étaient donc de constitution ($A_1 A$, $b_1 b$); et comme ils étaient le produit de la fusion de ($A_1 b_1$) avec (X), celui-ci ne pouvait être que (Ab).

D'autre part ($Ab_1 + Y$) a révélé, dans la descendance, les quatre groupes (Ab_1 , $A_1 B_1$, AB_1 , $A_1 b_1$); le noyau de la baside était donc (AA_1 ; $b_1 B_1$); et comme nous connaissons un des deux noyaux qui ont fusionnés (Ab_1), l'autre (Y) sera nécessairement ($A_1 B_1$).

Schématiquement:

$$Ab / AB_1 + A_1 b = X + Y$$

$$X + Y = Ab, AB_1, A_1 B_1, A_1 b$$

$$A_1 b_1 / X + Y = A_1 b_1 + Ab \quad | \quad X = Ab$$

$$Ab_1 / X + Y = Ab_1 + A_1 B_1 \quad | \quad Y = A_1 B_1$$

Les dicaryons du mycélium diploïdisé ($X + Y$) étaient donc constitués par association de (Ab) avec ($A_1 B_1$). Le premier (Ab) est certainement un noyau du mycélium primaire confronté; le deuxième ($A_1 B_1$) ne peut être venu que du mycélium secondaire qui a provoqué la diploïdisation. Or nous étions sûrs que, avant la confrontation, ce mycélium secondaire ne possédait pas de tels noyaux ($A_1 B_1$), puisqu'il avait été obtenu par croisement de deux tests (AB_1 et $A_1 b$) de constitution bien connue et plusieurs fois vérifiée. Et pourtant il l'a bien fourni, ce noyau ($A_1 B_1$)! La seule explication raisonnable c'est que ce noyau ($A_1 B_1$) s'est formé, dans le mycélium secondaire ($AB_1 + A_1 b$), au moment où il est entré en contact avec le mycélium primaire incompatible (Ab).

2.^e cas. — Le mycélium ($a_1 B_1$) a été confronté avec le mycélium secondaire ($a_1 b + aB_1$) (cf. Fig. 7).

La diploïdisation a été plus rapide et plus régulière que dans le cas précédent, mais plus lente que dans les diploïdisations compatibles. Six jours après le contact, il y avait encore un secteur de 40° , diamétralement opposé à l'inoculum secondaire, dépourvu de boucles.

Le mycélium secondaire obtenu ($X + Y$) fructifie normalement. Quatre tétrades isolées d'un des carpophores, et croisées avec les 8 tests, nous révèlent la présence des quatre groupes ($a_1 B_1$, ab , $a_1 b$, aB_1). Il ne s'agit donc pas d'une copulation illégitime.

La dissociation de ($X + Y$) a été essayée par confrontation avec les deux mycéliums primaires (ab) et ($a_1 b_1$), puisque ($X + Y$) ne pouvait avoir qu'une des deux constitutions: ($a_1 B_1 + ab$) ou ($a_1 b + aB_1$).

Dans la première de ces confrontations compatibles ($aB/X + Y$) tout se passa normalement. L'analyse de cinq tétrades d'un carpophage, produit par le nouveau mycélium ($aB + X$), nous montra l'existence des quatre groupes (aB , $a_1 B_1$, aB_1 , $a_1 B$). Donc

$$aB + X = aa_1, BB_1 \text{ et } X = a_1 B_1$$

C'est à dire que, dans la confrontation ($a_1 B_1 / a_1 b +$

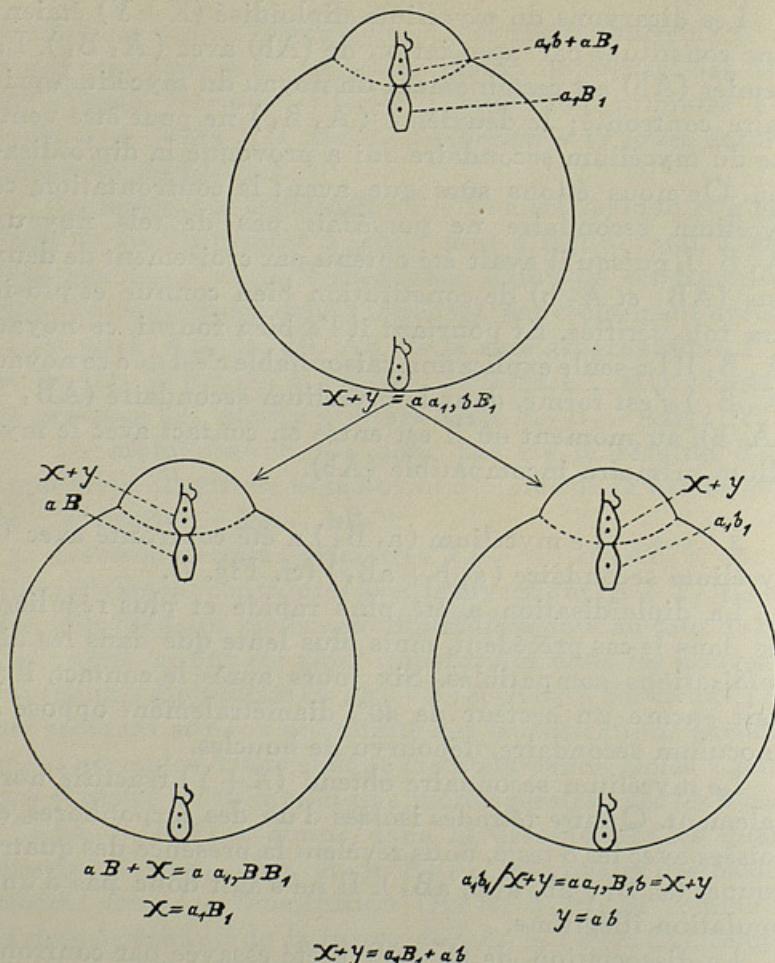


Fig. 7. — Dans la confrontation incompatible ($a_1 B_1/a_1 b + aB_1$) la diploïdisation du mycélium primaire ($a_1 B_1$) a produit les nouveaux dikaryons ($X + Y$). Le nouveau mycélium secondaire ainsi formé ($X + Y$) confronté avec (aB) l'a diploïdisé et a engendré le mycélium secondaire ($aB + X$) ; l'analyse génétique des carpophores de ce mycélium a permis d'identifier X (= $a_1 B_1$). Par contre, dans la confrontation de ($X + Y$) avec ($a_1 b_1$) le mycélium primaire n'a pas réussi à dissocier les dikaryons ($X + Y$) ; ceux-ci ont traversé le mycélium primaire ($a_1 b_1$) pour former, à sa périphérie, un nouveau mycélium secondaire. L'analyse génétique de carpophores développés sur celui-ci a montré que les noyaux ($a_1 b_1$) du mycélium primaire n'étaient pas intervenus dans la formation des nouveaux dikaryons puisque $a_1 b_1/X + Y = aa_1, B_1 b = X + Y$; donc si $X = a_1 B_1$ on peut en conclure que $Y = ab$.

+ a B₁), les noyaux (a₁ B₁) du mycélium primaire ont pris part à la formation des nouveaux dicaryons, exactement comme dans le premier cas.

Dans l'autre confrontation (a₁ b₁ / X + Y) le mycélium primaire (a₁ b₁) se développa très mal et très lentement; il s'agissait d'un vieux test, affaibli par une longue culture artificielle. La diploïdisation fut très tardive; elle ne commença que plus d'une semaine après le contact des deux mycéliums, quand nous avions déjà perdu tout espoir; et, au lieu de commencer dans la zone de contact et de se propager petit à petit à toute la périphérie, comme c'est l'habitude des confrontations compatibles, la diploïdisation s'est faite ici comme s'il s'agissait d'une confrontation incompatible. Une petite tache de mycélium secondaire a fait son apparition presque dans l'extrémité opposée au point de contact des deux mycéliums et n'a jamais dépassé un secteur de plus de 20°. Tout le restant de la périphérie, du mycélium primaire a conservé ses caractères, même dans la zone de contact avec l'inoculum secondaire.

Le nouveau mycélium diploïdisé a été repiqué et a fructifié normalement. L'analyse de six tétrades, d'un de ces carpophores, par croisement avec les huit tests, a révélé l'existence des quatre groupes (a₁ B₁, ab, a₁ b, aB₁).

C'est à dire que

$$a_1 b_1 / X + Y = aa_1, B_1 b$$

Le facteur (b₁) n'existe pas dans la descendance, d'où il faut conclure que les noyaux (a₁ b₁) du mycélium primaire n'ont pas participé à la formation des nouveaux dicaryons. Et comme d'autre part nous savions que

$$X + Y = aa_1, B_1 b \text{ et } X = a_1 B_1$$

puisque

$$aB + X = aa_1, BB_1$$

alors, nécessairement,

$$Y = ab$$

et le dicaryon

$$X + Y = a_1 B_1 + ab$$

Dans la confrontation incompatible ($a_1 B_1 / a_1 b_1 + ab$) les nouveaux dicaryons ($X + Y$) se sont formés, exactement comme dans le premier cas étudié, par association d'un noyau ($a_1 B_1$) du mycélium primaire avec un autre noyau (ab), issu du mycélium secondaire ($a_1 b_1 + ab$), mais qui n'existe pas dans ce mycélium jusqu'au moment de la confrontation.

Dans les deux confrontations compatibles, réalisées dans le but de dissocier les noyaux du dicaryon ($X + Y$), la première ($ab/X + Y$) se passe normalement; le noyau (X) de constitution ($a_1 B_1$) vient former de nouveaux dicaryons avec les noyaux (ab). Mais dans la deuxième de ces confrontations compatibles ($a_1 b_1 / X + Y$) il y a quelque chose de nouveau et de tout à fait inattendu.

En effet, puisque

$$X + Y = a_1 B_1 + ab$$

la confrontation

$$a_1 b_1 / X + Y$$

correspond à

$$a_1 b_1 / a_1 B_1 + ab$$

Les noyaux du mycélium primaire ($a_1 b_1$) étaient donc compatibles avec (ab) et incompatibles avec ($a_1 B_1$). D'après la loi établie (cf. p. 442), des noyaux (ab) du mycélium secondaire devaient passer dans le mycélium primaire pour y former des dicaryons ($a_1 b_1 + ab$). Or, l'analyse génétique du mycélium diploïdisé (six tétrades complètes) montre de façon incontestable l'absence du facteur (b_1). C'est à dire que les noyaux ($a_1 b_1$) du mycélium primaire ne sont pas intervenus dans la formation des nouveaux dicaryons et que la diploïdisation a été ici la conséquence d'une migration de dicaryons du mycélium diploïdisant ($a_1 B_1 + ab$) à travers les hyphes du mycélium primaire ($a_1 b_1$).

Cette migration de dicaryons doit trouver, dans sa marche, de grands obstacles, puisque la diploïdisation qu'elle a provoquée a été extrêmement tardive et réduite à un tout petit secteur; elle doit être, d'autre part, très rare, puisque c'est le seul exemple trouvé parmi 34 confrontations compatibles et 5 incompatibles étudiées. L'exemple prouve, en tout cas, que l'hypothèse de RAWITSCHER peut aussi se réaliser.

Le plus surprenant, c'est que cette hypothèse ne se vérifie que dans le cas d'une confrontation compatible, où la diploïdisation s'effectuant d'une manière normale

$$a_1 b_1/a_1 B_1 + ab = a_1 b_1 + ab$$

aurait été, apparemment, beaucoup plus facile. La faiblesse du mycélium primaire ($a_1 b_1$), au moment de la confrontation, est peut-être pour quelque chose dans l'explication du phénomène. Nous sommes, du reste, persuadés que l'étude d'un plus grand nombre de confrontations incompatibles nous aurait permis de vérifier l'hypothèse de RAWITSCHER aussi pour ce type de confrontations. En effet, si la migration de dicaryons est possible à travers les hyphes d'un mycélium primaire compatible, pourquoi serait elle impossible à travers un mycélium incompatible?

Résumant et schématisant nous pouvons écrire, pour le deuxième cas:

$$\begin{aligned} a_1 B_1/a_1 b + aB_1 &= X + Y \\ X + Y &= a_1 b, a_1 B_1, ab, aB_1 \\ aB/X + Y &= aB + a_1 B_1 \quad | \quad X = a_1 B_1 \\ a_1 b_1/X + Y &= a_1 B_1 + ab \quad | \quad Y = ab \end{aligned}$$

3^e cas. — Le mycélium ($A_1 b_1$) confronté avec l'inoculum secondaire ($A_1 B_1 + ab_1$) a été lentement diploïdisé, par touffes, séparées les unes des autres, comme d'habitude pour les confrontations incompatibles (cf. Fig. 8). Six jours après le contact entre les deux mycéliums presque toute la périphérie du mycélium ($A_1 b_1$) était couverte de boucles.

Donc

$$A_1 b_1 / A_1 B + ab_1 = X + Y$$

Mais le mycélium ($X + Y$) n'a jamais fructifié et ses anses, comme nous avons eu l'occasion de le vérifier plus tard, étaient toutes de fausses anses, caractéristiques des copulations illégitimes (cf. QUINTANILHA, 35).

Repiqué sur crottin, ce mycélium ($X + Y$) a perdu petit à petit ses anses jusqu'à régresser complètement à l'état primaire, au bout de deux ou trois semaines.

La dissociation des noyaux (X et Y) a été opérée par confrontation avec les deux mycéliums primaires (aB_1) et ($A_1 B_1$).

Dans les deux confrontations compatibles ($aB_1 / X + Y$ et $A_1 B_1 / X + Y$) les mycéliums primaires ont été diploïdisés d'une façon régulière et progressive, comme d'habitude, et les nouveaux mycéliums secondaires obtenus ($aB_1 + X$ et $A_1 B_1 + Y$) ont produit des carpophores normaux.

L'analyse de huit tétrades de la descendance de ($aB_1 + X$) a montré l'existence des quatre groupes (aB_1 , $A_1 b_1$, ab_1 , $A_1 B_1$).

Donc

$$aB_1 + X = aA_1, B_1 b_1 \text{ et } X = A_1 b_1$$

D'autre part l'analyse de onze tétrades de la descendance de ($A_1 B_1 \times Y$) a mis en évidence les mêmes quatre groupes (aB_1 , $A_1 b_1$, ab_1 , $A_1 B_1$). Donc

$$A_1 B_1 + Y = aA_1, B_1 b_1 \text{ et } Y = ab_1$$

Les dicaryons ($X + Y$) du mycélium diploïdisé, à la suite de la confrontation incompatible ($A_1 b_1 / A_1 B + ab_1$), se sont formés par appariement d'un noyau ($A_1 b_1$) du mycélium primaire avec un noyau incompatible (ab_1) origininaire du mycélium secondaire.

Schématiquement:

$$A_1 b_1 / A_1 B + ab_1 = X + Y;$$

$X + Y$ n'a pas fructifié et ne présente que de fausses anses;

$$\begin{aligned} aB_1 / X + Y &= aB_1 + A_1 b_1 \quad | \quad X = A_1 b_1 \\ A_1 B_1 / X + Y &= A_1 B_1 + ab_1 \quad | \quad Y = ab_1 \end{aligned}$$

Il s'agit d'une diploïdisation incompatible par copulation illégitime, entre deux noyaux possédant en commun le facteur (b_1). C'est le seul cas rencontré jusqu'à présent

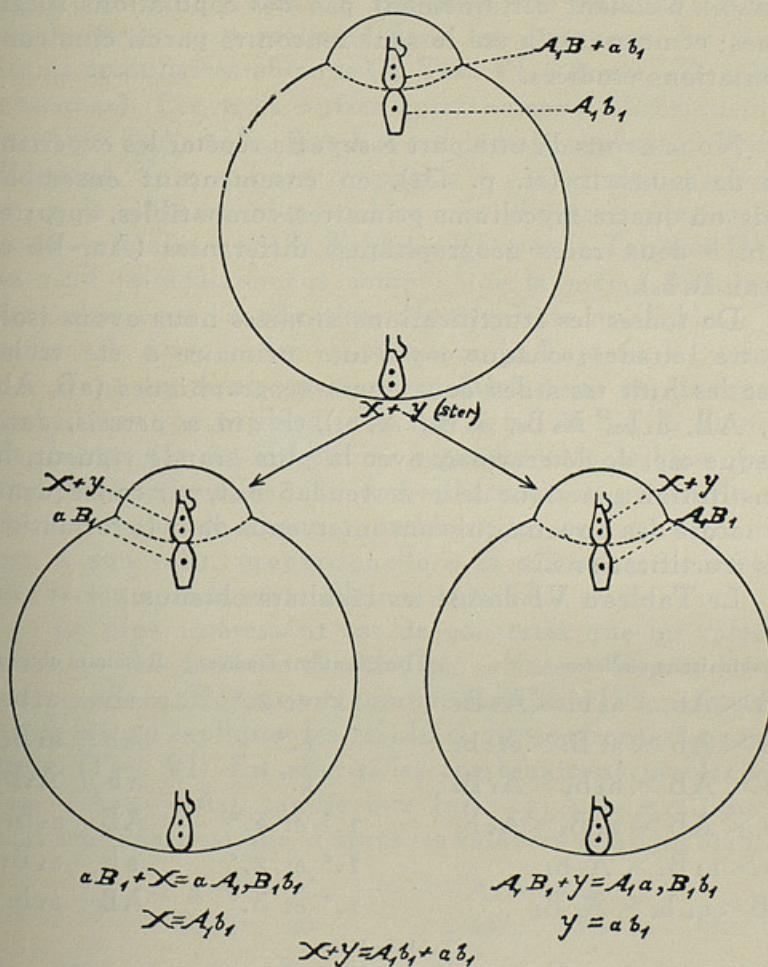


Fig. 8.—Dans la confrontation incompatible ($A_1 b_1/A_1 B + ab_1$) la diploïdisation de ($A_1 b_1$) a produit un mycélium à fausses anses ($X + Y$) qui n'a jamais fructifié. La séparation de (X) et (Y) a été opérée par confrontation avec (aB_1) et ($A_1 B_1$). L'analyse génétique de carpophores développés sur les nouveaux mycéliums secondaires ainsi formés ($aB_1 + X$) et ($A_1 B_1 + Y$) a permis d'identifier X (= $A_1 b_1$) et Y (= ab_1).

de confrontation incompatible par copulation illégitime. Il prouve, quand même, que l'hypothèse d'une copulation illégitime peut se réaliser, quoi qu'elle doive être très rare. Les confrontations incompatibles de BULLER, de CHOW et de DICKSON n'étaient certainement pas des copulations illégitimes; et notre cas a été le seul rencontré parmi cinq confrontations étudiées.

Nous avons d'autre part essayé de répéter les expériences de BRUNSWIK (cf. p. 431), en ensemençant ensemble, trois ou quatre mycéliums primaires, compatibles, appartenant à deux races géographiques différentes (Aa , Bb et A_1a_1 , B_1b_1).

De toutes les fructifications étudiées nous avons isolé quatre tétrades; chaque mycélium primaire a été croisé avec les huit tests des deux races géographiques (aB , Ab , ab , AB , a_1b_1 , A_1B_1 , a_1B_1 , A_1b_1), ce qui a permis, dans chaque cas, de déterminer, avec la plus grande rigueur, la constitution génétique de la descendance et, par conséquent, la nature des noyaux qui sont intervenus dans la formation des fructifications.

Le Tableau VI donne les résultats obtenus.

Combinaisons réalisées	Fructifications étudiées	Résultats obtenus
$aB \times Ab \times a_1b_1 \times A_1B_1$	1. ^e et 2. ^e	$aB + a_1b_1$
$aB \times Ab \times a_1B_1 \times A_1b_1$	1. ^e	$Ab + a_1B_1$
$ab \times AB \times a_1b_1 \times A_1B_1$	1. ^e	$a b + A_1B_1$
$ab \times AB \times a_1B_1 \times A_1b_1$	1. ^e et 3. ^e	$AB + a_1B_1$
$ab \times a_1B_1 \times A_1b_1$	1. ^e et 2. ^e	$ab + a_1B_1$
$AB \times a_1b_1 \times A_1B_1$	1. ^e et 3. ^e	$AB + a_1b_1$

Tableau VI.

On se rend immédiatement compte que les irrégularités observées par BRUNSWIK n'ont pas pu être vérifiées. Dans chaque combinaison réalisée les différentes fructifications étudiées ont été produites par le même mycélium secondaire; et les dicaryons de ces mycéliums secondaires ont toujours été obtenus par appariement de noyaux de mycé-

liums primaires introduits dans le ballon de culture au commencement de l'expérience.

Mais l'examen du Tableau VI nous montre, d'autre part, que des six combinaisons possibles des facteurs de la série (A), deux à deux, il n'y en a que trois (aa_1 , Aa_1 , et aA_1) qui se sont réalisées dans les dicaryons des mycéliums secondaires obtenus (cf. Tab. VI, à droite, «Résultats obtenus»). Les trois autres combinaisons, théoriquement possibles (aA , $a_1 A_1$, AA_1), n'ont jamais produit de fructifications. Tout se passe comme s'il y avait des combinaisons de noyaux plus viables que d'autres. Or, si l'on compare maintenant le Tableau VI avec le Tableau IV on se rend immédiatement compte que la même hypothèse, formulée pour l'explication des résultats du Tableau IV, permet de comprendre les résultats du Tableau VI.

Dans les confrontations multiples, p. ex. de quatre mycéliums compatibles (aB , Ab , $a_1 b_1$, $A_1 B_1$), la viabilité de chacun des six mycéliums secondaires possibles, paraît être proportionnelle à la force d'attraction mutuelle des deux noyaux de chaque combinaison; et cette attraction est, à son tour, proportionnelle à la différence de valence des facteurs de la série allélomorphe (A).

Le plus intéressant est de constater que les valences relatives des facteurs de stérilité, calculées d'après les résultats des confrontations compatibles (Tab. IV), permettent aussi bien d'expliquer les résultats des confrontations multiples (Tab. VI). En effet si les combinaisons viables sont ($aa_1 - Aa_1 - aA_1$), tandis que ($aA - a_1 A_1 - AA_1$) ne se réalisent pas, c'est que, d'après les valences relatives établies,

a	A	A_1	a_1
10	20	40	50

les différences de valence, pour les combinaisons viables, sont

$$aa_1 = 50 - 10 = 40$$

$$a_1 A = 50 - 20 = 30$$

$$A_1 a = 40 - 10 = 30$$

et pour les combinaisons non viables

$$a A = 20 - 10 = 10$$

$$a_1 A_1 = 50 - 40 = 10$$

$$A_1 A = 40 - 20 = 20$$

Donc, si les confrontations multiples n'ont pas permis de vérifier les résultats de BRUNSWIK, elles ont apporté une confirmation à notre théorie sur la fonction des facteurs de stérilité.

Qu'elles conclusions peut on tirer de nos recherches sur les confrontations incompatibles?

Chez *Coprinus fimetarius* les confrontations incompatibles réussissent beaucoup plus rarement que les confrontations compatibles. Ainsi, sur trente sept confrontations compatibles essayées, trente quatre (92 %) ont réussi; tandis que sur seize confrontations incompatibles, cinq seulement ont donné un résultat positif (31,25 %).

La diploïdisation, dans les confrontations incompatibles, peut être la conséquence d'une copulation illégitime; mais ce cas doit se réaliser très rarement.

Il n'est pas impossible que cette diploïdisation soit aussi, dans les confrontations incompatibles, le résultat d'une migration de dicaryons du mycélium secondaire à travers les hyphes du mycélium primaire, à la manière de RAWITSCHER; la démonstration que nous venons de faire de l'existence de ce type de diploïdisation pour les confrontations compatibles, rend très probable la possibilité de sa réalisation pour les confrontations incompatibles.

Mais nous avons aussi démontré que les confrontations incompatibles se réalisent normalement par association de noyaux du mycélium primaire avec d'autres noyaux, venus du mycélium secondaire et compatibles avec eux, d'après la formule générale

$$AB/Ab + aB = AB + ab$$

exactement comme nous l'avions prévu en 1933.

Cette méthode de diploïdisation, rappelons-le, était la seule qui pouvait donner simultanément une explication pour les résultats de BULLER et ceux de BRUNSWIK (cf. p. 431).

En effet, si le cas de BULLER pouvait se représenter par la formule

$$AB/Ab + aB = AB + ab$$

à celui de BRUNSWIK correspondrait cette autre, tout à fait semblable

$$A_1 B_1/AB + A_2 B_2 = A_1 B_1 + A_2 B$$

Dans les deux cas les nouveaux dicaryons se seraient formés par association de noyaux du mycélium primaire avec d'autres noyaux, venus du mycélium diploïdisant et compatibles avec eux; dans un cas comme dans l'autre ces noyaux, qui procèdent à la diploïdisation, n'existaient pas dans le mycélium secondaire qui les fournissaient, au moment de la diploïdisation; mais les deux facteurs de stérilité qui portent ces noyaux (a et b, p. ex.) étaient présents déjà dans le dicaryon du mycélium secondaire, quoique séparés, chacun sur son noyau (Ab et aB, p. ex.).

La seule différence est que dans le cas de BULLER il s'agissait d'une confrontation incompatible, tandis que BRUNSWIK aurait été en présence d'une confrontation compatible. Mais une fois que nous avons montré que les confrontations compatibles peuvent se réaliser aussi à la manière de RAWITSCHER, par migration des dicaryons du mycélium secondaire, nous ne voyons pas d'objection sérieuse à l'hypothèse d'une diploïdisation exceptionnelle d'une confrontation compatible d'après notre schéma.

En tout cas, ce qui peut être considéré comme bien établi c'est qu'un mycélium secondaire (Ab + aB) peut fournir à un mycélium primaire incompatible (AB) un noyau (ab) qu'il ne possédait pas, au moment de la confrontation, mais dont les deux facteurs y étaient déjà, localisés chacun sur un des deux types de noyaux de ses dicaryons.

1) Origine des noyaux diploïdisants

Une fois démontré expérimentalement l'existence de ce noyau (ab) il s'agit de savoir comment il a pu prendre naissance. Nous ne voyons que deux hypothèses qui puis-

sent rendre compte de l'apparition de ce nouveau noyau: ou bien par mutation (p. ex. de A en a dans un noyau Ab); ou bien par échange de chromosomes, entre les deux noyaux du dicaryon (Ab + aB), pendant une division conjuguée.

L'hypothèse d'une mutation est-elle vraisemblable?

S'il s'agit d'une mutation ce n'est pas certainement une mutation *spontanée*, mais bien une mutation expérimentale, déclenchée sous l'influence d'un agent extérieur.

Les mutations spontanées des facteurs de stérilité chez *Coprinus fimetarius* sont extrêmement rares (moins de 0,1 %) et très difficiles à mettre en évidence de façon rigoureuse. Jusqu'à présent on a considéré les très rares cas de tétrades irrégulières (p. ex., ab, ab, aB, AB, dans la descendance d'un croisement ab × AB) comme des preuves de mutations et même d'un type tout à fait particulier de mutations. BRUNSWIK (26, p. 481) et KNIEP (28, p. 420) expliquent ces tétrades par mutation de (A) en (a), ce qu'ils appellent «Mutation in sich selbst», pour indiquer que le facteur (A) aurait muté dans un alléломorphe (a) déjà présent dans un autre chromosome du noyau diploïde de la baside. Quoique des observations récentes et isolées [STADLER (30 et 36) sur le Maïs, KNAPP (37) sur le *Sphaerocarpus*, RENNER (37) sur l'*Oenothera*] paraissent apporter des appuis à la conception de BRUNSWIK et KNIEP, nous sommes persuadés que l'existence de tétrades irrégulières ne peut être considérée comme la preuve d'un phénomène de «Rückmutation» («Recovery», dans la terminologie de STADLER, ou «Konversion» dans celle de WINKLER et RENNER). Une explication plus simple, et plus d'accord avec l'extrême rareté des mutations des facteurs de stérilité, serait d'admettre, comme nous aurons l'occasion de montrer ailleurs, que ces tétrades irrégulières proviennent de basides aneuploïdes (p. ex., trisomiques simples, avec deux chromosomes a et un seul chromosome A) et, par conséquent, à réduction irrégulière.

Mais, même si l'on admet que les tétrades irrégulières sont des cas de mutations des facteurs de stérilité, ces tétrades sont tellement rares dans notre matériel (moins de

0,2 %), vis-à-vis du nombre des confrontations incompatibles réussies (plus de 30 %), qu'il est impossible d'expliquer les confrontations incompatibles par des mutations spontanées des facteurs de stérilité.

Il faudrait donc admettre que, dans une confrontation incompatible ($AB/Ab + aB$), la simple présence d'un noyau (AB) suffirait à déclencher, dans un des noyaux du dicaryon (Ab , p. ex.), une mutation d'un facteur de stérilité, au moins dans 30 % des cas; et encore, que cette mutation, pouvant théoriquement produire un quelconque des multiples allélomorphes de (A), constatés dans la nature, va retomber, comme par hasard, justement sur l'allélomorphe (a), déjà présent dans l'autre noyau du dicaryon (aB). Il s'agirait ainsi d'une mutation *provoquée et dirigée*, une mutation, disons, *sur commande et sur mesure!* Hypothèse d'autant moins vraisemblable que, pour que le noyau (ab) prenne naissance, il est indispensable que le noyau (AB) soit mis en présence d'un dicaryon ($Ab + aB$), chacun des deux mycéliums primaires (Ab) et (aB) étant toujours incapable d'opérer séparément la diploïdisation de (AB). Si le noyau (AB) était à même de déclencher dans un noyau (Ab) une mutation dirigée de (A) en (a), pourquoi la présence d'un autre noyau (aB), à côté de celui-ci, serait-elle nécessaire pour que la mutation se produise?

L'hypothèse d'une mutation exigerait donc un ensemble d'hypothèses supplémentaires tellement invraisemblables, chacune séparément, et tellement improbables, simultanément, qu'il ne semble pas que personne puisse l'envisager sérieusement.

Nous sommes ainsi amenés, par élimination, à l'hypothèse d'un échange de chromosomes pendant une division conjuguée, hypothèse que nous avions déjà exposé (QUINTANILHA, 33) avant d'avoir vérifié expérimentalement la conduite des noyaux dans les phénomènes de diploïdisation.

Dans une confrontation incompatible ($AB/Ab + aB$), au moment où les deux mycéliums s'anastomosent, des noyaux (AB) se trouvent en présence de dicaryons ($Ab + aB$); ceux-ci continuent à se diviser par des divisions conjuguées. La présence d'un noyau (AB) dans le voisinage

pourrait provoquer une irrégularité dans une division du dicaryon, avec échange entre les noyaux (Ab) et (aB) des chromosomes porteurs de (A) et (a), p. ex. Cet échange pourrait se réaliser à la fin de l'anaphase, après que les chromosomes-fils, arrivés aux pôles, aient perdus leurs attaches avec les centrosomes, mais avant que les nouvelles

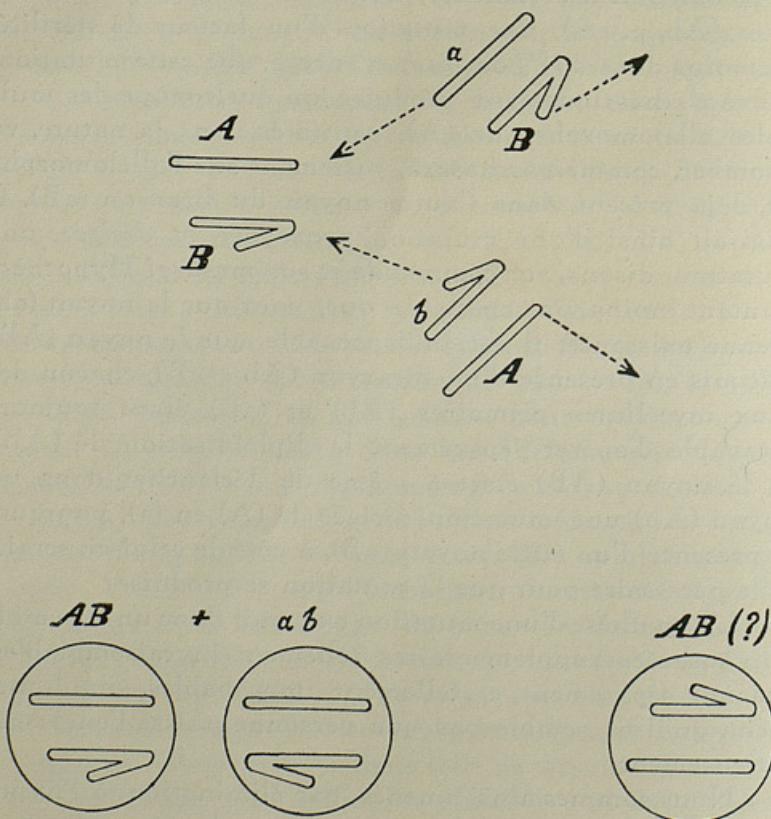


Fig. 9. — Vers la fin de l'anaphase d'une division conjuguée du dicaryon ($aB + Ab$) les deux noyaux-fils, encore dépourvus de membrane nucléaire, se trouveraient à proximité d'un noyau (AB) du mycélium primaire. Dans le noyau (aB) le chromosome (a) serait attiré par (A) du noyau primaire, tandis que (B) serait repoussé par son homonyme ; dans le noyau (Ab) le chromosome (b) serait attiré par (B), du mycélium primaire, et (A) repoussé également par le facteur du même nom du noyau primaire. Ainsi se formerait le premier dicaryon ($AB + ab$), sur le mycélium primaire (AB), dans la confrontation incompatible ($AB/aB + Ab$).

membranes nucléaires se soient reformées. À ce moment les chromosomes sont libres et les deux noyaux-fils (Ab et aB) très proches l'un de l'autre. Cet échange de chromosomes serait la conséquence, simultanément, des forces d'attraction entre des allélotomorphes différents (A et a , B et b) et des forces de répulsion entre des facteurs du même nom (A et A , B et B); les expériences que nous rapportons dans ce travail rendent très probable l'existence de ces forces.

Si, pour simplifier, on ne considère que les chromosomes porteurs de facteurs de stérilité la Fig. 9 nous donnera une représentation matérielle de notre hypothèse.

Certes, on désirerait avoir une démonstration cytologique de cette hypothèse. Malheureusement nous ne croyons pas possible qu'on y puisse réussir avec les moyens techniques actuels. Jusqu'à présent il n'a pas été possible de voir les chromosomes des Basidiomycètes que dans la division de réduction dans la baside et, ici même, avec de grandes difficultés. Ce qu'on a souvent considéré comme des chromosomes, dans les divisions végétatives des noyaux, ne sont, en réalité, que des amas de chromosomes, d'une petitesse extrême, parfois aux limites de visibilité théorique des microscopes actuels (QUINTANILHA, 35), et qui, dans les divisions végétatives, ne se séparent jamais les uns des autres.

D'autre part, l'échange de chromosomes, qui va donner lieu au nouveau noyau, doit très probablement se passer une seule fois dans chaque confrontation, dans une seule anastomose, parmi des centaines ou des milliers qui se forment, au bout de quelques heures, au contact des deux mycéliums. Vain serait donc l'espoir de trouver parmi cet inextricable enchevêtrement d'hypes, où il est souvent impossible de reconnaître les noyaux et même les hypes de chaque mycélium, une irrégularité dans une division conjuguée!

Notre hypothèse ne peut ainsi qu'être admise comme imposée par l'analyse génétique, après élimination par invraisemblance de toutes les autres.

RESUME

Chez *Coprinus fimetarius* Fr. les confrontations com-

patibles réussissent presque toujours (92 %), tandis que les confrontations incompatibles ne réussissent que beaucoup plus rarement (31,25 %). Les premières doivent être la conséquence de nombreuses diploïdisations locales, peut-être aussi nombreuses que les anastomoses entre les mycéliums confrontés; les deuxièmes seraient, au contraire, le produit d'une seule diploïdisation locale.

Dans les confrontations compatibles, les dicaryons du mycélium diploïdisé se forment par association d'un noyau du mycélium primaire avec un autre noyau venu du mycélium secondaire. Ce noyau diploïdisant appartenait à un dicaryon et a du prendre origine dans une division non conjuguée.

Si un seul des deux types de noyaux du mycélium secondaire est compatible avec les noyaux du mycélium primaire ($AB/AB + ab$), ce sera celui-là (ab) qui fournira les noyaux diploïdisants; si les deux noyaux du mycélium diploïdisant sont, tous les deux, compatibles avec les noyaux du mycélium primaire ($AB/A_1B_1 + ab$), ce sera un de ces noyaux-là, toujours le même pour chaque confrontation, qui opérera la diploïdisation. Si, dans ce dernier cas, un des noyaux du mycélium secondaire appartient à la même race géographique que ceux du mycélium primaire et l'autre à une race géographique différente, ce sera toujours ce dernier le noyau diploïdisant ($AB/A_1B_1 + ab = AB + A_1B_1$). Tout se passe comme si les noyaux du mycélium primaire choisissaient un des deux types de noyaux du mycélium secondaire pour former avec eux les nouveaux dicaryons.

Cette sélection nucléaire a pu être expliquée par l'hypothèse d'une attraction variable, pour les différentes combinaisons possibles, entre les facteurs de la série alléломorphe (Aa) de différentes races géographiques. Une notion de valence relative de ces facteurs a été introduite pour expliquer l'inégalité des forces d'attraction et de répulsion entre les différents facteurs. La théorie s'est montrée d'accord avec tous les résultats obtenus et a permis, en outre, de prévoir le résultat de confrontations non encore réalisées.

Exceptionnellement (un seul cas observé) les confrontations compatibles peuvent être la conséquence d'une migration des dicaryons du mycélium secondaire à travers les hyphes du mycélium primaire, sans que les noyaux de celui-ci prennent part à la formation du nouveau mycélium secondaire.

Mais, quel que soit le type de diploïdisation, les mycéliums secondaires obtenus à la suite de diploïdisations compatibles, ainsi que les carpophores qu'ils engendrent, ne sont jamais des *chimères*: ils ont toujours, les uns et les autres, une constitution génétique homogène vis-à-vis des facteurs de stérilité.

Dans les confrontations incompatibles ($AB/Ab + ab$) les nouveaux dicaryons se forment, normalement, par association d'un noyau du mycélium primaire (AB) avec un noyau compatible (ab), fourni par le mycélium secondaire. Comme ce noyau n'existe pas dans le mycélium secondaire, au moment de la confrontation, les différentes hypothèses, qui permettent d'expliquer son apparition soudaine, sont envisagées. Après élimination, par invraisemblance, de l'hypothèse mutationnelle, nous exposons comment ce nouveau noyau aurait pu être engendré par échange de chromosomes, pendant une division conjuguée d'un dicaryon du mycélium secondaire, en présence d'un noyau du mycélium primaire.

Exceptionnellement, les confrontations incompatibles peuvent être la conséquence d'une copulation illégitime. Dans ce cas les nouveaux dicaryons se forment par association d'un noyau du mycélium primaire avec un noyau incompatible du mycélium secondaire ($A_1 b_1/A_1 B_1 + ab_1 = A_1 b_1 + ab_1$).

Quoique nous n'ayions jamais trouvé aucun cas de diploïdisation d'une confrontation incompatible par migration des dicaryons du mycélium secondaire à travers les hyphes du mycélium primaire, nous admettons la possibilité d'un tel type de diploïdisation, à titre exceptionnel, puisque nous l'avons constaté pour les confrontations compatibles.

Dans les confrontations incompatibles, exactement comme dans les compatibles, et quel que soit le type de diploidisation intervenu, les nouveaux mycéliums secondaires obtenus, ainsi que les carpophores qu'ils produisent, ne sont jamais des chimères; ils ont toujours, les uns et les autres, vis-à-vis des facteurs de stérilité, une constitution génétique homogène.

BIBLIOGRAPHIE

- AMES, L. M., 1930. «A study of some homothallic and heterothallic Ascomycetes.» — *Mycologia*, **22**, 318-322.
- 1932. «An hermaphroditic self-sterile but cross-fertile condition in *Pleurage anserina*.» — *Bull. Torrey Bot. Club*, **59**, 341-345.
- 1934. «Hermaphroditism involving self-sterility and cross-fertility in the Ascomycete *Pleurage anserina*.» — *Mycologia*, **26**, 392-414.
- BENSAUDE, M., 1917. «Sur la sexualité chez les Champignons Basidiomycètes.» — *C. R. de l'Acad. des Sc.*, **165**, 286-289.
- 1918. «Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité des Basidiomycètes.» — *Thèse*, Paris.
- BROWN, A. M., 1932. «Diploidisation of haploid by diploid mycelium of *Puccinia Helianthi* Schw.» — *Nature*, **130**, 777.
- 1936. «Studies on the interfertility of four strains of *Puccinia Helianthi* Schw.» — *Canad. Journ. of Res.*, **14**, 10, 361-367.
- BRUNSWIK, H., 1924. «Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomycetengattung *Coprinus*.» — *Botan. Abhandl.*, **5**.
- BULLER, A. H. R., 1931. «Researches on Fungi». Vol. IV, Chap. II.
- CHOW, C. H., 1934. «Contribution à l'étude du développement des Coprins.» — *Le Botaniste*, **26**, 89-232.
- DICKSON, H., 1934. «Studies in *Coprinus sphaerosporus*. I. The pairing behaviour and the characteristics of various haploid and diploid strains.» — *Ann. Bot.*, **48**, 527-547.
- 1935. «Studies in *Coprinus sphaerosporus*, II. The inheritance of various morphological and physiological characters.» — *Ibid.*, **49**, 181-204.
- 1936. «Studies in *Coprinus sphaerosporus*, III. The inheritance of factors affecting the growth-rates at different temperatures of certain strains.» — *Ibid.*, **50**, 219-246.
- 1936. «Observations on inheritance in *Coprinus macrorhizus* (Pers.) Rea.» — *Ibid.*, **50**, 719-734.

- DODGE, B. O., 1932. «The non-sexual and the sexual functions of microconidia of *Neurospora*.» — *Bull. Torrey Bot. Club*, **59**, 347-360.
- 1936. «Facultative and obligate heterothallism in Ascomycetes.» — *Mycologia*, **28**, 5, 399-409.
- DODGE, B. O. and SEAVER, B., 1938. «The combined effects of the dominant and the recessive lethals for ascus abortion in *Neurospora*.» — *Amer. Journ. Bot.*, **25**, 3, 156-166.
- DOWDING, E. S. «The sexuality of the normal, giant and dwarf spores of *Pleurotus anserina* (Ces.), Kuntze.» — *Ann. Bot.*, **45**, 1-14.
- DRAYTON, F. L., 1934. «The sexual mechanism of *Sclerotinia Gladioli*.» — *Mycologia*, **26**, 46-72.
- GOLDSCHMIDT, R., 1931. «Die Sexuellen Zwischenstufen.» — Berlin.
- HARTMANN, M., 1929. «Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes bei den Protisten und Thallophyten.» — *Handb. der Vererbungswis.*, II, E., Berlin.
- 1931. «Relative Sexualität und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitäts- und eine allgemeine Befruchtungstheorie.» — *Naturwis.*, **19**, n.º 1, 8-16, et n.º 2, 31-37.
- 1935. «Allgemeine Theorie der Sexualität.» — *Erbbiologie*, **1**, 49-53.
- KNAPP, E., 1937. «Mutationsauslösung durch ultraviolette Licht bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus Donnellii* Aust.» — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgl.*, **74**, 1, 54-69.
- KNIEP, H., 1920. «Ueber morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Untersuchungen an Basidiomyzeten.» — *Verh. Physik. mediz. Ges. Würzburg*, **46**, 1-18.
- 1922. «Ueber Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung.» — *Ibid.*, **47**, 1-28.
- 1928. «Die Sexualität der niederen Pflanzen.» — Jena.
- MOEWUS, F., 1933. «Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Chlorophyceen.» — *Arch. f. Protistenk.*, **80**.
- 1934. «Ueber Subheterözide bei *Chlamydomonas eugametos*.» — *Ibid.*, **83**.
- 1935. Ueber die Vererbung des Geschlechts bei *Polytoma Pascheri* und bei *P. uvella*.» — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgl.*, **69**, 374-417.
- 1935. «Die Vererbung des Geschlechts bei verschiedenen Rassen von *Protosiphon botryoides*.» — *Arch. f. Protistenk.*, **86**, 1-57.
- 1938. «Carotinoide als Sexualstoffe von Algen.» — *Jahrb. f. wis. Botan.*, **86**.
- 1939. «Carotinoide als Sexualstoffe von Algen.» — *Naturwis.*, **27**, 7, 97-104.
- NOBLE, M., 1937. «The morphology and cytology of *Typhula Trifolii*.» *Ann. Bot.*, **1**, 2.º Sér., 67-98.
- QUINTANILHA, A., 1933. «Le problème de la sexualité chez les Champignons.» — *Bol. Soc. Broter.*, **8**, 2.º Sér., 1-100.
- 1935. «Cytologie et génétique de la sexualité chez les Hyménomycètes.» — *Ibid.*, **10**.
- 1937. «Contribution à l'étude génétique du phénomène de Buller.» — *C. R. de l'Acad. des Sc.*, **205**, 745.

- QUINTANILHA, A. 1938. «Deuxième contribution à l'étude génétique du phénomène de BULLER.» — *C. R. de la Soc. de biol.*, **127**, 1245.
- 1938. «Troisième contribution à l'étude génétique du phénomène de Buller.» — *Ibid.*, **129**, 730.
- QUINTANILHA, A. et BALLE, S., 1938. «Etude génétique des phénomènes de nanisme chez les Hyménomycètes.» — *C. R. de la Soc. de biol.*, **129**, 191.
- RAWITSCHER, F., 1933. — *Zeitschr. f. Bot.*, **36**, 136.
- RENNER, O., 1937. «Ueber *Oenothera atrovirens* Sh. et Bartl. und über somatische Konversion im Erbgang des cruciata-Merkmales der Oenotheren.» — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgschl.*, **74**, 91-124.
- STADLER, L. J., 1930. «Recovery following genetic deficiency in Maize». — *Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A.*, **16**, 714-720.
- STADLER, L. J. and SPRAGUE, G. F., 1936. «Genetic effects of ultra-violet radiation in Maize». — *Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A.*, **22**, 572-591.
- ZICKLER, H., 1934. «Genetische Untersuchungen an einem heterothallischen Askomyzeten (*Bombardia lunata* nov. spec.)» — *Planta*, **22**, 5.
- 1936. Die Vererbung des Geschlechts bei dem Askomyzeten *Bombardia lunata* Zickl. — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgschl.*, **73**, 403-408.
- 1937. «Die Spermatienbefruchtung bei *Bombardia lunata*.» — *Ber. d. deut. bot. Gesels.*, **55**, 2.

SUR LA CARYO-SYSTÉMATIQUE
DU GROUPE JONQUILLA DU GENRE
NARCISSUS L. ⁽¹⁾

par

ABÍLIO FERNANDES

(INSTITUT BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE COIMBRA)

INTRODUCTION

SI nous laissons de côté *Narcissus odorus* L., *N. intermedius* Lois., *N. gracilis* Sab. et *N. tenuior* Curt., qui ont une origine hybride, et si nous considérons comme des espèces distinctes quelques formes envisagées par BOWLES (1934) comme étant des sous-espèces ou des variétés, nous pouvons dire que le groupe Jonquilla de cet auteur (1934) est constitué par les espèces suivantes: *N. scaberulus* Henr., *N. calcicola* Mend., *N. rupicola* Duf., *N. Watieri* Maire, *N. juncifolius* Lag., *N. gaditanus* Boiss. et Reut., *N. jonquilla* L. et *N. jonquilloides* Willk. Ayant pu nous procurer du matériel de toutes ces espèces, nous avons entrepris l'étude caryologique comparée de ce groupe dans le but d'obtenir des données qui nous permettent, en connexion avec les autres données fournies par la morphologie externe et la distribution géographique, d'élucider les relations entre les espèces, d'éclaircir certains points douteux de la systématique de ce groupe et de mettre en évidence les processus évolutifs qui ont agi dans la différenciation des espèces.

Au cours de nos premières recherches sur les narcisses (FERNANDES 1931), nous avons indiqué que quelques espèces qui seront étudiées dans ce travail, *N. scaberulus*, *N. calcicola*, *N. rupicola* et *N. gaditanus*, possédaient 12 chromosomes somatiques. Mais, nos observations subséquentes ont montré que ces numérations étaient inexactes et que le nombre de chromosomes somatiques de ces espèces était 14.

(1) Travail exécuté d'après le § 1 de l'article 121 du Règlement de la Faculté des Sciences de l'Université de Coimbra pendant l'année scolaire 1938-1939.

Bien que nous ayons fait cette constatation dès 1933 (voir FERNANDES 1933b, p. 328 et 1934, p. 149), nous n'avons pu publier encore les observations probantes correspondantes. C'est pourquoi le présent travail a été fait aussi dans le but de combler cette lacune.

* * *

Nos recherches sur le genre *Narcissus* furent commençées en 1930. C'est surtout grâce à l'intérêt et à l'enthousiasme que nous avons trouvés chez M. le Prof. L. W. CARRISMO, Directeur de l'Institut Botanique de Coimbra, et aux facilités de tout ordre qu'il nous a procurées que ces recherches ont été possibles. Et, depuis cette date jusqu'à sa mort, son amitié, sa sympathie et son encouragement ne nous ont jamais fait défaut. Ce fut donc avec la plus profonde émotion que nous écrivîmes cet article, destiné au numéro du «Boletim da Sociedade Broteriana» consacré à sa mémoire. Que ce travail demeure comme le témoignage de notre profonde gratitude et qu'il traduise aussi l'expression du si cher et inoubliable souvenir que le regretté Maître a laissé dans notre coeur.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Le tableau ci-dessous indique la provenance du matériel employé dans nos observations:

<i>N. scaberulus</i> Henr.	Oliveira do Conde
<i>N. scaberulus</i> Henr.	Oliveira do Hospital, Bobadela
<i>N. calcicola</i> Mend.	Pôrto de Mós, Mira d'Aire
<i>N. rupicola</i> Duf.	Serra da Estrêla
<i>N. Watieri</i> Maire	Maroc; bulbes fournis par le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris
<i>N. juncifolius</i> Lag.	Monserrat, Catalogne, Espagne
<i>N. gaditanus</i> Boiss. et Reut. . .	Algarve, Loulé
<i>N. jonquilla</i> L.	
var. <i>Henriquesi</i> Samp. . . .	Torrão, Alentejo
<i>Jonquille simple odorante</i> .	Cayeux-Le Clerc & C.ie
<i>Jonquille double odorante</i> .	Cayeux-Le Clerc & C.ie
<i>N. jonquilloides</i> Willk.	Algarve

Comme on le voit, seules les formes *Jonquille simple odorante* et *Jonquille double odorante* sont des formes horticoles; toutes les autres proviennent de plantes croissant à l'état spontané.

Les observations ont porté sur les méristèmes radiculaires, les cellules-mères des grains de pollen et la première division des noyaux des grains de pollen.

Pour obtenir les préparations des méristèmes radiculaires, nous avons pratiqué la fixation dans les liquides de Navachine et de La Cour (2BE). Comme colorants, nous avons employé soit l'hématoxyline ferrique, soit le violet de gentiane.

Pour l'étude de la méiose, dans les cellules-mères des grains de pollen, nous avons utilisé trois types de préparations:

a) Préparations permanentes, obtenues par fixation des anthères dans les liquides de Lewitsky (chromo-formol 5:5), Navachine et La Cour (2BE) et coloration au violet de gentiane, selon la technique décrite par LA COUR (1931 et 1937). Les meilleurs résultats ont été obtenus par la fixation au liquide de La Cour 2BE. La coloration au violet de gentiane n'a réussi que très rarement dans le matériel fixé au chromo-formol de Lewitsky;

b) Frottis de cellules-mères, obtenus par fixation aux liquides de Navachine et de La Cour 2BE, dilués à 2/3, et coloration au violet de gentiane;

c) Préparations non-permanentes obtenues par la dissociation, dans une goutte de carmin-acétique, soit d'anthères vivantes, soit d'anthères préalablement fixées au liquide de Carnoy (3 parties d'alcool absolu: 1 partie d'acide acétique cristallisable) et conservées dans l'alcool à 70 %.

Cette dernière technique a été employée aussi pour l'obtention de préparations des grains de pollen.

La méiose n'a été étudiée que chez *N. jonquilla* var. *Henriquesi* et *Jonquille simple odorante*. Malgré l'intérêt que nous avions à le faire, nous n'avons pas réussi, par malchance et pénurie de bulbes, à trouver, chez les autres espèces, des fleurs présentant des anthères à l'état convenable.

OBSERVATIONS

1. *Narcissus scaberulus* Henr.

Cette espèce est endémique au Portugal et pendant longtemps elle n'a été recueillie qu'à Oliveira do Conde, la localité classique. Récemment, une nouvelle station a été

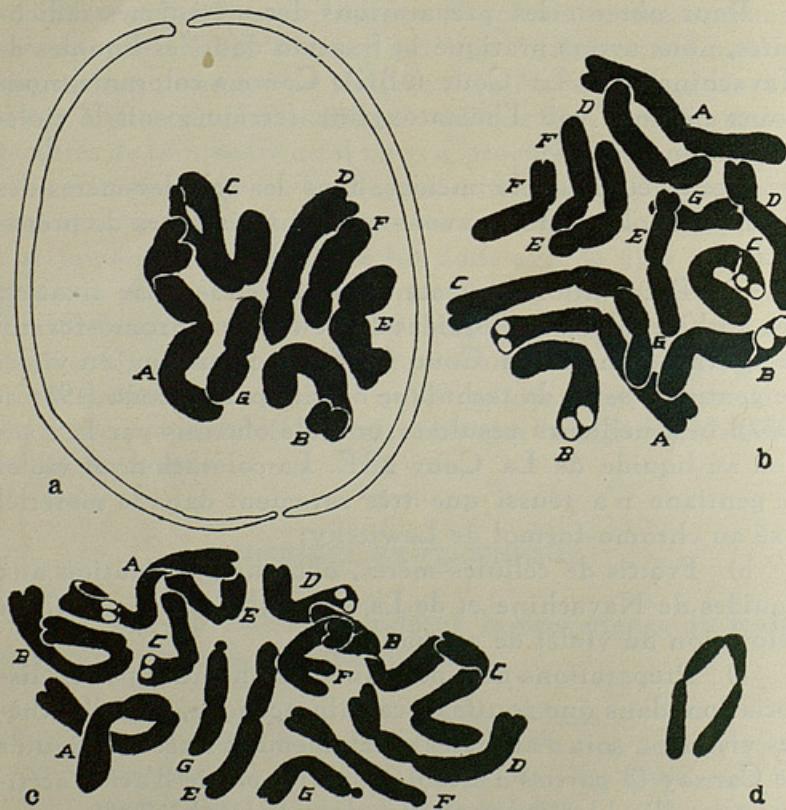


Fig. 1. — *N. scaberulus* Henr. a, Plaque dans un grain de pollen; Carnoy-carmine-acétique. $\times 2200$. b et c, Métagénèse dans des cellules du méristème radiculaire. d, Chromosome A anaphasique dessiné séparément. Navachine; violet de gentiane. $\times 2750$.

découverte à Bobadela, aux environs d'Oliveira do Hospital.

Les plaques des grains de pollen nous ont montré 7 chromosomes (fig. 1 a) et dans les figures du méristème radiculaire nous avons rencontré le nombre diploïde cor-

respondant (fig. 1b, c). Comme les chromosomes possèdent des caractères distinctifs, nous avons réussi à identifier les 7 paires chromosomiques de l'idiogramme qui pourront être décrites de la façon suivante (fig. 1a-d):

- A — Chromosome très long, isobrachial, dont chaque branche est pourvue d'une constriction acinétique sub-médiane (fig. 1d);
- B — Chromosome long, hétérobrachial, dont la branche courte possède, à peu près, la longueur de la moitié de la branche la plus longue;
- C — Chromosome morphologiquement semblable au type précédent, mais avec la branche longue plus courte;
- D — Chromosome morphologiquement comparable au type B, mais possédant la branche courte moins longue;
- E — Chromosome moyen, à constriction cinétique sub-médiane; une constriction acinétique est souvent visible près de l'extrémité de la branche la plus longue;
- F — Chromosome court, hétérobrachial;
- G — Chromosome court, presque isobrachial, satellitaire (fig. 1c).

2. *Narcissus calcicola* Mend.

Cette espèce est, comme *N. scaberulus*, endémique au Portugal et elle n'a été trouvée jusqu'à présent qu'à Mira d'Aire, dans les calcaires jurassiques du Massif de Pôrto de Mós.

Son idiogramme est tout à fait semblable à celui de *N. scaberulus* (fig. 2a-d et phot. 3, Pl. I).

En ce qui concerne les chromosomes satellitifères, nous

avons constaté que, dans la plupart des figures, ils offraient un aspect normal (fig. 2 b). Quelques figures, cependant, nous ont montré un chromosome à satellite normal, tandis que l'autre était pourvu d'un «tandem» satellite (fig. 2 c), semblable à ceux qui ont été trouvés par TAYLOR (1926) chez *Allium*, par MEURMAN (1929) chez *Aucuba japonica*, par

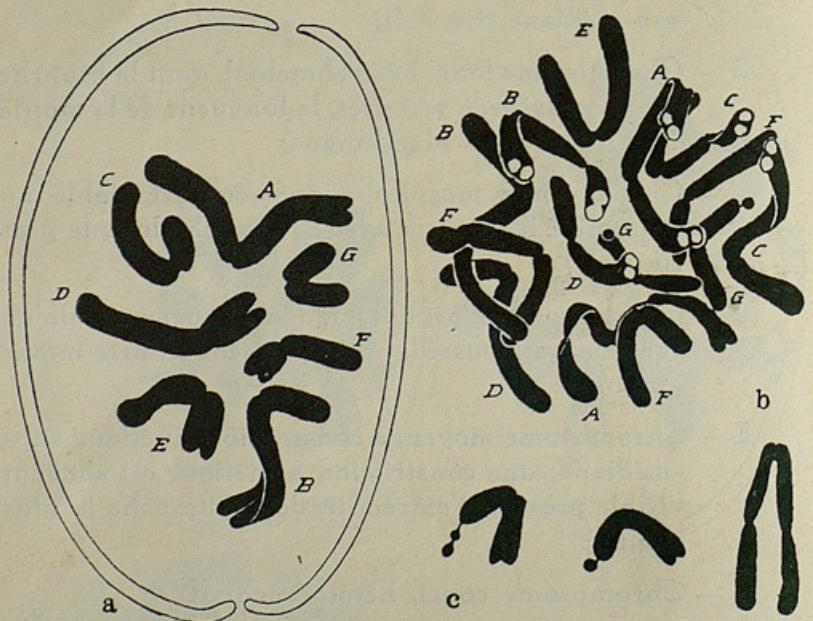


Fig. 2. — *N. calcicola* Mend. a, Plaque équatoriale dans un grain de pollen; confronter avec la photo 3, Pl. I. Carmin-acétique. $\times 2200$. b, Métagamie dans une cellule du méristème radiculaire. c, Paire satellifère d'une métaphase somatique; à droite, chromosome satellifère normal; à gauche, chromosome à «tandem» satellite. d, Chromosome A à l'anaphase. Navachine; violet de gentiane. $\times 2750$.

AVDULOW (1933) chez *Zea Mays*, par NAVACHINE et GERASSIMOWA (1936 a, b) chez *Crepis*, par nous-même chez *Narcissus tazetta* (FERNANDES 1937 b), etc. Ce «tandem» satellite pourrait avoir été engendré selon le processus décrit par NAVACHINE et GERASSIMOWA (1936 a, b), c'est-à-dire par suite d'une inversion comprenant une partie du satellite et une autre du filament. Une autre explication a été envisagée par nous dans un travail antérieur (FERNANDES 1937 b).

Cependant, l'explication de NAVACHINE et GERASSIMOWA est peut-être plus probable.

3. *Narcissus rupicola* Duf.

Les exemplaires recueillis à Serra da Estrêla nous ont montré un idiogramme semblable à celui des deux espèces

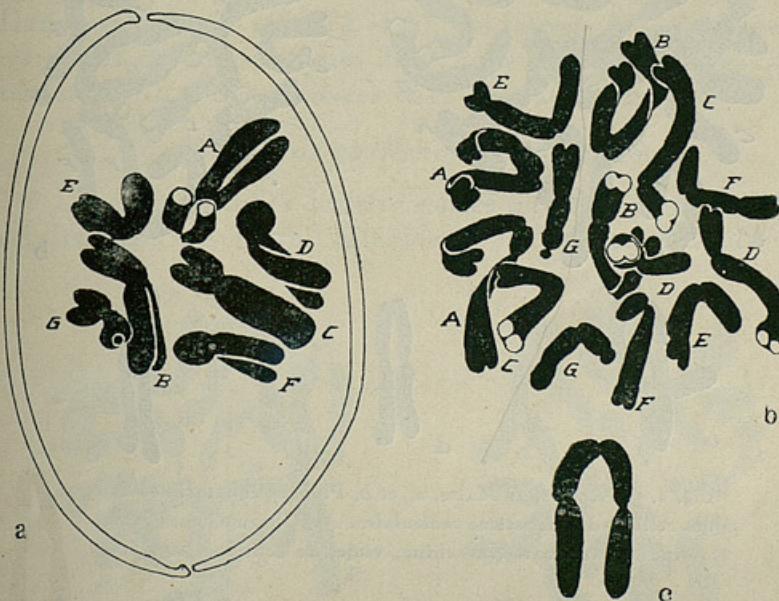


Fig. 3. — *N. rupicola* Duf. a, Métaphase dans un grain de pollen; confronter avec la photo 4, Pl. I. Carnoy-carmin-acétique. $\times 2200$. b, Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. c, Chromosome A métaphasique dessiné séparément. Navachine; violet de gentiane. $\times 2750$.

antérieures, comme on pourra s'en rendre compte par l'analyse des figures 3 a-c et phot. 4, Pl. I.

4. *Narcissus Watieri* Maire

La comparaison des plaques équatoriales somatiques de cette espèce avec celles des espèces précédentes nous a révélé que *N. Watieri* possède un idiogramme semblable au leur (fig. 4 a-e). Comme dans les autres espèces, les constrictions acinétiques des branches du chromosome A peuvent être plus ou moins accentuées (fig. 4 c-e); quelquefois,

elles sont même étirées et se présentent sous la forme de filaments relativement longs (fig. 4e).



Fig. 4. — *N. Watieri* Maire. a, et b, Plaques équatoriales dans des cellules du méristème radiculaire. c-e, Chromosomes A des sinés séparément. Navachine; violet de gentiane. $\times 2750$.

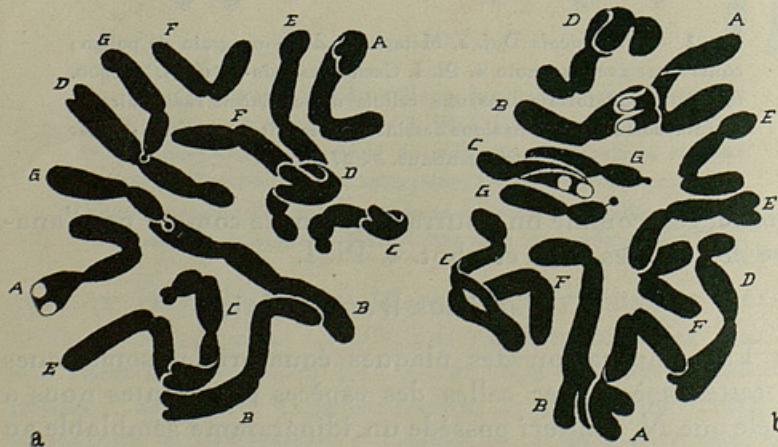


Fig. 5. — *N. juncifolius* Lag. a et b, Plaques équatoriales dans des cellules du méristème radiculaire. Confronter la fig. a avec la phot. 6, Pl. I. Navachine; hématoxyline ferrique. $\times 3250$.

5. *Narcissus juncifolius* Lag.

Les chromosomes somatiques de cette espèce ont été déjà décrits dans un travail antérieur (FERNANDES 1937a). Pour cette raison, nous nous bornons à présenter ici deux plaques équatoriales (fig. 5a, b et phot. 6, Pl. I) montrant nettement les caractères morphologiques des chromosomes. Dans ces figures (fig. 5a et b), les lettres A-G indiquent les paires chromosomiques dont nous croyons qu'elles correspondent à celles trouvées chez les autres espèces.

6. *Narcissus gaditanus* Boiss. et Reut.

Les chromosomes de cette espèce ont été eux aussi déjà décrits dans un travail précédent (FERNANDES 1939). Nous

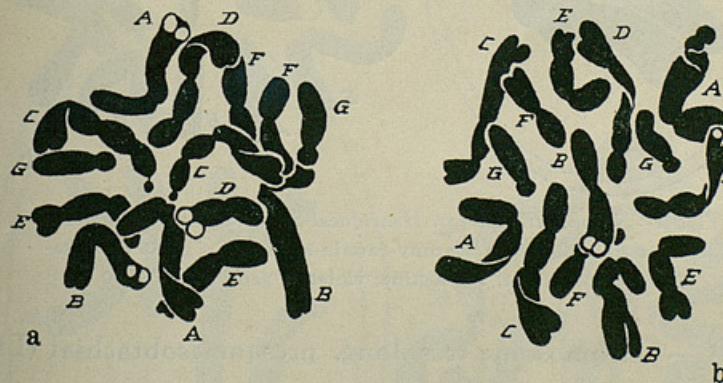


Fig. 6.—*N. gaditanus* Boiss. et Reut. a et b, Métaphases dans des cellules de la pointe végétative de la racine. Navachine; violet de gentiane. $\times 2750$.

nous bornerons donc à présenter ici deux métaphases pour montrer les caractères morphologiques des chromosomes. Comme pour les autres espèces, nous désignons les paires chromosomiques par les lettres A-G.

7. *Narcissus jonquilla* L.

a) *N. jonquilla* L. var. *Henriquesi* Samp.—Cette belle variété de *N. jonquilla* a été recueillie dans le lit de la Xarama, aux environs du village de Torrão. On la trouve aussi, au Portugal, à Castelo de Vide.

Comme nous l'avons montré dans un autre travail (FERNANDES 1939), cette variété possède 7 paires de chromosomes dont les caractères morphologiques sont les suivants (fig. 7 a, b et phot. 1, Pl. I):



Fig. 7.—*N. jonquilla* L. var. *Henriquesi* Samp. a, Plaque haploïde dans un grain de pollen. Carnoy-carmin-acétique. $\times 2200$. b, Méta- phase somatique. Navachine; violet de gentiane. $\times 2750$.

- A — Chromosome très long, presque isobrachial (Ll);
- B — Chromosome très long, hétérobrachial, à branche courte dépassant la moitié de la branche la plus longue (Lm);
- C — Chromosome morphologiquement semblable au type précédent; il s'en distingue, cependant, par la moindre longueur de la branche longue (Lm);
- D — Chromosome long, hétérobrachial, ayant la branche courte moins longue que la moitié de l'autre branche (Lp);
- E — Chromosome hétérobrachial, ayant la branche longue plus courte que la branche correspondante des types précédents et la branche courte dépas-

sant la moitié de la branche longue (l₁); une constrictio acinétique, localisée près de l'extrémité de la branche la plus longue, a été observée dans quelques figures;

F — Chromosome semblable au type D, mais un peu plus court (lp);

G — Chromosome semblable au type précédent, mais pourvu d'un satellite à l'extrémité de la branche courte (lp').

Comme nous l'avons montré aussi dans le travail ci-dessus mentionné (FERNANDES 1939), la microsporogenèse, en dehors de quelques irrégularités peu fréquentes (non-



Fig. 8.— Jonquille simple odorante. a, Métaphase dans un grain de pollen. Carmin-acétique. $\times 2200$. b, Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. Navachine; hématoxyline ferrique. $\times 2750$.

-orientation de bivalents et formation éventuelle d'univalents), a lieu régulièrement et, du fait de cette régularité, la plupart des grains de pollen sont bien conformés (86 %).

Les chiasmata intersticiels à la métaphase sont assez rares. La terminalisation, à ce stade, est assez élevée (coefficient de terminalisation = 0,978) et le plus souvent quatre des bivalents possèdent un seul chiasma terminal, tandis que les trois autres en possèdent deux.

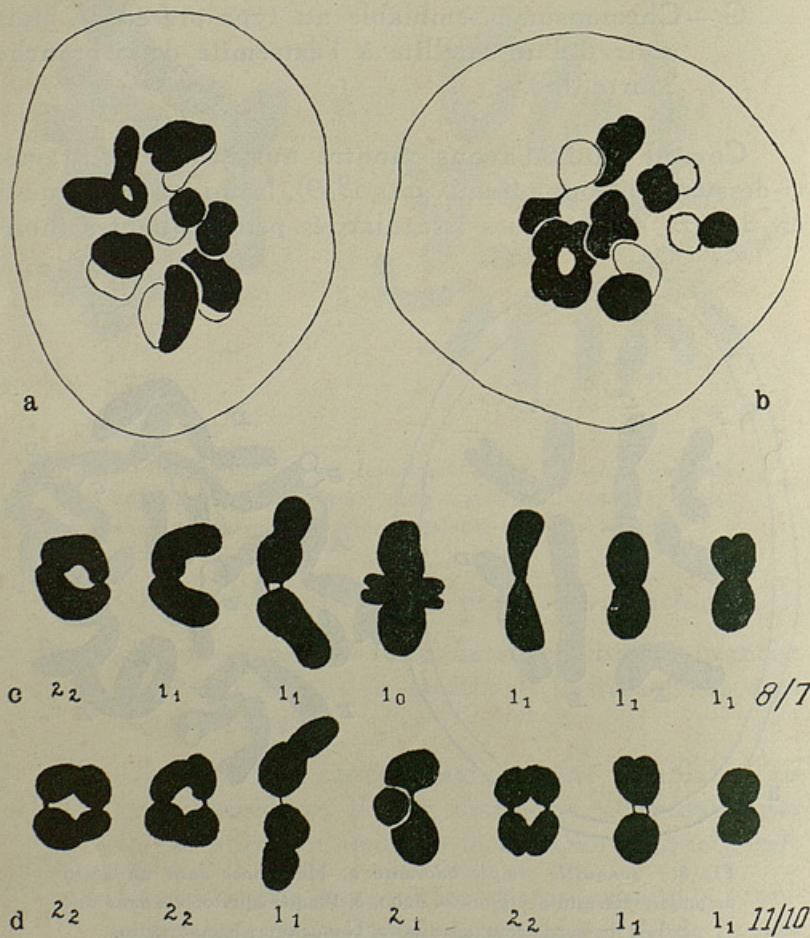


Fig. 9.—*Jonquille simple odorante*. a, b, Vues polaires de la métaphase hétérotypique. c, d, Les bivalents de deux plaques dessinés séparément; le nombre des chiasmata total et terminal est donné pour chaque bivalent, ainsi que pour les sept bivalents ensemble.

Chromo-férmol; violet de gentiane. $\times 2200$.

b) *Jonquille simple odorante*. — Il s'agit d'une forme horticole de *N. jonquilla* L., correspondant entièrement à



Fig. 10. — *Jonquille simple odorante*. Bivalents au diplotène montrant une faible association, mise en évidence par la formation d'un petit nombre de chiasmata. La Cour 2BE. $\times 2200$.

cette espèce par ses caractères de morphologie externe. Comme chez la variété *Henriquesi*, nous avons dénombré

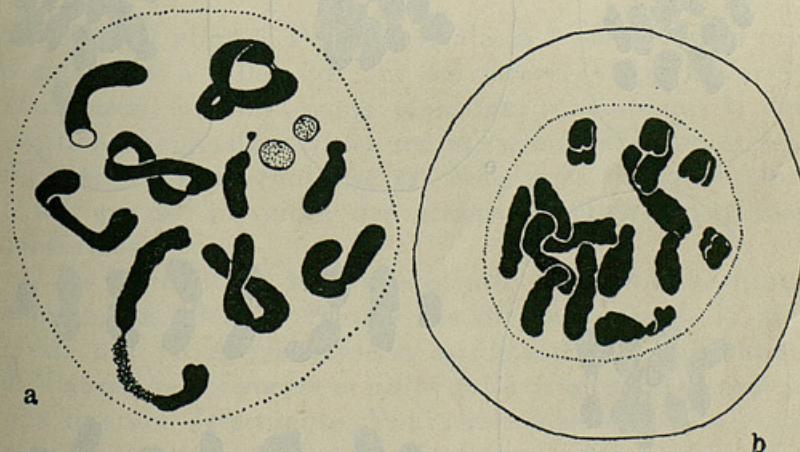


Fig. 11. — *Jonquille simple odorante*. a, Diacinèse à 5II + 4I. b, Diacinèse à 14 univalents. La Cour 2BE; violet de gentiane. $\times 2200$.

7 et 14 chromosomes, respectivement, dans les grains de pollen (fig. 8a et phot. 2, Pl. I) et dans les cellules du méristème radiculaire (fig. 8b). Quant aux types chromoso-

miques, nous avons constaté qu'ils étaient les mêmes que ceux que nous avons trouvés chez la variété *Henriquesi*, ce qui est mis en évidence par l'analyse des figures 8a et b et



Fig. 12.—*Jonquille simple odorante*. a-i, Métaphases de la division hétérotypique. Explication dans le Tableau I. La Cour 2BE; violet de gentiane. \times ap. 1400.

phot. 2, Pl. I, dans lesquelles nous indiquons aussi les sept types existant par les lettres A-G.

Pour étudier la méiose, nous avons fixé des anthères en 1934 et en 1937. Le matériel de 1934 nous a montré un comportement absolument normal. C'est ainsi que nous avons seulement trouvé des diacénèses et des métaphases

Tableau I

Type d'association	1^u (Fig. 12 a)	$1^u + 12^1$ (Fig. 12 b, c)	$2^u + 10^1$ (Fig. 12 d)	$3^u + 8^1$ (Fig. 12 e)	$4^u + 6^1$ (Fig. 12 f)	$5^u + 4^1$ (Fig. 12 g)	$6^u + 2^1$ (Fig. 12 h)	7^u (Fig. 12 i)	
Nombre de cas	15	7	9	9	18	13	7	2	80
Pourcentage	18,75	8,75	11,25	11,25	22,5	16,25	8,75	2,5	100

(fig. 9 a-d et phot. 5, Pl. I) normales à 7 bivalents, en tout comparables à celles qui ont été observées chez la variété *Henriquesi*, et nous avons également constaté que la disjonction anaphasique ainsi que la seconde division étaient régulières. Cette régularité est bien mise en évidence par le fait que 95 % environ des grains de pollen étaient bien conformés.

Le matériel de 1937 a présenté, par contre, beaucoup d'anomalies. Peu de figures des divers stades de la prophase ont pu être analysées, car le matériel était pauvre en figures de ces stades et celles qui existaient présentaient une fixation défective. Pour cette raison, nous n'avons réussi à examiner qu'une seule figure nette du diplotène. Les bivalents s'y présentaient assez longs et faiblement associés (fig. 10). Il est très probable que cette figure, en dehors des bivalents, possédait aussi des univalents. Cependant, comme les chromosomes sont très longs et qu'ils pourraient être associés sur une petite étendue, il nous a été impossible d'identifier ces univalents.



A la diacinese, nous avons trouvé des figures présentant 14 univalents (fig. 11 b) et d'autres montrant des nombres variables de bivalents et d'univalents (fig. 11 a; 5 bivalents et 4 univalents).

A la métaphase, nous avons trouvé toutes les conformations possibles, depuis 14 univalents jusqu'à 7 bivalents (fig. 12 a-i). Pour nous faire une idée de la fréquence de ces divers types d'association, nous avons étudié 80 figures des plus nettes et nous avons obtenu les résultats rassemblés dans le Tableau I.

Ce Tabl'eau montre qu' assez souvent (18,75 %) tous les chromosomes se présentent sous la forme d'univalents; que les plaques offrant tous les chromosomes accouplés sont peu fréquentes (2,5 %); et que la conformation la plus fréquente est celle montrant $4_n + 6_1$ (22,5 %).

Un fuseau normal se développe et dans les plaques à 7 bivalents ceux-ci subissent, à l'anaphase, une disjonction régulière (fig. 13 a). Dans les cellules possédant 14 univalents, ces corps se présentent clivés longitudinalement, mais les chromatides sont tenus ensemble dans la région du centromère. Ces univalents ne forment pas de plaque, mais se distribuent irrégulièrement dans la cellule, comme il se produit chez les plantes asynaptiques de *Zea Mays* (BEADLE 1930, 1933), chez la lignée «bd» de *Datura* (BERGNER, CARTLEDGE et BLAKESLEE 1934) et chez les plantes asynaptiques de *Hevea* (RAMAER 1935). Au fur et à mesure qu'avance l'anaphase, le clivage des univalents devient plus net, mais le plus souvent les chromatides ne se séparent pas et, malgré l'existence d'un fuseau normal, les univalents finissent par se disperser irrégulièrement en engendrant, à la télophase, un nombre variable de noyaux, dont la taille peut être assez différente, selon le nombre des chromosomes qui y ont été inclus. Une cloison se développe à l'équateur du fuseau et deux cellules-filles sont ainsi engendrées. Les noyaux sont répartis par les cellules-filles selon leur position et des distributions presque comparables ou assez inégales pourront résulter (fig. 16 a-c).

Quelquefois, nous avons rencontré des cellules dans

lesquelles tous les micro-nucléi semblaient être sur le point de dégénérer. Nous n'avons observé la formation d'aucun noyau de restitution. Cependant, il est certain que des noyaux de ce type pourront s'en former, puisque nous avons rencontré, à l'anaphase II, des cellules montrant

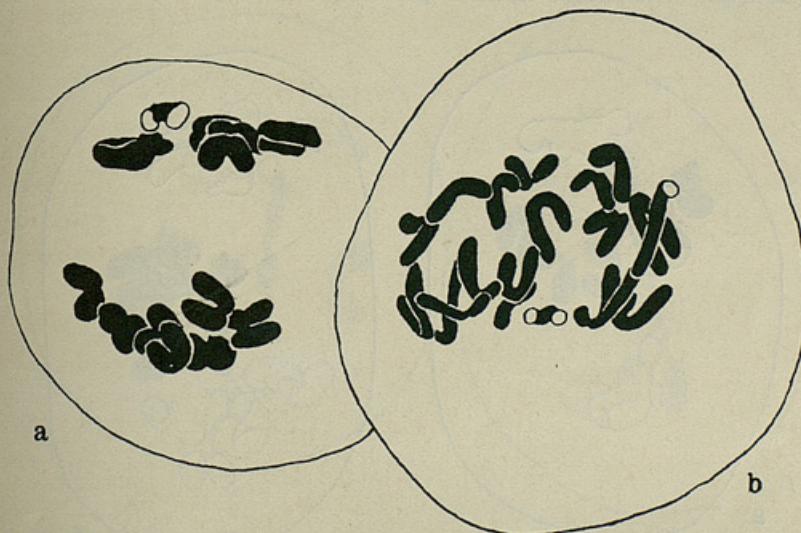


Fig. 13.—*Jonquille simple odorante*. a, Anaphase I montrant une disjonction régulière. b, Anaphase II résultant probablement de la division d'un noyau de restitution formé à la télophase I. La figure n'était pas suffisamment nette et, pour cette raison, nous n'avons pas réussi à dessiner tous les 28 chromosomes. La Cour 2BE; violet de gentiane. $\times 2200$.

deux groupes de 14 chromosomes émigrant régulièrement vers les pôles (fig. 13b).

Dans les cellules possédant des bivalents et des univalents, la disjonction des bivalents a lieu d'une façon normale, tandis que les univalents peuvent se comporter d'une façon variable: 1) Après la disjonction des bivalents, les univalents forment une plaque secondaire (SIMONET 1932) plus ou moins régulière (fig. 14a) et ils se présentent clivés longitudinalement, sauf dans le point du centromère. Quelquefois, le centromère se divise et les chromatides se séparent. Ces chromatides pourront gagner les pôles

ou n'être pas inclus dans les groupes provenant de la disjonction des bivalents. Plus souvent, le centromère ne se divise pas et les univalents se répartissent au hasard; quelques-uns d'entre eux pourront gagner les pôles, mais plus fréquemment ils restent dans le cytoplasme (quelques-uns même dans le plan équatorial), où, isolément

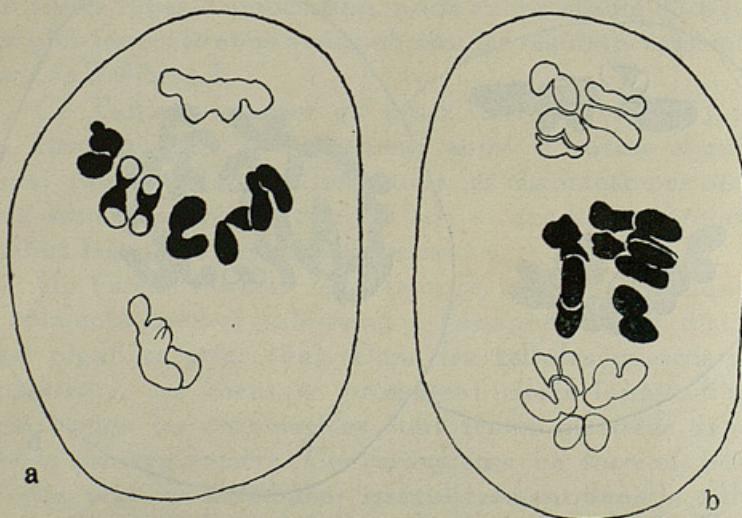


Fig. 14.—*Jonquille simple odorante*. a, b, Anaphases montrant 6 univalents entre les pôles. La Cour 2BE; violet de gentiane. $\times 2200$.

ou par groupes, ils pourront devenir, comme les chromatides de la modalité précédente abandonnés aussi dans le cytoplasme, des micro-nucléi, ou, en dégénérant, des «microcysts» (CHANDLER, PORTERFIELD et STOUT 1937); 2) Les univalents ne forment aucune plaque secondaire; ils se répartissent au hasard sans se diviser et leur destinée est la même que celle qui a été mentionnée ci-dessus; 3) Quelques univalents se comportent comme dans le cas 1, tandis que les autres se comportent comme dans le cas 2 (fig. 14b), leur destinée étant la même que celle indiquée pour les deux cas antérieurs.

Des ponts anaphasiques ont été aussi observés. Ainsi, les figures 15a et b montrent, chacune, un pont long, accompagné d'un fragment acinétique court et les figures 15c et d

montrent une même cellule qui présentait, simultanément, deux ponts (un formé par un bivalent plus long et l'autre par un couple plus court) dépourvus, tous les deux, de fragment acinétique.

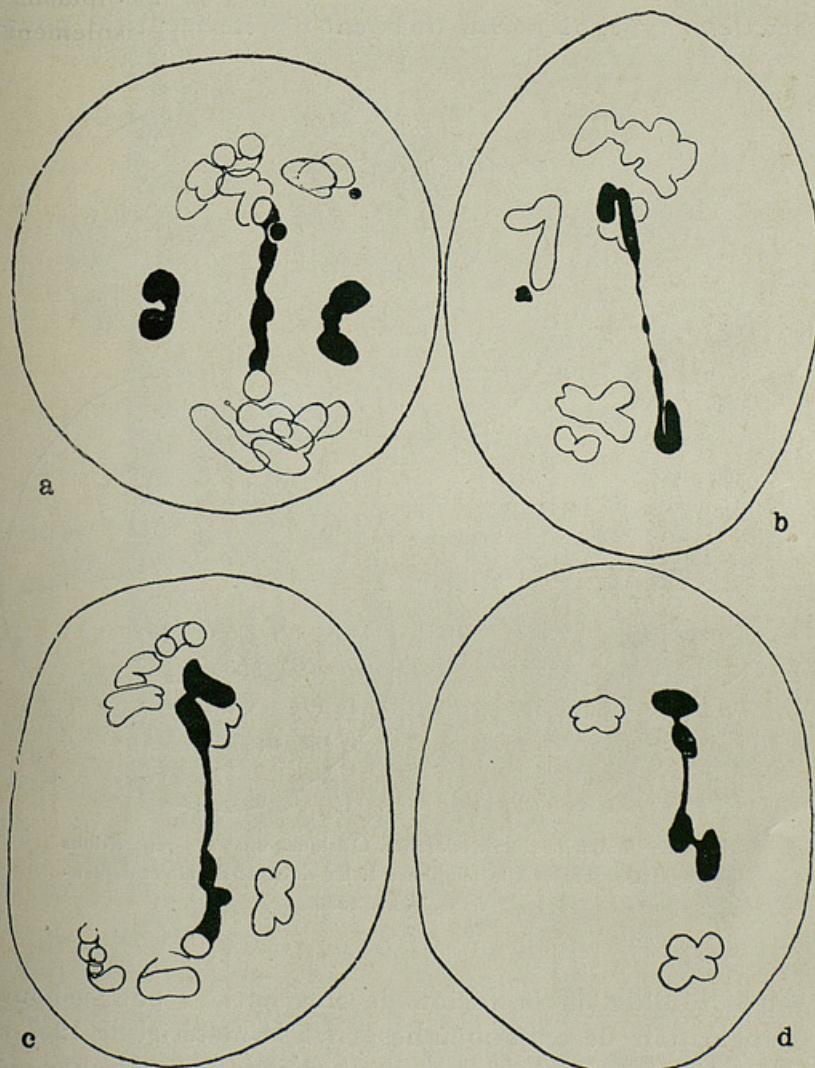


Fig. 15. — *Jonquille simple odorante*. Ponts à l'anaphase I. Les figures c et d montrent la même cellule à deux hauteurs focales différentes. La Cour 2BE; violet de gentiane. $\times 2200$.

Les ponts longs accompagnés de fragments courts pourraient avoir été engendrés par suite de la formation d'un chiasma dans une inversion, localisée à l'extrémité distale des branches les plus longues des chromosomes accouplés (RICHARDSON 1936; DARLINGTON 1937). Les ponts du deuxième type, où aucun fragment n'a été identifié, pour-

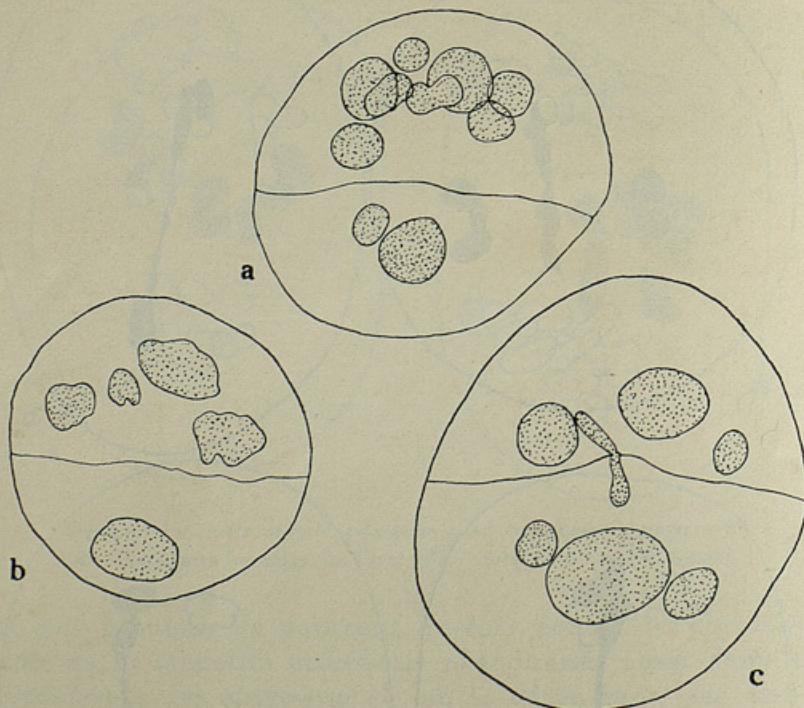


Fig. 16.—*Jonquille simple odorante*. Quelques-unes des répartitions de noyaux observées à la télophase I. La Cour 2BE; violet de gentiane. \times ap. 1650.

raient résulter da la fusion de chromatides bout-à-bout. L'apparition de ces anomalies chez le matériel de 1937 a un certain intérêt, vu que nous n'avons pas trouvé de semblables irrégularités dans le matériel de 1934.

A la télophase, le phragmoplaste fonctionne normalement et, comme nous l'avons déjà remarqué, une cloison

se développe divisant la cellule-mère en deux cellules-filles. La répartition de la matière chromatique entre ces deux cellules peut être assez variée. Ainsi: 1) chacune des cellules peut posséder un seul noyau normal à 7 chromosomes (cas résultant de la disjonction des plaques normales à 7 bivalents); 2) les deux cellules peuvent posséder un seul noyau

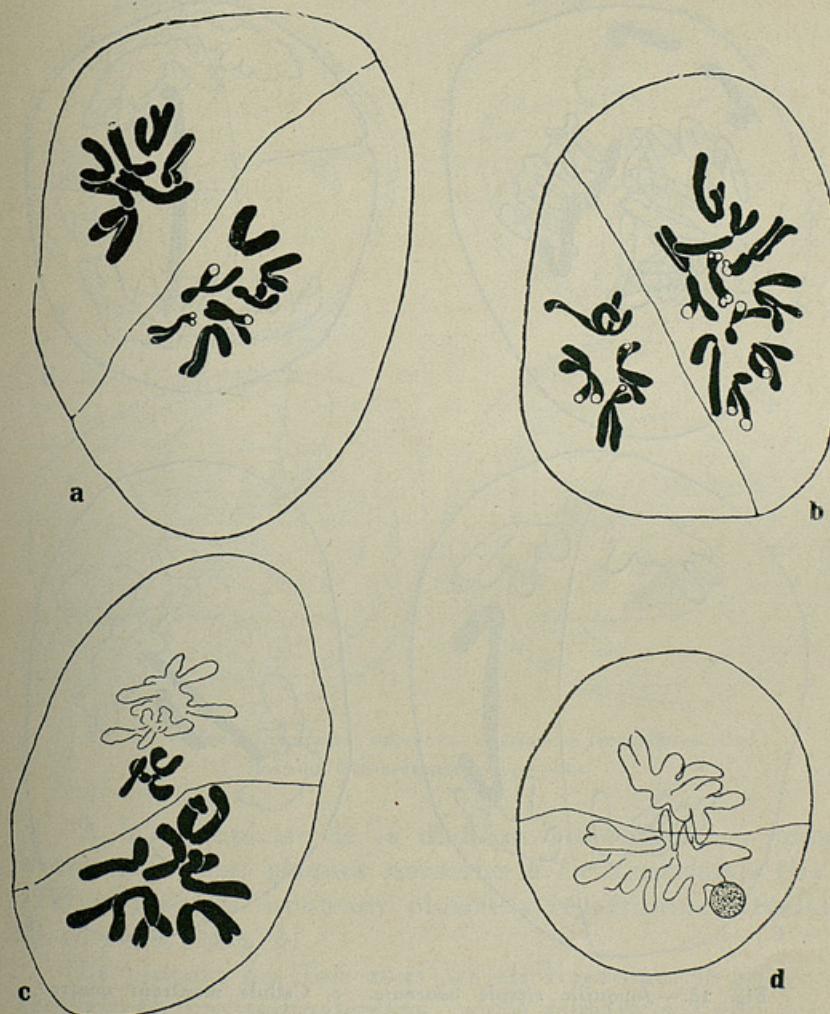


Fig. 17.—*Jonquille simple odorante*. Métaphases de la division homéotypique. Explication dans le texte. La Cour 2BE; violet de gentiane. \times ap. 1650.

chacune, plus ou moins inégal; 3) une des cellules possède un noyau plus volumineux et des micro-nucléi; l'autre n'a que le noyau plus volumineux (fig. 16b); 4) chacune des cellules est pourvue d'un noyau plus volumineux et de micro-nucléi, dont le nombre et la taille peuvent être varia-

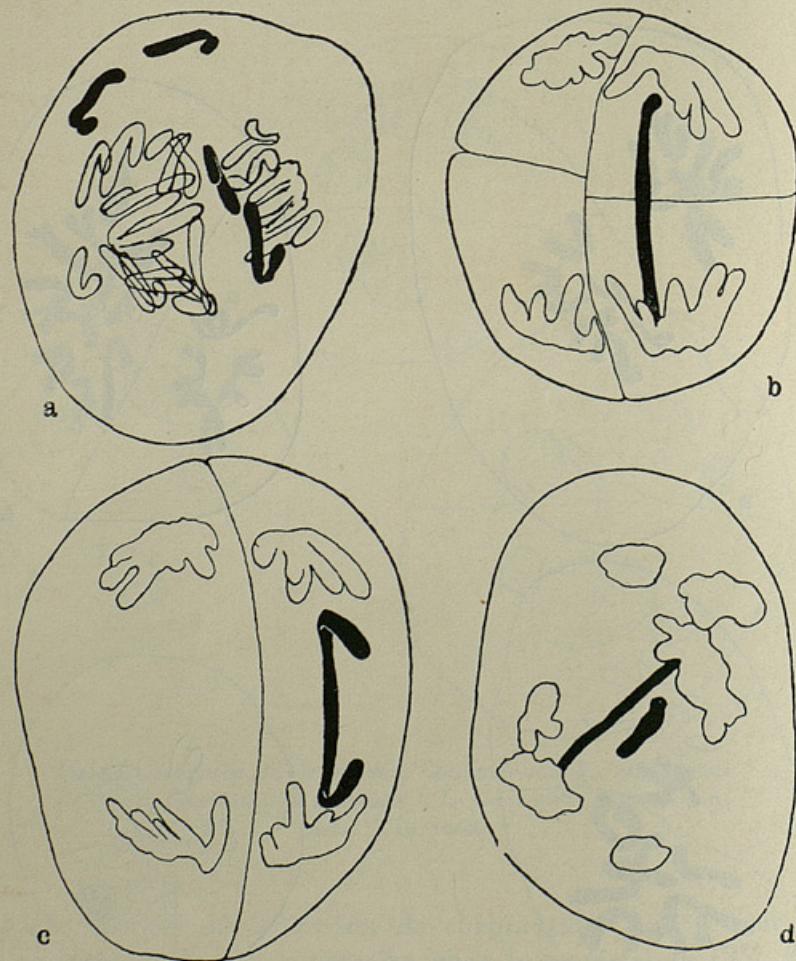


Fig. 18.—*Jonquille simple odorante*. a, Cellule montrant quatre anaphases à la division II, dont deux (en noir) correspondent à la disjonction de deux plaques accessoires à un seul chromosome. b et c, Télophase et anaphase II montrant des ponts. d, Anaphase II montrant un pont et un retardataire. La Cour 2BE; violet de gentiane. $\times 2200$.

bles (fig. 16c); 5) les deux cellules possèdent seulement des micro-nucléi (fig. 16a); etc.

Les univalents qui sont restés dans le plan équatorial subissent les altérations télophasiques et l'action du développement de la cloison (fig. 16c) qui finit par les cliver en donnant ainsi naissance à deux micro-nucléi.

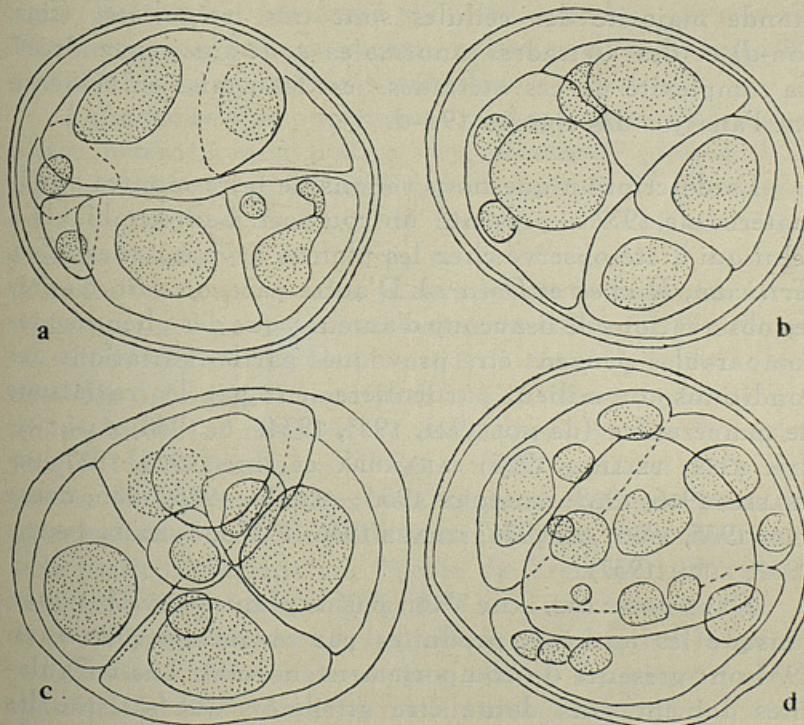


Fig. 19. — Jonquille simple odorante. «Tétrades» irrégulières. Car-noy-carmin-acétique. \times ap. 1400.

A la métaphase de la division homotypique, nous avons trouvé des plaques normales à 7 chromosomes (fig. 17a) et d'autres montrant plusieurs répartitions inégales (p. e., 10: 4, fig. 17b).

La plupart des fois tous les chromosomes se présentent clivés longitudinalement, ce qui montre que plus fréquemment la séparation des chromatides des univalents n'a pas lieu à l'anaphase I. En dehors de ces figures, nous en

avons très souvent trouvé d'autres présentant des plaques accessoires, à nombres chromosomiques variables (fig. 17c). Quelquefois, certains micro-nuléi peuvent dégénérer et former des «microcysts» à la métaphase II (fig. 17d).

Par suite des répartitions chromosomiques inégales, de l'existence de plaques accessoires, de la formation de ponts et de l'apparition de retardataires, les anaphases II de la grande majorité des cellules sont très irrégulières (figs. 18a-d) et des «tétrades» anormales sont ainsi engendrées. La complexité de ces «tétrades» est bien mise en évidence par l'analyse des figures 19a-d.

La description que nous venons de faire montre que le matériel de 1937 a présenté un comportement semblable à celui qui a été observé chez les plantes asynaptiques (*Zea*, *Triticum*, *Rumex* et *Datura*). D'autre part, on sait, d'après les observations de beaucoup d'auteurs, que des phénomènes comparables peuvent être provoqués par les variations des conditions du milieu, particulièrement par les variations de température (de MOL 1921, 1923, 1934a, b, 1936; BORGENTAM 1922; BELLING 1925; SAKAMURA et STOW 1926, 1927; MICHAELIS 1926, 1928; HEILBORN 1930; CÂMARA 1935, 1936; OEHLKERS 1935, 1936; SAX 1936; STRAUB 1936, 1937a, b; HASELWARTER 1937; ZÜRN 1937).

Dans notre cas, il ne s'agit pas de plantes asynaptiques, puisque les anthères produites par ces mêmes plantes en 1934 ont présenté un comportement normal. Les irrégularités doivent sans doute être attribuées au fait que les plantes, en 1937, ont été soumises aux conditions de culture suivantes: — Nos plantes sont cultivées en pots dans une petite enceinte du Jardin Botanique, exposée au Sud-Est et extrêmement chaude. Pour protéger les bulbes des températures assez élevées des mois de Juin, Juillet, Août et Septembre, nous avons transporté les plantes, au commencement du mois de Juin, dans un cloître assez frais existant à l'intérieur des bâtiments de l'Institut. Elles y sont restées jusqu'à la fin du mois de Septembre, date à laquelle les plantes ont été ramenées dans le Jardin. Nous avons alors remplacé la terre des pots, après quoi les bulbes ont été

arroisés. Le mois d'Octobre 1937 étant très chaud, les plantes ont été soumises, par suite du transfert du cloître au Jardin, à une variation de température assez considérable. Nous croyons que cette variation de température et l'arrosage ont «forcé» les plantes qui ont ainsi fait les divisions réductrices vers le 4 Octobre, tandis que ces mêmes plantes, en 1934, année où elles n'ont subi aucun traitement, les ont fait beaucoup plus tard, vers le 11 Décembre. Nous croyons donc que cette variation de température a provoqué le comportement irrégulier.

Le manque d'accouplement des chromosomes à la métaphase hétérotypique pourra être provoqué, comme il est bien connu, par manque d'appariement des chromosomes au zygotène, par manque de formation de chiasmata aux premiers stades du diplotène, ou encore par la disparition des chiasmata aux stades plus avancés de la prophase, en conséquence d'une terminalisation accélérée.

Pour éclaircir ce problème, il faudrait faire une étude détaillée du zygotène, du pachytène et des premiers stades du diplotène et analyser le comportement des chiasmata jusqu'à la métaphase. Comme notre matériel était fort pauvre en figures de prophase, nous n'avons pas pu entreprendre cette étude. Ce problème, d'ailleurs, a été déjà envisagé particulièrement par l'école de Freiburg i. Br. (OEHLKERS 1935, 1936; STRAUB 1936, 1937 a, b; HASELWARTER 1937; et ZÜRN 1937), aux travaux de laquelle nous renvoyons le lecteur.

Comme nous n'avons pas trouvé de ponts dans le matériel de 1934 et que nous en avons rencontrés dans le matériel de 1937, nous pourrons conclure que le choc, subi par les plantes en 1937, a provoqué, en dehors des modifications des conditions d'accouplement des chromosomes, des altérations structurelles parmi lesquelles se trouvent probablement des fusions de chromatides bou-à-bout et des inversions à l'extrémité des branches de quelques chromosomes. Il se pourrait que ces modifications des chromosomes eussent eu lieu pendant la division pré-méiotique ou pendant la prophase méiotique.

Les variations des conditions du milieu survenues dans nos cultures pourront sans doute aussi se produire

dans les conditions naturelles, puisqu'il suffirait d'une simple période pluvieuse accompagnée d'un abaissement de température et suivie d'une autre période chaude. Or, ces conditions climatiques étant très fréquentes chez nous vers la fin de Septembre, il pourrait bien arriver que les anomalies observées dans nos cultures apparaissent également dans les conditions naturelles. Les plantes ayant subi le choc présenteraient une floraison précoce et, comme la majorité de leurs gamètes est dégénérée, il y aurait une grande probabilité pour que les gamètes diploïdes, qui,

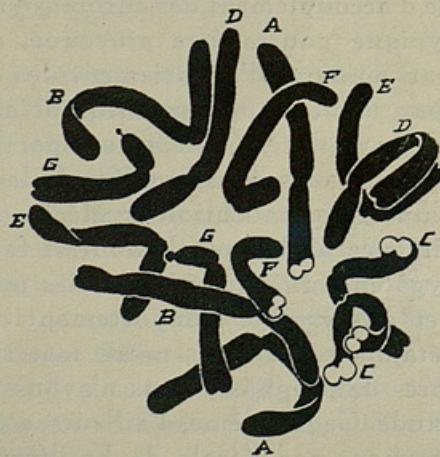


Fig. 20.—*Jonquille double odorante*. Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. Navachine; hématoxyline ferrique. $\times 2750$.

comme nous l'avons vu, peuvent se former, s'accouplent et engendrent des formes tétraploïdes. À ce processus doit sans doute être attribuée la formation à l'état naturel de beaucoup de formes tétraploïdes.

c) *Jonquille double odorante*. — Cette forme horticole à fleur double possède une garniture chromosomique semblable en tout à celle qui a été établie pour la variété *Henriquesi* et pour la forme *Jonquille simple odorante* (fig. 20).

8. *Narcissus jonquilloides* Willk.

Cette espèce a déjà fait l'objet d'un travail antérieur (FERNANDES 1939). Nous y avons montré qu'elle possède 21

chromosomes, dont 14 correspondent à la garniture diploïde de *N. jonquilla* (fig. 21a, b; les paires chromosomiques A-G) et 7 à la garniture haploïde de *N. gaditanus* Boiss. et Reut. (fig. 21a, b; les chromosomes désignés par les lettres H-N).

Nous basant sur ce fait et sur d'autres fournis par

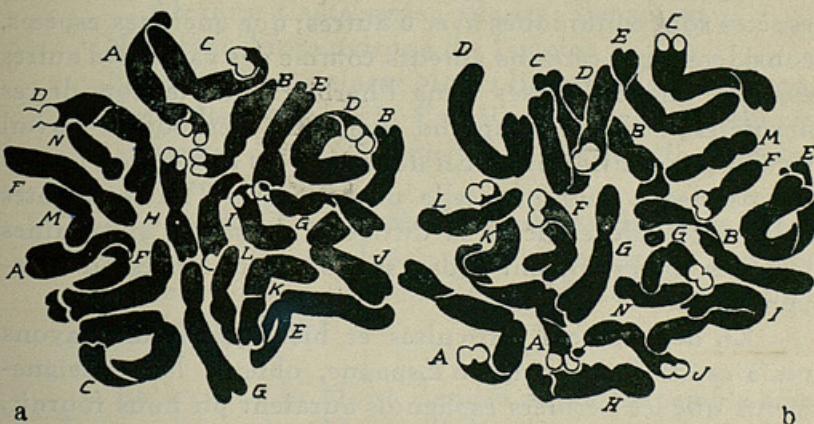


Fig. 21. — *Narcissus jonquilloides* Willk. Plaques équatoriales dans des cellules du méristème radiculaire. Les paires chromosomiques A-G correspondent à la garniture diploïde de *N. jonquilla* et les chromosomes H-N à la garniture haploïde de *N. gaditanus* Boiss. et Reut. Navachine; violet de gentiane. $\times 2750$.

l'étude de la méiose, de la morphologie externe, de la phénologie et de la répartition géographique, nous avons montré aussi, dans ce même travail, que *N. jonquilloides* n'est qu'un hybride, engendré par le croisement d'une forme tétraploïde de *N. jonquilla* avec une forme diploïde de *N. gaditanus* Boiss. et Reut.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

L'étude détaillée de la répartition géographique des plantes offre, à présent, des difficultés considérables. En effet, pour obtenir des données exactes, il faudrait que l'investigateur eût à sa disposition toutes les collections possédant des échantillons des espèces concernant son étude.

Cela n'étant pas possible, le chercheur a dû se borner aux indications bibliographiques et demander aux herbiers les listes des stations qui y sont représentées. Étant donné l'impossibilité de rassembler toutes les indications bibliographiques et le fait que les listes émanant des herbiers, ainsi que les données bibliographiques, peuvent donner des renseignements inexacts (il arrive assez souvent que des espèces sont confondues avec d'autres; que quelques espèces, considérées par certains auteurs comme des variétés d'autres espèces, ont été mises dans l'herbier sous le nom de ces dernières; etc.), on comprend que cette méthode de travail ne soit pas satisfaisante. En dehors de ces difficultés, l'étude des narcisses, ainsi que celle de beaucoup d'autres plantes cultivées, soulève encore la difficulté de savoir si certaines localités correspondent à des stations spontanées ou subs-pontanées.

En dépit de ces difficultés et bien que nous n'ayons pu, à cause de la guerre d'Espagne, obtenir les renseignements que les herbiers espagnols auraient pu nous fournir, nous avons essayé de faire l'étude de la répartition géographique des espèces qui font l'objet de ce travail. Il est probable que quelques données, concernant certaines stations, ne seront pas exactes. Cependant, nous croyons, puisque nous avons fait un choix critique des localités, que les erreurs ne seront pas nombreuses et qu'elles n'affectent pas les résultats. Voici les données obtenues:

N. juncifolius Lag. se rencontre en Espagne, en France et, selon PARLATORE, en Corse, au Mont Renoso (1). Après une étude critique, il nous semble que nous pourrons établir comme suit la liste des localités de cette espèce:

Corse: Mont Renoso.

France: Des Bouches-du-Rhône (inclusivement) aux Pyrénées-Orientales (inclusivement); Hautes-Pyrénées; Vaucluse; Cévennes; Lot (ROUY, Flore de France, XIII).

(1) La citation de COLMEIRO (1889), qui mentionne *N. juncifolius* au Portugal, dans la Serra de Monchique, est inexacte, puisque aucun spécimen n'existe dans les herbiers portugais. Il s'agit sans doute d'une confusion avec *N. gaditanus*.

Espagne:

Cataluña: San Juliá de Sasera; Monserrat; Prats de Rey; Montagut; Vich; Llusanés; Besora; Puigsacau, aux environs d'Olot; La Mola; Corb; Sagaró.

Aragón: Mont Torrero, aux environs de Zaragoça; Moncayo; Tarazona; Calaceite; Torrecilla de Alcañiz; Castelserás; Blanca; Benedicto.

Navarra: Aux environs de Tudela.

Valencia: Peñagolosa; Monts Bernia; Monts Mongó.

Granada: Sierra de la Cabrilla; Sierra de la Nieve; Sierra de la Yunquera; Serranía de Ronda; Ojen.

Andalucía: Puerto Real; Sanlúcar de Barrameda; Molinillos de Trasierra, aux environs de Cordova; Cerro de San Cristóbal, aux environs de Grazalema.

La localité du Mont Renoso en Corse semble être douteuse, puisque *N. juncifolius* y a été ramassé par REQUIEN seulement en 1847 et qu'il n'y a pas été revu depuis lors. COLMEIRO (1889) mentionne une autre localité, entre Cáceres et Trujillo, en Extremadoure espagnole. Comme quelques auteurs ont souvent confondu *N. juncifolius* et *N. jonquilla* et comme cette dernière espèce se rencontre à la Sierra de Guadalupe, il est probable que la localité entre Cáceres et Trujillo est inexactement indiquée et que les exemplaires qui y furent récoltés étaient des *N. jonquilla*. L'apparition de *N. juncifolius* à Menorca, également d'après les données de COLMEIRO, nous semble douteuse, puisque KNOCHE (1921) ne mentionne pas cette espèce. COLMEIRO indique, pour *N. jonquilla*, deux localités en Aragon: Moncayo et Tarazona. Il se pourrait que les spécimens de ces stations fussent en réalité des exemplaires de *N. juncifolius* et, devant cette probabilité, nous mentionnons ces stations comme étant des localités de *N. juncifolius*.

D'après les données de la liste ci-dessus, nous avons

élaboré la carte de la figure 22, dans laquelle l'existence de *N. juncifolius* à Menorca et en Corse est signalée d'une façon douteuse.

Comme nous l'avons dit, quelques auteurs ont souvent

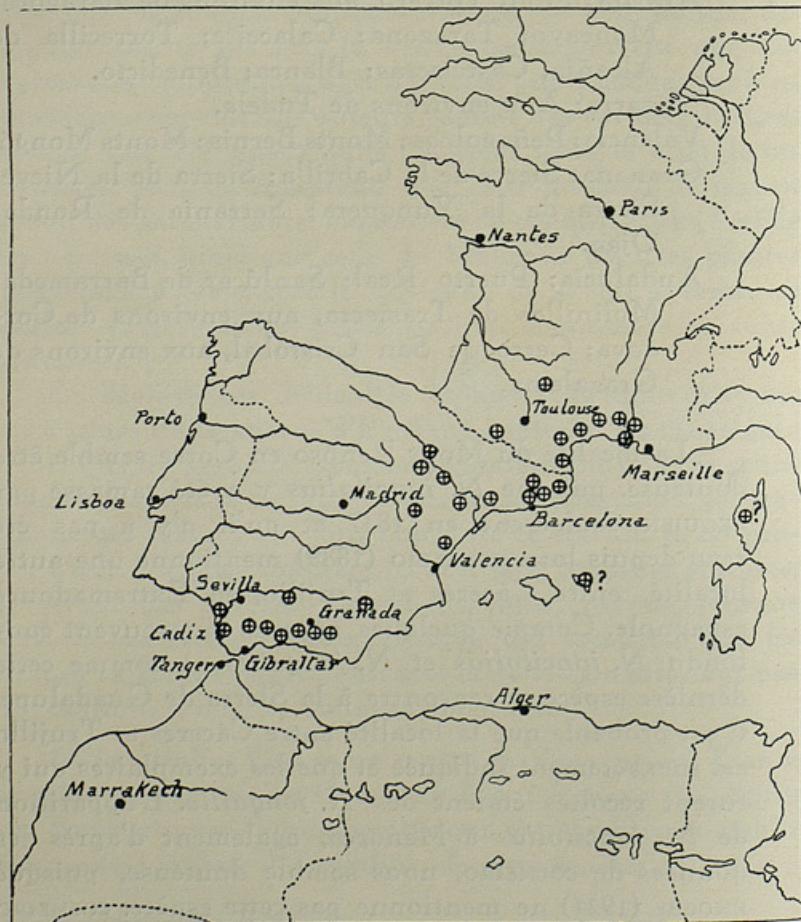


Fig. 22.—Aire géographique de *N. juncifolius* Lag.

confondu *N. juncifolius* avec *N. jonquilla*. C'est pourquoi il est probable que certaines stations considérées comme appartenant à *N. jonquilla* sont en réalité des stations de *N. juncifolius* et que dans les localités où les deux espèces sont simultanément mentionnées (chacune par des auteurs



différents) seule une d'entre elles y existe. Il est donc probable que les stations de Monserrat, environs d'Olot, Montcayo, Tarazona, Peñagolosa et Menorca, mentionnées pour *N. jonquilla* et pour *N. juncifolius*, sont des stations de

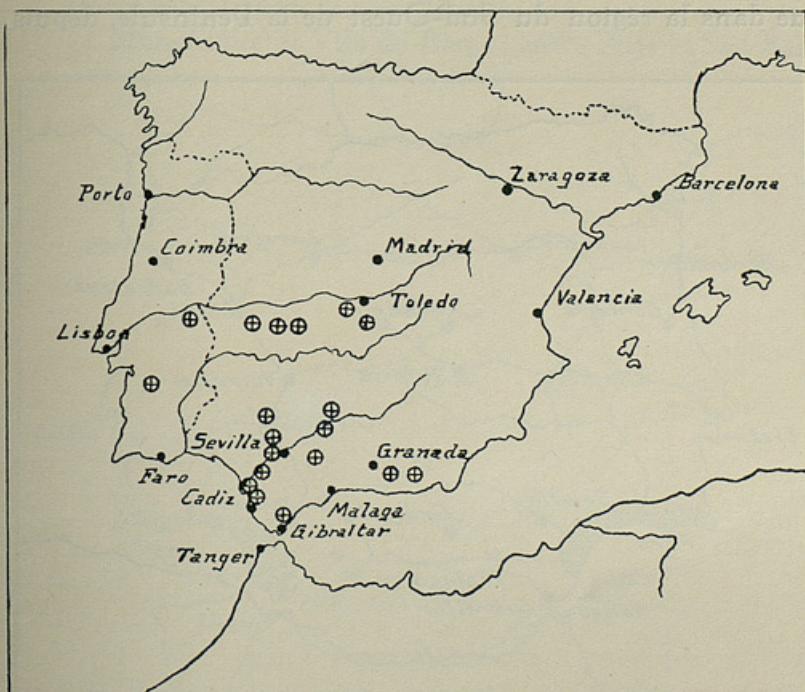


Fig. 23.—Aire géographique de *N. jonquilla* L.

N. juncifolius. En accord avec cette présomption se trouve le fait que BLAZ LÁZARO É IBIZA, dans sa flore, indiquent que *N. jonquilla* se rencontre seulement dans le Sud et l'Ouest d'Espagne. Voici la liste des localités qui nous semble correcte et d'après laquelle la carte de la figure 23 a été élaborée:

Castilla-la-Nueva: Monts des environs de Toledo.

Granada: Sierra de la Nieve.

Andalucía: Environs de Sevilla; Gilbraltar; Puerto de Santa María; Estepa; Pedroso; Sanlúcar de Barrameda; environs de Trasierra; Jerez de la Frontera.

Extremadura: Sierra de Guadalupe; entre Cáceres et Trujillo.

Portugal: Castelo de Vide; Torrão.

Narcissus gaditanus Boiss. et Reut. ne se rencontre que dans la région du Sud-Ouest de la Péninsule, depuis

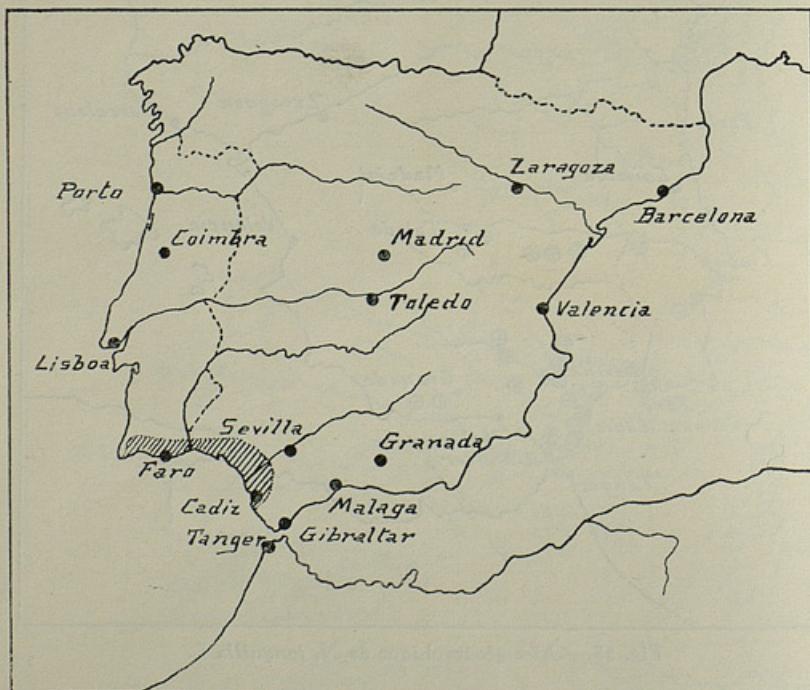


Fig. 24.—Aire géographique de *Narcissus gaditanus* Boiss. et Reut.

Chiclana presque jusqu'au Cap St. Vincent, comme le montre la liste des stations et la carte de la figure 24.

Andalucía: Cerro de San Cristóbal, aux environs de Grazalema; environs de Medina-Sidonia; entre Chiclana et Medina-Sidonia; environs de Cádiz; environs de Jerez de la Frontera; entre Ayamonte et Huelva.

Portugal: Entre Monchique et Lagos; São Bartolomeu de Messines; Odiacaxere; Silves; Loulé.

En ce qui concerne *N. jonquilloides* nous avons réussi à établir la liste suivante des localités:

Andalucía: Entre Sevilla et Cádiz; Sanlúcar de Barrameda.

Portugal: Lagos; entre Monchique et Lagos; entre Monchique et Vila do Bispo; entre Alte et São Bar-

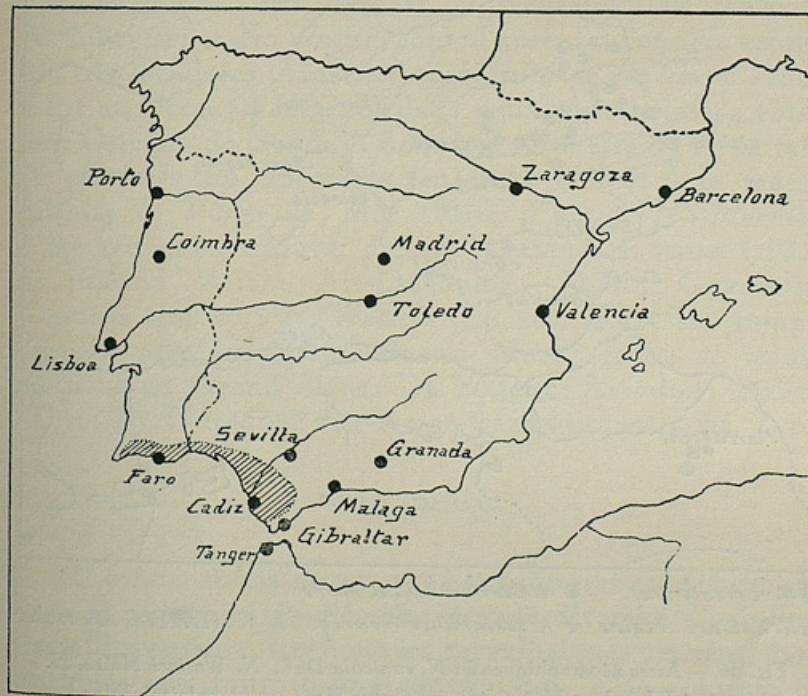


Fig. 25.—Aire géographique de *N. jonquilloides* Willk.

tolomeu de Messines; entre Monchique et Vila Nova de Portimão; entre Vila Nova de Portimão et Lagos.

Bien que cette liste nous indique une aire discontinue, nous croyons qu'elle est ininterrompue depuis Cádiz presque jusqu'au Cap St. Vincent. Les aires géographiques de *N. jonquilloides* (fig. 25) et de *N. gaditanus* (fig. 24) sont ainsi presque superposables.

N. rupicola Duf. croît dans les fissures des rochers des

montagnes élevées d'Espagne et du Portugal. Il avance vers le Nord-Ouest de la Péninsule plus considérablement que toutes les autres espèces du même groupe, comme on le voit par la liste des localités et par la carte de la figure 26.

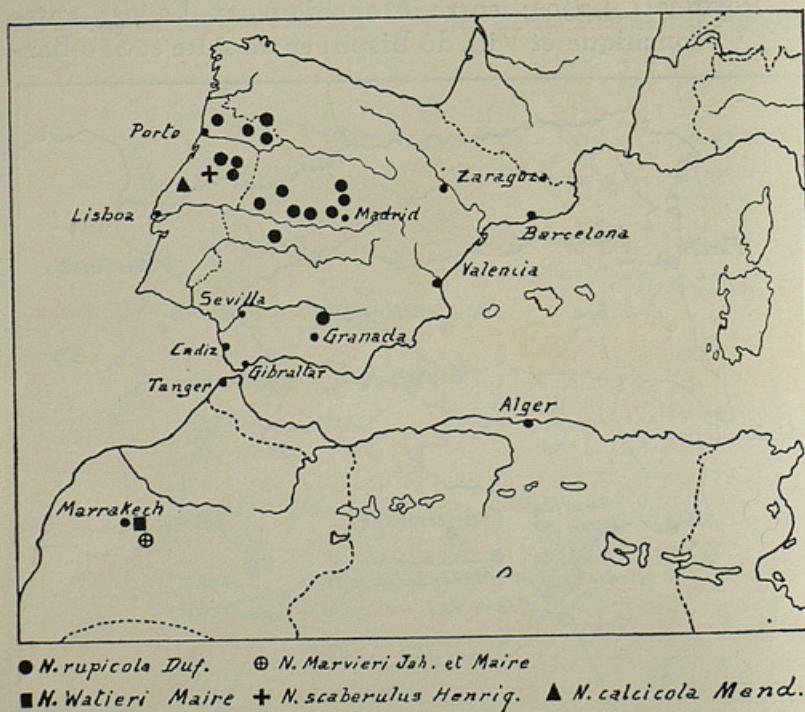


Fig. 26. — Aires géographiques de *N. rupicola* Duf., *N. Watieri* Maire, *N. Marvieri* Jahand. et Maire, *N. scaberulus* Henr. et *N. calcicola* Mend.

Jaen: Mojón Blanco de Aznatin; La Mata Bejid; Cerro la Vieja; Golondrina; Almadén occidental; Rastras de Albánchez.

Extremadura: Sierra de Majarreina, aux environs de Plasencia; Sierras de Guadalupe.

Castilla-la-Nueva: Sierra de Guadarrama; environs de Buitrago; Somosierra; Navacerrada; Monts del Escorial; Cuesta de San Pedro, aux environs de Chozas; Miraflores; Cerro de las Aguilas.

Castilla-la-Vieja: Sierra de Gredos; Puertos del Pico; Puertos de Serranillos; Sierra del Barco; Sierra-

luenga; Marichiva; Peñalara; Maliciosa; Cabeza de Hierro.

Léon: Sierra de Béjar.

Portugal: Serra da Estrêla; Trancoso; Serra do Carvalho; Trás-os-Montes; Serra de Montesinho; Póvoa de Lanhoso.

Les quatre autres espèces, *N. scaberulus*, *N. calcicola*, *N. Marvieri* et *N. Watieri* sont, d'après les données actuelles, très localisées. Ainsi, *N. scaberulus* se rencontre seulement au Portugal (fig. 26) dans deux stations assez voisines: Oliveira do Conde et Bobadela (Oliveira do Hospital); *N. calcicola* (fig. 26) ne se rencontre que dans le massif calcaire de Pôrto de Mós (Mira d'Aire); *N. Marvieri* a été seulement trouvé, d'après JAHANDIEZ et MAIRE (1931), au Grand Atlas: Aït-Ougoudid; Djebel Guedrouz; Taourda (fig. 26); *N. Watieri* (fig. 26), enfin, est, comme l'espèce précédente, spéciale au Maroc et ne se trouve aussi qu'au Grand Atlas: Dj. Yagour; Arround; Tizi-n-Test; Dj. Ourgouz; Aït-Amer (JAHANDIEZ et MAIRE, *l. c.*).

DISCUSSION

Il existe, sur la question de la délimitation des espèces dans le groupe ici étudié, une grande diversité d'opinions parmi les auteurs. Les données caryologiques peuvent, dans quelques cas, fournir une contribution à la solution de quelques uns de ces problèmes. Ainsi:

Quelques auteurs considèrent *N. rupicola* Duf. comme une sous-espèce (BAKER 1888), ou comme une variété (ASCHERSON et GRAEBNER 1905-1906, BOWLES 1934) de *N. juniperinus* Lag. *N. rupicola*, cependant, s'écarte de cette dernière par sa fleur sessile, ou pourvue d'un pédicelle très court, peu odoriférante et toujours solitaire et par ses feuilles glauques, planes ou légèrement canaliculées sur la page supérieure et pourvues de deux ou trois côtes saillantes sur la page inférieure. Nous croyons que ces caractères sont suffisamment importants et qu'ils justifient la séparation de *N. rupicola* en une espèce distincte. Les données caryolo-

giques, montrant que les idiogrammes de ces deux espèces sont assez distincts (fig. 27), coïncident avec cette opinion, adoptée aussi par GRAELLS (1859), WILLKOMM et LANGE (1861), SAMPAIO (1909-1914), COUTINHO (1913), etc.

N. gaditanus Boiss. et Reut. est considéré par quelques auteurs comme une sous-espèce (BAKER 1888) ou variété (ASCHERSON et GRAEBNER 1905-1907, SAMPAIO 1909-1914, BOWLES 1934) de *N. juncifolius*. La première espèce, cependant, s'écarte de la deuxième surtout en ce qu'elle posséde des feuilles beaucoup plus étroites (filiformes), des fleurs plus petites, des tépales ovales-lancéolés et le tube du périgone courbe. Les différences morphologiques entre les deux espèces ne sont pas très accentuées et il en est de même pour les caractères caryologiques, puisque la comparaison des idiogrammes (fig. 27) montre qu'ils diffèrent surtout dans les caractères morphologiques d'une paire chromosomique qui est du type Pp' chez *N. juncifolius* et du type $P.$ chez *N. gaditanus*. Aussi, étant donné que les idiogrammes sont distincts, les données caryologiques renforcent l'opinion des auteurs (BOISSIER et REUTER 1859, WILLKOMM et LANGE 1861, HENRIQUES 1887, COUTINHO 1913) qui considèrent *N. gaditanus* comme une espèce autonome.

Quelques auteurs considèrent *N. minutiflorus* Willk. comme une espèce distincte (WILLKOMM 1881-1885, HENRIQUES 1887, SAMPAIO 1931); d'autres comme une sous-espèce de *N. juncifolius* (BAKER 1888, ASCHERSON et GRAEBNER 1905-1907, BOWLES 1934); et d'autres, enfin, comme une sous-espèce de *N. gaditanus* (COUTINHO 1913). Parmi les exemplaires d'une population de *N. gaditanus*, recueillie à l'Algarve, nous avons trouvé aussi quelques échantillons qui correspondaient aux caractères de *N. minutiflorus* Willk. L'étude du nombre et de la morphologie des chromosomes nous a montré que ces exemplaires n'étaient pas caryologiquement différents de ceux identifiés comme *N. gaditanus*. Etant donné que *N. minutiflorus* s'écarte de *N. gaditanus* par des caractères peu marqués et que son idiogramme est semblable à celui de cette dernière, nous croyons, en accord avec COUTINHO (1913), que l'espèce en discussion pourra être considérée comme une sous-espèce

ou mieux comme une variété de *N. gaditanus* Boiss. et Reut.

N. scaberulus, décrit par JÚLIO HENRIQUES en 1888, a été considéré par SAMPAIO (1909-1914) comme une variété de *N. rupicola*. Ces deux formes présentent des idiogrammes semblables et, pour cette raison, les caractères caryologiques ne pourront aucunement nous aider pour la solution de ce problème. *N. scaberulus*, cependant, s'écarte de *N. rupicola* en ce qu'il possède des feuilles plus ou moins étalées, aux marges serrées; des fleurs (1-2) pédicellées, beaucoup plus petites; et une couronne subcylindrique. Ces caractères rendent, à notre avis, *N. scaberulus* assez distinct de *N. rupicola* et nous croyons qu'il pourra être considéré comme une espèce distincte.

N. calcicola est assez voisin de *N. scaberulus*, ce qui est aussi en accord avec les caractères caryologiques. Il s'écarte de la dernière espèce en ce qu'il est plus vigoureux; possède des feuilles généralement dressées, aux marges lisses; des fleurs plus grandes; une hampe florale striée, sub-comprimée; et des graines plus volumineuses.

N. Marvieri a été décrit par JAHANDIEZ et MAIRE en 1925. Plus récemment, MAIRE (1938) l'a considéré comme une variété de *N. rupicola*. Comme nous n'avons pu, faute de matériel, faire l'étude caryologique et examiner des spécimens de cette espèce, nous ne pourrons pas émettre d'opinion à ce sujet. Cependant, on constate, d'après la description de JAHANDIEZ et MAIRE et d'après les dernières données de MAIRE (1938), que les caractères qui le distinguent de *N. rupicola* sont peu marqués. Aussi, croyons-nous, en accord avec MAIRE (1938), qu'il pourra être considéré comme une variété de *N. rupicola*.

N. jonquilloides Willk. a été envisagé par quelques auteurs comme étant une espèce distincte (WILLKOMM 1881-1885, HENRIQUES 1887, BOWLES 1934); d'autres l'ont considéré ou comme une sous-espèce (BAKER 1888) ou comme une variété de *N. jonquilla* (ASCHERSON et GRAEBNER 1905-1907, COUTINHO 1913). L'étude caryologique détaillée, exposée dans un travail antérieur (FERNANDES 1939), a montré que cette espèce n'est qu'un hybride engendré par

le croisement d'une forme tétraploïde de *N. jonquilla* avec une forme diploïde de *N. gaditanus*. Les caractères de la morphologie externe montrent qu'il est assez voisin de *N. jonquilla*, mais il en diffère, d'après les propres paroles de WILLKOMM, «par son bulbe plus petit, par ses feuilles plus étroites et plus courtes que la tige, par ses pédoncules plus longs que la spathe, par ses fleurs plus petites et surtout par sa couronne presque aussi longue que les lobes du pérgone» (WILLKOMM 1881-1885, p. 56 et 57). On constate donc que les caractères morphologiques permettant de distinguer *N. jonquilloides* de *N. jonquilla* correspondent ou bien à des conditions intermédiaires entre *N. jonquilla* et *N. gaditanus*, ou bien à des caractères de *N. gaditanus*. Les différences par rapport à cette dernière espèce sont bien marquées, puisque les plantes sont beaucoup plus vigoureuses; les feuilles plus larges; les fleurs plus grandes; et le tube du pérgone droit.

De nombreuses recherches ont montré que, dans beaucoup de groupes végétaux, l'hybridation seule ou l'hybridation précédée ou suivie de certaines altérations chromosomiques a été un facteur d'importance dans la différenciation des espèces. Nous croyons qu'il est préférable de continuer à attribuer à ces espèces, dont l'origine hybride a été mise en évidence et dont l'existence à l'état spontané est certaine, des désignations spécifiques. De cette façon, étant donné que *N. jonquilloides* présente des différences marquées par rapport aux espèces dont il est le plus voisin, nous croyons qu'il peut être considéré comme une espèce distincte, cela en accord avec WILLKOMM (1881-1885), HENRIQUES (1887) et BOWLES (1934).

En conclusion de cette discussion, nous pourrons dire que le groupe Jonquilla du genre *Narcissus* est constitué par les espèces suivantes: *N. scaberulus* Henr., *N. calcicola* Mend., *N. rupicola* Duf., *N. Watieri* Maire, *N. juncifolius* Lag., *N. gaditanus* Boiss. et Reut., *N. jonquilla* L. et *N. jonquilloides* Willk.

En nous rapportant aux caractères de la morphologie externe, nous constatons que ces espèces peuvent être divisées en trois sous-groupes, à savoir:

A — Plantes petites; feuilles glauques relativement larges, légèrement canaliculées sur la page supérieure et pourvues de deux ou trois côtes saillantes sur la page inférieure; fleurs peu odoriférantes:

N. scaberulus Henr.

N. calcicola Mend.

N. rupicola Duf.

N. Watieri Maire

B — Plantes petites; feuilles vertes, relativement plus étroites, légèrement canaliculées sur la page supérieure et convexes sur la page inférieure; fleurs odoriférantes:

N. juncifolius Lag.

N. gaditanus Boiss. et Reut.

C — Plantes robustes; feuilles vertes, subcylindriques-jonciformes; fleurs très odoriférantes:

N. jonquilla L.

N. jonquilloides Willk.

La comparaison des idiogrammes de toutes ces espèces montre que cette classification est tout-à-fait en accord avec les caractères caryologiques. Ainsi: *N. scaberulus*, *N. calcicola*, *N. rupicola* et *N. Watieri* possèdent des idiogrammes semblables, c'est-à-dire qu'ils appartiennent au même caryotype. Les deux espèces du sous-groupe B, *N. juncifolius* et *N. gaditanus*, sont aussi très voisines, puisque, comme nous l'avons déjà remarqué, leurs idiogrammes ne diffèrent que par une paire chromosomique qui est du type Pp' chez *N. juncifolius* et du type P . chez *N. gaditanus*. *N. jonquilla*, finalement, appartient à un autre caryotype, peut-être intermédiaire entre les deux précédents.

Ces faits montrent donc qu'il y a, dans ce groupe, un parallélisme assez net entre les caractères caryologiques et ceux de la morphologie externe et que, par conséquent, les caractères caryologiques pourront bien servir, en connexion avec les autres caractères (morphologiques, anatomiques, physiologiques et de la répartition géographique) à mettre au point les questions systématiques.

Il nous reste maintenant essayer à mettre en relief les processus selon quoi les espèces se sont probablement engendrées. Pour résoudre ce problème, il faut chercher l'idiogramme qui, selon toutes probabilités, est le plus primitif: c'est ce problème qui retiendra tout d'abord notre attention.

Les investigations caryologiques de quelques auteurs (LEWITSKY 1931, LEVAN 1935, BABCOCK, STEBBINS et JENKINS 1937, etc.) tendent à montrer que les types primitifs possèdent, en général, des caryotypes constitués par des chromosomes approximativement de même taille et isobrachiaux, tandis que les types récents montrent des garnitures à chromosomes inégaux, appartenant principalement aux types hétérobrachial et céphalobrachial. Cependant, comme ce principe peut être, ainsi que nous l'avons montré (FERNANDES 1933 a, 1934) faux, il sera nécessaire de le contrôler avec les données provenant d'autres sources d'information, particulièrement de la morphologie externe et de la répartition géographique. En suivant cette méthode, nous avons fait l'analyse des caryotypes des trois sous-groupes au point de vue de leur spécialisation et nous avons été amenés aux conclusions suivantes:

1 — Le caryotype du sous-groupe B (fig. 27) ne pourra pas être considéré comme primitif, puisque, constitué seulement par des chromosomes hétérobrachiaux, il offre une spécialisation assez nette. Les données de la répartition géographique, montrant que ce sous-groupe, du fait qu'il n'a pu avoir de représentants en Afrique du Nord, ne saurait être considéré comme primitif, s'accordent avec cette conclusion. Il en est de même pour les caractères de la morphologie externe qui indiquent que ce sous-groupe est assez différencié.

2 — L'idiogramme du sous-groupe C (fig. 27) ne pourra pas non plus, pour la raison invoquée à propos du sous-groupe précédent, être considéré comme primitif et cette conclusion s'accorde aussi avec les données de la répartition géographique et avec ceux fournis par les caractères de la morphologie externe.

3 — L'idiogramme du sous-groupe A (fig. 27) possède, en dehors des chromosomes hétérobrachiaux semblables à ceux qui se trouvent chez les deux autres sous-groupes, deux paires chromosomiques isobrachiales dont une très longue. Ces caractères l'indiquent donc comme étant l'idiogramme le plus primitif du groupe Jonquilla. Cette conclusion est conforme aux données de la répartition géographique qui indiquent que ce sous-groupe est primitif, puisqu'il possède une aire disjointe et assez étendue (depuis le Grand Atlas jusqu'aux montagnes de la Province de Léon et du Nord du Portugal). Les données de la morphologie externe semblent s'accorder aussi avec cette conclusion, puisque ce sous-groupe est caractérisé par des fleurs peu odoriférantes et que l'une des espèces, *N. scaberulus*, possède des fleurs assez petites, caractères qui peuvent être considérés comme primitifs.

Comme le groupe est très homogène, il est probable qu'il a eu une origine monophylétique et que la souche en a été une espèce possédant un idiogramme semblable à celui que nous trouvons dans le sous-groupe A.

Nous pourrons maintenant, par l'étude comparative des idiogrammes, essayer d'éclaircir les processus au moyen desquels les espèces ont pris naissance. Cet étude nous a conduit aux résultats suivants :

1 — Les espèces *N. scaberulus*, *N. calcicola*, *N. rupicola* et *N. Watieri* ont pris naissance au moyen de mutations factorielles seules ou au moyen de mutations factorielles accompagnées de remaniements chromosomiques qui ne peuvent pas être mis en évidence par la simple comparaison des chromosomes somatiques (inversions, translocations réciproques de segments égaux, petites délections, etc.).

Deux cas auraient pu se présenter: a) Toutes les espèces auraient été engendrées à partir de la même espèce primitive; b) l'espèce primitive a engendré une ou plusieurs espèces qui, à leur tour, ont donné naissance à d'autres. Nous croyons, pour des raisons géographiques et morphologiques, que la deuxième façon de concevoir les choses est la plus probable et que de l'espèce primitive se sont diffé-

renciées directement *N. rupicola* et *N. scaberulus*. *N. rupicola* aurait ensuite engendré la variété *Marvieri* (*N. Marvieri* Jahand. et Maire) qui, à son tour, par mutation des facteurs de la couleur des fleurs, aurait engendré *N. Wa-*

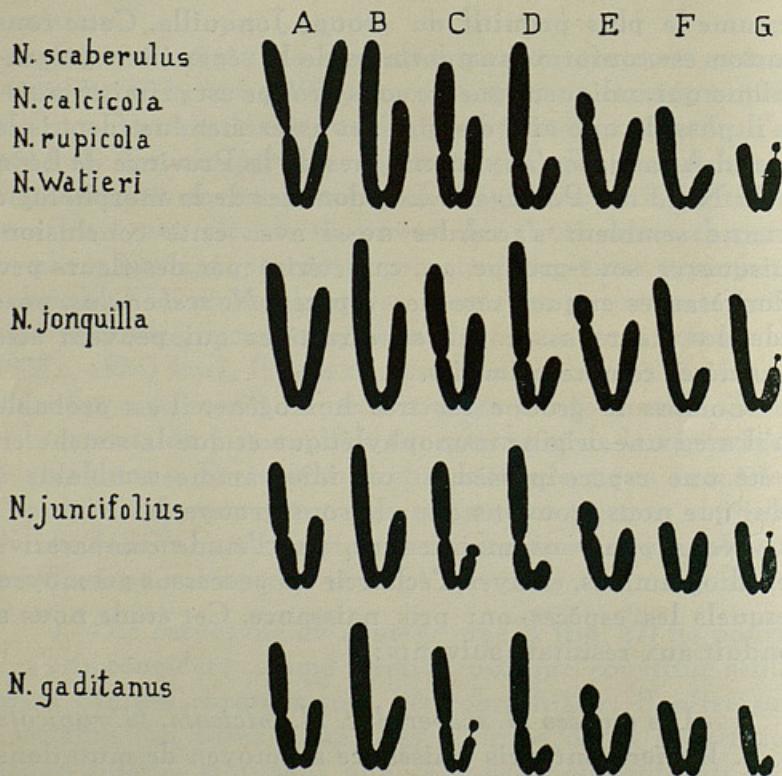


Fig. 27. — Schéma montrant les idiogrammes de toutes les espèces du groupe Jonquilla. On pourra, d'après la comparaison de ces idiogrammes, inférer les processus qui ont agi dans l'évolution du groupe.

tieri. *N. scaberulus*, qui, parce qu'il possède quelques caractères primitifs, pourrait probablement être considéré comme le représentant direct de l'espèce primitive, c'est-à-dire une forme spécialisée de cette espèce primitive, aurait, à son tour, engendré *N. calcicola*.

2 — La comparaison de l'idiogramme primitif avec celui de *N. jonquilla* (fig. 27) montre que les paires B, C, D et

E se correspondent complètement, tandis que les au res, A, F et G, sont différentes. Ainsi: la paire A, qui est du type LL, dans l'idiogramme primitif, est du type Ll chez *N. jonquilla* et présente encore la branche L plus courte; la paire F, qui est du type lp chez les deux caryotypes, offre, chez *N. jonquilla*, la branche l un peu plus longue; la paire G, finalement, est du type PP' dans l'idiogramme primitif et du type lp' chez *N. jonquilla*. Ces faits montrent donc que l'idiogramme de *N. jonquilla* pourrait avoir été engendré par la fusion de deux gamètes également modifiés, formés par suite des translocations de deux segments, provenant de chacune des branches du chromosome A, vers la branche l du chromosome F et la branche non-satellitifère du chromosome G. Les conséquences génétiques provoquées par ces translocations, celles provoquées peut-être par d'autres remaniements chromosomiques que ces études n'ont pas montré et celles provenant de mutations factorielles pourraient donc être responsables de l'apparition de *N. jonquilla*.

3—La comparaison de l'idiogramme primitif avec celui de *N. juncifolius* montre qu'il y a eu, dans la différenciation de cette espèce, des modifications beaucoup plus profondes que celles qui ont produit la différenciation de *N. jonquilla*. Tout d'abord, comme les chromosomes de *N. juncifolius* sont plus courts que ceux de l'idiogramme primitif, nous croyons à une mutation d'un gène contrôlant la taille des chromosomes et ayant provoqué son raccourcissement. L'existence de ce gène et la survie de cette mutation sont rendus probables par le fait que chez *N. juncilloides*, forme engendrée par l'hybridation d'une forme tétraploïde de *N. jonquilla* avec une forme diploïde de *N. gaditanus* (cette espèce est tout-à-fait voisine de *N. juncifolius*), les chromosomes de *N. jonquilla* subissent un raccourcissement sous l'influence du génome *gaditanus* (voir FERNANDES 1939). De cette façon, les paires chromosomiques B, C, D, E et G correspondront aux chromosomes indiqués par les mêmes lettres dans l'idiogramme primitif et la différence très nette qu'on peut remarquer dans la

longueur des branches courtes pourra être attribuée au raccourcissement provoqué par l'action génique (les raccourcissemens correspondants des branches longues ne pourraient pas être mis en évidence avec autant de netteté à cause de l'extraordinaire longueur de ces mêmes branches).

En dehors de l'action génique qui a produit cette différence très marquée, nous croyons aussi que la différenciation de l'idiogramme de *N. juncifolius* a été également accompagnée d'autres phénomènes, en particulier d'éliminations de segments chromosomiques. Cette idée est rendue probable par la comparaison des chromosomes A et F. En effet, le chromosome A est isobrachial dans l'idiogramme primitif, tandis qu'il est hétérobrachial chez *N. juncifolius*; nous croyons donc qu'il a perdu un segment d'une de ces branches et cette perte l'a rendu hétérobrachial. Le chromosome F est du type lp dans l'idiogramme primitif et du type pp chez *N. juncifolius*; il pourrait donc avoir été engendré par la perte d'un segment de la branche I.

En dehors de ces altérations il est aussi probable que d'autres modifications, telles que des translocations, sont encore survenues. Un de ces phénomènes semble être mis en évidence par le chromosome F, puisque la branche courte de ce chromosome est plus longue chez *N. juncifolius* que dans l'idiogramme primitif.

4 — La comparaison des caractères de la morphologie externe de *N. juncifolius* avec ceux de *N. gaditanus* montre, comme nous l'avons déjà remarqué, que ces deux espèces sont assez voisines. La comparaison des idiogrammes, tout en confirmant ce fait, montre de plus que *N. gaditanus* s'est différencié à partir de *N. juncifolius* et non à partir de l'espèce primitive. Le mécanisme de cette différenciation peut être inféré de l'étude comparée des idiogrammes:— Les paires chromosomiques A, B, D, E et F se correspondent entièrement dans ces deux espèces, tandis que les paires chromosomiques C et G, qui sont respectivement des types Lp et Pp' chez *N. juncifolius*, deviennent respectivement des types Lp' et P. chez *N. gaditanus*. Il semble donc que le chromosome G de *N. juncifolius* a perdu un

segment constitué par le satellite et une grande partie de la branche p et que le chromosome C est devenu satellitifère.

Pour expliquer l'apparition du nouveau type de chromosome satellitifère, deux hypothèses sont possibles: 1) il y a eu, avant l'élimination du segment du chromosome Pp' contenant la région nucléologénique, une translocation de toute ou d'une partie de cette même région dans le chromosome C; 2) le chromosome C était potentiellement nucléolaire du fait qu'il possédait une région nucléologénique qui était normalement dominée par celle existant dans le chromosome Pp'. Entre ces deux hypothèses, la deuxième nous semble la plus probable, puisque nous avons trouvé de nombreuses figures chez *N. juncifolius* dans lesquelles le chromosome C présentait une constriction acinétique isolant, à l'extrémité de la branche p, un petit corpuscule ayant l'aspect d'un satellite. Il est à remarquer de plus que chez *N. reflexus* et *N. triandrus* (FERNANDES 1935), espèces qui possèdent des idiogrammes assez semblables à celui que l'on trouve chez *N. juncifolius*, il y a aussi un chromosome satellitifère de ce type.

Ces faits nous incitent à croire que *N. gaditanus* s'est différencié à partir de *N. juncifolius* par déficience d'un segment du chromosome Pp'. Il nous semble que les caractères de la morphologie externe s'accordent avec ce mécanisme de différenciation, puisque *N. gaditanus* est caractérisé, par rapport à *N. juncifolius*, par des feuilles beaucoup plus étroites, des fleurs beaucoup plus petites et en général des dimensions moindres, ce qui pourrait avoir été provoqué par la disparition de certains gènes.

En confrontant les idiogrammes de l'espèce primitive, de *N. juncifolius* et de *N. gaditanus*, il ressort, d'une façon assez nette, qu'ici les espèces plus récentes ont des chromosomes plus courts que les espèces plus anciennes. Ce fait semble s'accorder avec les idées de DELAUNAY (1926) sur le «Phylogenetische Cromosomenverkürzung».

5 — *N. jonquilloides*, comme nous l'avons montré dans

un travail antérieur (FERNANDES 1939), a été produit par le croisement d'une forme tétraploïde de *N. jonquilla* avec une forme diploïde de *N. gaditanus*.

* * *

En tenant compte des données apportées par la répartition géographique, la morphologie externe et la caryologie, nous croyons pouvoir exposer comme suit l'histoire probable des espèces du groupe Jonquilla du genre *Narcissus* : —

En laissant de côté toutes les espèces qui ont eu une origine hybride et auxquelles aucune station vraiment spontanée n'a été assignée et en considérant la plupart des autres espèces *sensu amplio*, nous pourrons dire que le genre *Narcissus* se compose de 12 espèces (*N. bulbocodium*, *N. pseudonarcissus*, *N. triandrus*, *N. juncitoliis*, *N. jonquilla*, *N. rupicola*, *N. serotinus*, *N. elegans*, *N. viridiflorus*, *N. poeticus*, *N. tazetta* et *N. Broussonetii*).

L'étude de la répartition géographique montre que toutes ces espèces, sauf peut-être *N. poeticus*, possèdent des représentants dans les montagnes comprises entre les anciens détroits Bétique et Sud-Rifain. On constate aussi que beaucoup d'espèces se trouvent simultanément de part et d'autre de la Méditerranée (*N. bulbocodium*, *N. rupicola*, *N. serotinus*, *N. elegans*, *N. tazetta* et *N. viridiflorus*). Il est donc probable, d'après ces faits, que le centre d'origine et de dispersion du genre *Narcissus* ait été la région constitué par le Sud de l'Espagne, le Nord du Maroc et la zone intermédiaire qui se trouve à présent effondrée sous les eaux de la Méditerranée.

Dans cette région, peut-être un peu après la formation des chaînes alpines, une espèce primitive du genre est apparue. Cette espèce, croissant dans les fissures des rochers et possédant des feuilles glauques, étalées, une ombelle pluriflore et des fleurs jaunes, petites et non odoriférantes, ressemblait, peut-être, au *N. scaberulus* actuel. Elle a engendré ensuite, par mutation, le *N. rupicola*, qui présentait, par rapport à l'espèce primitive, des feuilles dressées, une ombelle presque toujours uniflore, une fleur

plus grande et odoriférante surtout pendant la nuit. Cette espèce, croissant comme l'espèce primitive dans les fissures des rochers, a réussi à s'installer aux altitudes plus élevées où l'espèce primitive ne pouvait pas vivre. De cette façon, *N. rupicola*, mieux adapté que l'espèce primitive, a élargi plus rapidement son aire et au moment de l'effondrement de la région correspondant à la Méditerranée occidentale actuelle, il occupait déjà une aire qui lui a permis de persister dans les montagnes du Sud de l'Espagne et du Nord du Maroc, tandis que l'espèce primitive, détruite en grande partie, ne persistait que dans la région espagnole. L'aire de *N. rupicola* a été ainsi divisée en deux parties par l'ouverture du détroit de Gibraltar et chacune de ces parties va maintenant s'élargir. En Espagne, *N. rupicola* avance surtout vers le Nord-Ouest et ainsi, après avoir occupé le Massif de la Sierra Mágina, il s'installe dans les montagnes de la Nouvelle Castille et de l'Extremadoure et, de là, il continue en gagnant les montagnes du Sud de la Vieille Castille, de Léon et ceux du Nord du Portugal.

Il nous manque certainement des données sur la répartition de cette espèce en Afrique du Nord, puisque la région du Maroc n'a pas encore été suffisamment explorée. Il est donc probable que l'on trouvera *N. rupicola* dans le Rif et le Moyen Atlas. S'il en est ainsi, nous pourrons dire qu'en Afrique *N. rupicola* a avancé vers le Sud-Ouest jusqu'à gagner le Grand Atlas. Là, peut-être au bord de son aire de distribution, il a engendré, probablement par mutation, la variété *Marvieri* qui, à son tour, par mutation aussi, a engendré *N. Watieri*.

L'espèce primitive a engendré aussi, au moyen des changements déjà mentionnés, une autre espèce, *N. juncifolius*, qui, étant pourvue d'une ombelle pluriflore, à fleurs très odoriférantes, a élargi rapidement son aire. En considérant comme exactes les stations de Minorque et du Mont Renoso nous pourrons dire, du fait de que *N. juncifolius* ne se trouve pas en Afrique, qu'il est probable que cette espèce s'est différenciée à l'endroit le plus avancé vers le Nord-Est de l'aire de l'espèce primitive. De cette région, *N. juncifolius* a avancé rapidement vers l'Est, le Nord et le

Nord-Ouest en gagnant la Corse et les montagnes de la région côtière espagnole actuelle, situées probablement au Sud du parallèle de Valence, régions où il a persisté après les grands effondrements qui ont donné naissance à la Méditerranée occidentale.

Après ces effondrements, *N. juncifolius* gagne d'autres contrées à partir des montagnes côtières espagnoles: 1) de la région Nord de la province de Valence, il avance vers le Nord et le Nord-Ouest occupant la Catalogne, l'Aragon et le Sud de Navarra; ensuite, il traverse les Pyrénées et gagne le Midi de la France en même temps qu'il avance aussi un peu vers le Nord dans ce pays; 2) au Sud, dans la province de Granada, il élargit son aire vers le Nord-Ouest, en gagnant Cardoue, et vers l'Ouest en gagnant la côte atlantique de l'Andalousie, à Puerto Real et Sanlúcar de Barrameda.

Pendant ses migrations, *N. juncifolius* a produit des formes polyploïdes, ce qui est mis en évidence par l'apparition de *N. dubius* qui, comme nous l'avons montré (FERNANDES 1937 a), a été engendré par l'hybridation d'une forme tétraploïde de *N. juncifolius* avec une forme de *N. tazetta* à $2n = 22$, suivie de duplication chromosomique. Il est probable que les formes tétraploïdes de *N. juncifolius* existent en Catalogne et que *N. dubius* ait été engendré au Sud de cette province espagnole. De cette région, il a avancé, avec *N. juncifolius*, vers le Nord et le Nord-Ouest, a dépassé les Pyrénées et gagné le Midi de la France. Dans un travail antérieur (FERNANDES 1937 a), nous avons conclu que probablement *N. dubius* a été engendré dans le Sud-Est de la France (peut-être dans le Var ou les Bouches-du-Rhône) et qu'il a, après sa différenciation, avancé vers le Nord et surtout vers l'Ouest, traversant les Pyrénées pour gagner la Catalogne et l'Aragon. Puisque la migration de presque toutes les espèces du genre semble être surtout en direction du Nord et du Nord-Ouest, l'hypothèse que nous venons d'émettre nous semble plus probable, à savoir que *N. dubius* a été engendré au Sud de la province de Catalogne et qu'il a ensuite élargi son aire jusqu'au Midi de la France.

Au bord Sud-Ouest de son aire, dans la province d'Andalousie, *N. juncifolius* a engendré, peut-être par la perte d'un segment chromosomique, *N. gaditanus* qui, après sa différenciation, a avancé vers l'Ouest à travers la région côtière de l'Atlantique en gagnant presque l'extrémité Sud-Ouest de la Péninsule Ibérique. Pendant sa migration, *N. gaditanus* a engendré la variété *minutiflorus* qui croît mélangée avec le type.

Sur le bord Nord de son aire, l'espèce primitive a engendré *N. jonquilla* qui au moment des effondrements de la Méditerranée occidentale croissait déjà dans les montagnes de la côte de l'Espagne actuelle. Alors commencent ses migrations: 1) vers le Nord et le Nord-Ouest pour gagner les Monts des environs de Toledo, la Sierra de Guadalupe et le Portugal, à Castelo de Vide et Torrão; 2) vers le Sud-Ouest, en descendant les versants des montagnes de la province de Granada pour gagner une partie de la province d'Andalousie et la zone côtière de cette même province, comprise entre Gibraltar et Sanlúcar de Barrameda.

En descendant les versants occidentaux des montagnes de la province de Granada vers le littoral atlantique, *N. jonquilla* a probablement engendré des formes tétraploïdes grâce auxquelles il a réussi à croître dans la région côtière. Ces formes tétraploïdes ont alors trouvé sur leur route, dans la région délimitée par une ligne reliant Cádiz, Sevilla, Grazalema, Medina-Sidónia, Chiclana, Cádiz, *N. gaditanus*, avec lequel elles se sont croisées. De ce croisement une nouvelle espèce, *N. jonquilloides*, est née qui, accompagnée de *N. gaditanus*, avance par la région littorale du Sud de l'Andalousie et du Portugal presque jusqu'à gagner le Cap St Vincent (voir FERNANDES 1939).

Avec l'effondrement de la région la plus occidentale de la Méditerranée actuelle, l'espèce primitive a vu son aire réduite peut-être aux montagnes du Sud de l'Espagne. Après ce phénomène elle avance vers le Nord-Ouest, mais, en même temps qu'elle avance, elle disparaît dans la zone traversée. Cependant, son aire s'élargit toujours et elle gagne, déjà très spécialisée, le Portugal. Ici, elle engendre, par mutation, *N. calcicola* et persiste, un peu plus au

Nord, à Oliveira do Conde, sous la forme spécialisée du *N. scaberulus* actuel.

Après cet exposé, nous croyons pouvoir exprimer les relations entre les espèces du groupe Jonquilla par le diagramme de la figure 28.

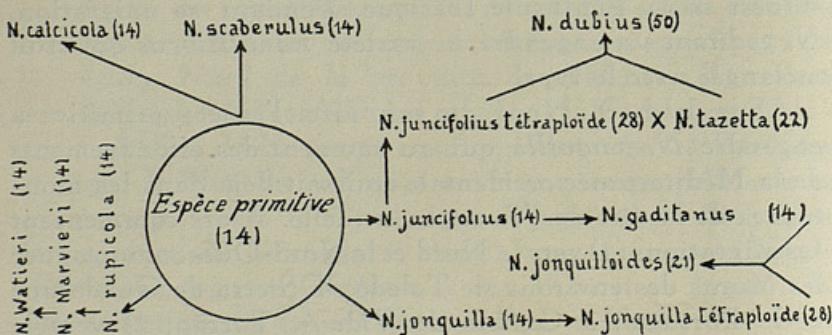


Fig. 28. — Diagramme montrant les relations phylogénétiques et l'évolution des espèces du groupe Jonquilla du genre *Narcissus*. Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre des chromosomes somatiques.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Dans le but d'élucider les relations entre les espèces, d'éclaircir certains points douteux de la systématique et de mettre en évidence les processus évolutifs, nous avons fait l'étude de la morphologie externe, de la répartition géographique et de la caryologie (nombre et morphologie des chromosomes somatiques) des espèces du groupe Jonquilla (au sens de BOWLES) du genre *Narcissus*. Ces études nous ont conduit aux résultats suivants:

1. On devra considérer comme des espèces distinctes du groupe Jonquilla les formes suivantes: *N. scaberulus* Henr., *N. calcicola* Mend., *N. rupicola* Duf., *N. Watieri* Maire, *N. juncifolius* Lag., *N. gaditanus* Boiss. et Reut., *N. jonquilla* L. et *N. jonquilloides* Willk. Il reste, pour l'avenir, à établir si d'autres espèces devront encore être incluses dans ce groupe.

2. *N. Marvieri* et *N. minutiflorus* devront être considérés comme des variétés de *N. rupicola* et *N. gaditanus* respectivement.

3. Les données caryologiques pourront souvent contribuer à la solution du problème de la délimitation des espèces. Ainsi, dans le cas présent, elles ont montré, en toute évidence, que *N. rupicola* et *N. gaditanus* sont distincts de *N. juncifolius* et que *N. jonquilloides* diffère de *N. jonquilla*. Dans d'autres cas, le nombre et la morphologie des chromosomes somatiques ne sont pas suffisants pour résoudre ces problèmes (cas de *N. calcicola*, *N. scaberulus*, *N. rupicola* et *N. Watieri*).

4. L'étude des caractères de la morphologie externe montre que les espèces du groupe *Jonquilla* peuvent être partagées en trois sous-groupes :

A : *N. scaberulus*, *N. calcicola*, *N. rupicola*, *N. Watieri*

B : *N. juncifolius*, *N. gaditanus*

C : *N. jonquilla*, *N. jonquilloides*.

Les trois mêmes sous-groupes peuvent être établis en nous basant sur les caractères du nombre et de la morphologie des chromosomes somatiques, puisque chacun de ces sous-groupes correspond à un caryotype différent. Il y a donc ici un parallélisme assez étroit entre les caractères de la morphologie externe et les caractères caryologiques, ce qui montre que ceux-ci devront être aussi employés dans les études de systématique.

5. Il semble, d'après les données de la morphologie externe et de la répartition géographique, que le sous-groupe A devra être considéré comme étant le plus primitif. La même conclusion se dégage de l'étude caryologique, puisque le caryotype de ce sous-groupe possède, dans sa constitution, deux chromosomes isobrachiaux, tandis que les caryotypes des deux autres sous-groupes se composent seulement de chromosomes hétérobrachiaux. Il est donc très probable que le caryotype du sous-groupe A représentera le caryotype primitif du groupe, à partir duquel les autres ont été engendrés.

6. La comparaison de l'idiogramme primitif avec ceux de *N. juncifolius* et de *N. gaditanus* suggère que dans l'évolution du sous-groupe B a eu lieu une diminution graduelle de la longueur des chromosomes, en accord avec l'idée de DELAUNAY du «Phylogenetische Chromosomenverkürzung».

7. Les données caryologiques, de la morphologie externe et de la répartition géographique semblent indiquer que *N. scaberulus*, *N. calcicola*, *N. rupicola*, *N. jonquilla* et *N. juncifolius* sont dérivés d'une espèce primitive ressemblant peut-être au *N. scaberulus* actuel et ayant un idiogramme semblable. La comparaison de cet idiogramme primitif avec celui des autres espèces ci-dessus mentionnées nous a montré que les processus évolutifs qui ont agit dans la différenciation de ces espèces ont été probablement les suivants:

a) *N. scaberulus*, *N. calcicola* et *N. rupicola* ont été différenciés au moyen de mutations de gènes seules, ou au moyen de ces mutations accompagnées d'altérations chromosomiques qui ne se peuvent pas mettre en évidence par la simple comparaison des idiogrammes;

b) Des translocations ont eu lieu pendant la différenciation de l'idiogramme de *N. jonquilla*. Les conséquences génétiques provenant de ces translocations; celles provenant d'autres altérations qui ne pourront pas être mises en évidence par la comparaison des idiogrammes; et celles provenant des mutations factorielles seront sans doute responsables de l'apparition de cette espèce;

c) La différenciation de l'idiogramme de *N. juncifolius* a été peut-être produite: 1) par le raccourcissement des chromosomes provoqué par la mutation d'un gène contrôlant le degré de contraction des chromosomes à la métaphase; 2) par l'élimination de segments chromosomiques; 3) par translocations. Les conséquences génétiques de ces altérations seraient les responsables de l'apparition de cette espèce.

8. *N. Watieri*, *N. gaditanus* et *N. jonquilloides* ne sont pas probablement dérivés de l'espèce primitive, mais

d'autres espèces qui ont été engendrées à partir de celle-ci. Ainsi: 1) *N. Watieri* doive avoir été engendré, probablement par l'action de mutations factorielles, à partir de *N. rupicola*; 2) *N. gaditanus* a été produit, peut-être au moyen de l'élimination d'un segment chromosomique, à partir de *N. juncifolius*; 3) *N. jonquilloides*, finalement, a pris naissance par le croisement d'une forme tétraploïde de *N. jonquilla* avec une forme diploïde de *N. gaditanus*.

9. En tenant compte des données de la morphologie externe, des données caryologiques et de la répartition géographique, nous avons raconté l'histoire probable des espèces du groupe depuis son apparition jusqu'à présent.

10. *N. jonquilla* L. var. *Henriquesi* a montré une méiose régulière se traduisant par la formation d'un pourcentage assez élevé de grains de pollen parfaits (86%).

Chez la forme horticole diploïde *Jonquelle simple odorante*, nous avons constaté que la méiose en 1934 a eu lieu régulièrement, tandis que en 1937 le même matériel a présenté beaucoup d'irrégularités: 1) manque d'accouplement des chromosomes (nous avons trouvé, à la métaphase I, toutes les conformations depuis 14I jusqu'à 7II) et les phénomènes qu'y en peuvent résulter; 2) apparition de ponts anaphasiques; 3) formation de noyaux de restitution. Ces irrégularités ont été attribuées à l'action des conditions du milieu auxquelles les plantes ont été soumises pendant l'année 1937.

BIBLIOGRAPHIE

- ASCHERSON, P. und GRAEBNER, P., 1905-1907.—*Sinopsis der mitteleuro-päischen Flora*, 3, Leipzig.
- AVDULOW, N. P., 1933.—On the additional chromosomes in Maize. *Bull. Appl. Bot.*, 101-130.
- BABCOCK, E. B., STEBBINS, G. L. and JENKINS, J. A., 1937.—Chromosomes and phylogeny in some genera of the *Crepidinae*. *Cytologia*, Fujii Jubilaei Volumen, 188-210.
- BAKER, J. G., 1888.—*Handbook of the Amaryllideae*. London.
- BEADLE, G. W., 1930.—Genetical and cytological studies of mendelianas ynapsis in *Zea Mays*. *Cornell Univ. Exp. Sta. (Ithaca), Mem.* 129.
- 1933.—Further studies of asynaptic Maize. *Cytologia*, 4, 269-287.

- BELLING, J., 1925.—The origin of chromosomal mutations in *Uvularia*. *J. Genetics*, **15**, 245-266.
- BERGNER, A. D., CARTLEDGE, J. L. and BLAKESLEE, A. F., 1934.—Chromosome behaviour due to a gene which prevents metaphase pairing in *Datura*. *Cytologia*, **6**, 19-37.
- BLAS LÁZARO É IBIZA, 1906.—*Compendio de la Flora española*, 2.^a edición.
- BORGENSTAM, E., 1922.—Zur Zytologie der Gattung *Syringa* nebst Erörterungen über den Einfluss äusserer Faktoren auf die Kernteilungsvorgänge. *Ark. f. Bot.*, **17**.
- BOWLES, E. A., 1934.—*A Handbook of Narcissus*. Martin Hopkinson Ltd. London.
- CAMARA, A. S. 1935.—Efeitos das temperaturas elevadas sobre os cromosomas meióticos do *Aloe arborescens* L. *Revista Agronómica*, **23**, 280-318.
- 1936.—Elementos para o estudo da indução de poliplóides no trigo. *Anais do Instituto Superior de Agronomia*, **7**, 214-233.
- CHANDLER, C., PORTERFIELD, W. M. and STOUT, A. B., 1937.—Microsporogenesis in diploid and triploid types of *Lilium tigrinum* with special references to abortions. *Cytologia*, Fujii Jubilaei Volumen, 756-784.
- COLMEIRO, M., 1889.—*Enumeración y revisión de las plantas de la Península Hispano-Lusitana é islas Baleares*, **5**, Madrid.
- COUTINHO, A. X. P., 1913.—*A Flora de Portugal*. Lisboa.
- DARLINGTON, C. D., 1937.—Recent advances in cytology, 2nd ed.. J. and A. Churchill Ltd., London.
- DELAUNAY, L., 1926.—Phylogenetische Chromosomenverkürzung. *Zeits. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, **4**, 338-364.
- FERNANDES, A., 1931.—Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas. *Bol. Soc. Brot.*, **7**, (II série), 3-110.
- 1933a.—L'hétéroploïdie chez *Narcissus bulbocodium* L. *C. R. Ass. Anatomistes*, Vingt-huitième Réunion (Lisbonne, 1933).
- 1933b.—Novos estudos cariológicos no género *Narcissus* L. *Rev. Fac. Ciências Univ. Coimbra*, **3**, 53.
- 1934.—Nouvelles études caryologiques sur le genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Brot.*, **9**, (II série), 3-195.
- 1935.—Les satellites chez les Narcisses. I. Les satellites des métaphases somatiques. *Bol. Soc. Brot.*, **11**, (II série), 249-277.
- 1937a.—Sur l'origine du *Narcissus dubius* Gouan. *Bol. Soc. Brot.*, **12**, (II série), 93-118.
- 1937b.—Les satellites chez les Narcisses III.—La nature du filament. *Bol. Soc. Brot.*, **12**, (II série), 139-158.
- 1939.—Sur l'origine du *Narcissus jonquilloides* Willk. *Scientia Genetica*, **1**, 16-61.
- GRAELLS, M. P., 1859.—*Ramilletes de plantas españolas*. Madrid.
- HASELWARTER, A., 1937.—Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis V. *Zeit. f. Bot.*, **31**, 273-328.
- HEILBORN, O., 1930.—Temperatur und Chromosomenkonjugation. *Sv. Bot. Tidskr.*, **24**, 12-25.

- HENRIQUES, J. A., 1887.—Amaryllídeas de Portugal. *Bol. Soc. Brot.*, **5**, 159-174.
— 1888.—Additamento ao catálogo das Amaryllídeas de Portugal. *Bol. Soc. Brot.*, **6**, 45-47.
- JAHANDIEZ, E. et MAIRE, R., 1925.—Plantae marocanae novae (fascicule 2).
Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord, **16**, 67-80.
— 1931.—Catalogue des plantes du Maroc. Tome I. Alger.
- KNOCHE, H., 1921.—Etude phytogéographique sur les îles Baléares.
- LA COUR, L., 1931.—Improvements in every day technique in plant cytology.
J. Roy. Micr. Soc., **51**, 119-126.
— 1937.—Improvements in plant cytological technique. *Bot. Rev.*, **3**, 241-258.
- LEVAN, A., 1935.—Cytological studies in *Allium* VI. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. *Hereditas*, **20**, 298-330.
- LEWITSKY, G. A., 1931.—The karyotype in systematics. *Bull. Appl. Bot. Pl. Breed.*, **27**, 220-240.
- MAIRE, R., 1938.—Contribution à l'étude de la flore de l'Afrique du Nord. Fascicule 26. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*, **29**, 403-458.
- MENDONÇA, F. A., 1929-1930.—Uma nova espécie do género *Narcissus*. *Bol. Soc. Brot.*, **6**, (II série), 318-319.
- MEURMAN, O., 1929.—Association and types of chromosomes in *Aucuba japonica*. *Hereditas*, **12**, 179-209.
- MICHAELIS, P., 1926.—Über den Einfluss der Kälte auf die Reduktionsteilung von *Epilobium*. *Planta*, **1**.
— 1928.—Über die experimentelle Erzeugung heteroploider Pflanzen bei *Epilobium* und *Oenothera*. *Biol. Zentralbl.*, **48**, 370-374.
- MOL, W. E. DE, 1921.—On the influence of circumstances of culture on the habitus and partial sterility of the pollen grains of *Hyacinthus orientalis*. *Kon. Ak. van Wetensch., Proc.*, **23**.
— 1933.—Die Entstehungsweise abnormaler Pollenkörper bei Hyazinthen, Tulpen und Narzissen. *Cytologia*, **5**, 31-65.
— 1934a.—Näheres über das Vorfinden nebst dem experimentellen Hervorrufen mehr chromosomiger und embryosackartiger Pollenkörper bei diploiden und heteroploiden holländischen Hyazinthen varietäten. *Cytologia*, **5**, 204-229.
— 1934b.—Drei aufeinanderfolgende Jhare der Mutation und Modifikation bei Hyazinthen, nach Kalten Aufbewahren während des Zellteilungsprozesses zur Blütenbildung. *La Cellule*, **43**, 131-146.
— 1936.—Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf das Entstehen von Modifikationen und Mutationen bei niederländischen Hyazinthen varietäten. *Die Gartenbauwissenschaft*, **10**, 184-214.
- NAWASCHINE (NAWASCHIN) M. und GERASSIMOWA, H., 1936a.—Natur und Ursachen der Mutationen. I. Das Verhalten und die Zytologie der Pflanzen die aus infolge Alterns mutierten Keimen stammen. *Cytologia*, **7**, 324-362.
— 1936b.—Natur und Ursachen der Mutationen. III. Über die Chromosomenmutationen, die in den Zellen von ruhenden Pflanzenkeimen bei deren Altern auftreten. *Cytologia*, **7**, 437-465.

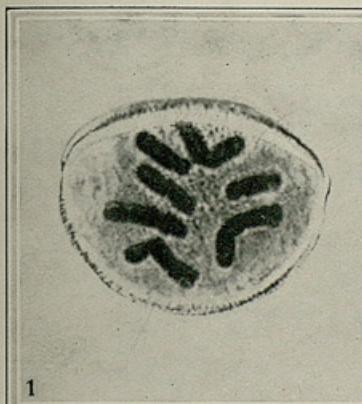
- OEHLKERS, F., 1935. — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis I. *Zeit. f. Bot.*, **29**, 1-53.
- 1936. — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis III. *Zeit. f. Bot.*, **30**, 253-276.
- RAMAER, H., 1935. — Cytology of *Hevea*, Thesis, Martinus Nijhoff, 193-236.
- RICHARDSON, M. M., 1936. — Structural hybridity in *Lilium Martagon album* × *L. Hansonii*. *J. Genetics*, **32**, 411-450.
- ROUY, G. 1912. — Flore de France, **13**.
- SAKAMURA, T. und STOW, I., 1926. — Über die experimentell veranlasste Entstehung von keimfähigen Pollenkörner mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Jap. J. Bot.*, **3**, 111-137.
- SAMPAIO, G., 1909-1914. — Manual da flora portuguesa. Pôrto.
- 1931. — Adições e correções à flora portuguesa. *Bol. Soc. Brot.*, **7** (II série), 111-168.
- SAX, K., 1936. — The experimental production of polyploidy. *J. Arnold Arboretum*, **17**, 153-159.
- SIMONET, M., 1932. — Recherches cytologiques et génétiques chez les *Iris*. Thèses présentées à la Faculté des Sciences de Paris.
- STOW, I., 1927. — A cytological study on pollen sterility in *Solanum tuberosum*. *Jap. J. Bot.*, **3**, 217-238.
- STRAUB, J., 1936. — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis II. *Zeit. f. Bot.*, **30**, 1-57.
- 1937a. — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis VII. Die Abhängigkeit der chiasmabildung bei *Vicia Faba* und *Campanula persicifolia* von äusseren Bedingungen. *Zeit. f. Bot.*, **32**, 225-268.
- 1937b. — Die Wirkung von Temperaturstössen auf die Reduktionsteilung. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über die Meiosis von *Gasteria trigona*. *Ber. d. Deut. Bot. Gesel.*, **55**, 160-166.
- TAYLOR, W. R., 1926. — Chromosome morphology in *Fritillaria*, *Alstroemeria*, *Silphium* and other genera. *Amer. J. Bot.*, **13**, 179-193.
- WILLKOMM, M., 1881-1885. — Illustrationes Florae Hispanicae insularumque Balearium, **1**. Stuttgart.
- WILLKOMM, M. et LANGE, J., 1861. — Prodromus Florae Hispanicae, **1**. Stuttgart.
- ZÜRN, K., 1937. — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis IV. *Zeit. f. Bot.*, **30**, 577-603.

**EXPLICATION
DE LA PLANCHE**

PLANCHE I

- Photo 1. — *N. jonquilla* L. var. *Henriquesi* Samp. Plaque équatoriale dans un grain de pollen.
- Photo 2. — *Jonquille simple odorante*. Idem.
- Photo 3. — *N. calcicola* Mend. Idem.
- Photo 4. — *N. rupicola* Duf. Idem.
- Photo 5. — *Jonquille simple odorante*. Métaphase de la division hétérotypique dans le matériel de 1934 montrant 7 bivalents.
- Photo 6. — *N. juncifolius* Lag. Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire.

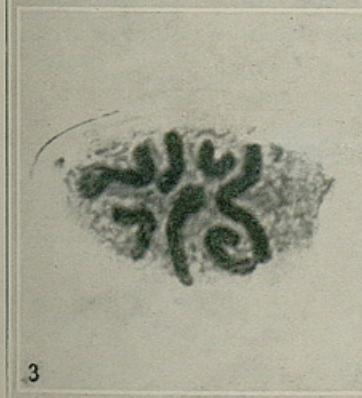
PLANCHE I



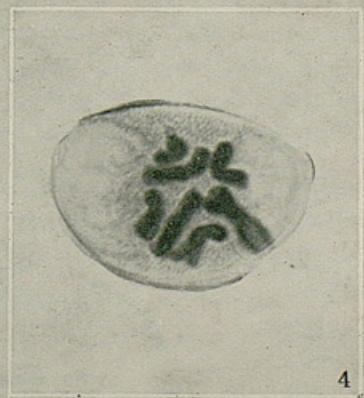
1



2



3



4



5



6



**CONTRIBUTION
À L'ÉTUDE CARYOLOGIQUE
DU GENRE *LEUCOJUM* L.**

par

J. BARROS NEVES

(INSTITUT BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE COIMBRA)

INTRODUCTION

C E fut OVERTON qui, le premier, en 1893, se livra à l'étude caryologique du genre *Leucojum* L. Depuis lors, d'autres auteurs ont poursuivi cet étude et les nombres chromosomiques connus aujourd'hui sont les suivants (1):

<i>L. vernum</i>	12	OVERTON	1893
—	*10	HEITZ	1926
—	11	SATÔ	1937
<i>L. autumnale</i>	*7	HEITZ	1926
<i>L. aestivum</i>	11	LA COUR	1931
—	*10 — 12	HEITZ	1926
—	11	NAGAO et TAKUSAGAWA	1932
—	*11	INARIYAMA	1937
<i>L. pulchellum</i>	*10 — 12	HEITZ	1926

Certains des résultats obtenus n'étant pas concordants, ainsi qu'il ressort du tableau ci-dessus, et quelques-uns de ces nombres ne paraissant pas exacts, nous avons entrepris l'étude caryologique du genre dans le but de vérifier les nombres déjà établis et d'examiner les espèces qui n'avaient encore fait l'objet d'aucune étude.

Dans la présente contribution, nous nous occuperons seulement du nombre et de la morphologie des chromosomes somatiques de sept espèces, puisque, malheureusement, nous n'avons pu nous procurer du matériel de *L. tin-*

(1) Le signe * indique que le nombre haploïde a été calculé à partir du diploïde.

gitanum Baker et de *L. longifolium* J. Gay, les seules espèces qui nous aient manqué pour que l'étude du genre fût complète.

Bien que nous ayons déjà fait certaines observations sur le comportement des chromosomes de *L. aestivum* pendant la division réductrice, nous les réservons pour la deuxième partie de ce travail, où nous nous proposons de réunir toutes les données obtenues par l'étude de la méiose chez les espèces que nous possédons.

* * *

C'est avec une profonde émotion que nous avons rédigé ce travail, destiné au numéro du «Boletim da Sociedade Broteriana» consacré à la mémoire de notre regretté Maitre, le Prof. Dr. L. W. CARRISSO. Que ce travail soit donc l'expression de notre profonde gratitude pour tout ce que nous lui devons.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Pour ce travail, nous avons utilisé des plantes cultivées en pots, qui font partie de la collection de plantes bulbeuses de notre Jardin. Quelques-unes ont été récoltées au cours d'une excursion aux environs d'Agueda (*L. autumnale* L.). D'autres nous ont été fournies par plusieurs Jardins Botaniques étrangers (1). Des 9 espèces de *Leucojum* mentionnées par BAKER (1888), nous ne nous occuperons ici que de 7 d'entre elles:

- n.^o 54 *L. autumnale* L.; Pinhal de Marrocos,
Coimbra.
- n.^o 55 *L. autumnale* L.; Lomba da Arregaça,
Coimbra.
- n.^o 57 *L. autumnale* L.; environs de Agueda.

Nous remercions MM. les Directeurs des Jardins Botaniques qui nous ont très aimablement envoyé des bulbes de *Leucojum* et nous remercions par avance tous ceux qui auraient la gentillesse de bien vouloir nous faire parvenir des bulbes des espèces qui ne sont pas citées dans notre contribution.

- n.^o 58 *L. autumnale* L.; S. Frutuoso, Coimbra.
- ✓ n.^o 66 *L. aestivum* L.; Jardin Botanique de l'Université de Genève.
- ✓ n.^o 70 *L. aestivum* L.; Jardin Botanique de l'Université de Cambridge.
- ✓ n.^o 73 *L. aestivum* L.; provenance inconnue.
- ✓ n.^o 74 *L. pulchellum* Salisb.; Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- ✗ n.^o 116 *L. vernum* L.; Jardin Botanique de l'Université de Caen.
- ✓ n.^o 131 *L. roseum* Martin; Royal Horticultural Society, Wisley-Ripley-Surrey.
- ✓ n.^o 135 *L. hyemale* DC; Royal Horticultural Society, Wisley-Ripley-Surrey.
- ✓ n.^o 145 *L. hyemale* DC.; Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- n.^{os} 1, 3, 5, 8-15, 23 *L. trichophyllum* Brot.; Figueira da Foz.
- n.^o 2 *L. trichophyllum* L.; Figueira da Foz.

Tout ce matériel a été soigneusement vérifié: pour faire les identifications, nous nous sommes servis de la «Flora de Portugal» de PEREIRA COUTINHO, de «La Flore de France» de COSTE et du «Handbook of the Amaryllideae» de BAKER.

Nos observations ont porté principalement sur les cellules du méristème radiculaire. Chez *L. aestivum*, *L. pulchellum* et *L. autumnale*, nous avons étudié, outre les méristèmes radiculaires, les plaques de la première division des noyaux de grains de pollen. Bien que nous ayons eu l'intention de nous livrer à ce même examen chez les quatre autres espèces, nous en avons été empêché du fait que nous n'avons pu obtenir d'anthères à l'état désirable.

Parmi les fixateurs essayés, les trois suivants ont été utilisés avec succès:

Navachine (modification de Bruun)
La Cour 2BE
Flemming-Benda

La fixation des pointes végétatives, dans les liquides mentionnés, dura vingt-quatre heures; après fixation, elles ont été lavées à l'eau courante pendant douze heures.

Pour l'imprégnation à la paraffine, nous avons utilisé de préférence le chloroforme qui nous a donné de meilleurs résultats que le xylol.

L'épaisseur des coupes fut de 15-20 μ environ. Malgré le nombre et la longueur des chromosomes de certaines espèces, cette épaisseur s'est montré suffisante pour obtenir des plaques complètes.

Les colorants choisis furent: soit l'hématoxyline ferrique, soit le violet de gentiane. Les résultats les plus satisfaisants sont dûs à ce dernier, car il donne aux chromosomes une transparence remarquable qui nous permet de les suivre sur toute leur longueur.

Nous avons aussi appliqué aux méristèmes radiculaires la réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck, afin d'étudier certains détails que les autres techniques n'ont pas mis en évidence. Nous avons, dans ce cas, employé les fixateurs:

Navachine (Bruun) avec fixation pendant 25 min.

Flemming-Benda » » » 20 min.

Craf » » » 20 min.

Dans certains cas, pour rendre les nucléoles plus nets, nous avons soumis les pointes végétatives à une fixation plus prolongée.

Nous avons également utilisé, pour l'étude des nucléoles aux premiers stades de la télophase, la méthode d'Altmann (coloration à la fuchsine acide à 5% et différenciation dans une solution alcoolique saturée d'acide picrique).

Pour l'étude des mitoses dans les grains de pollen, nous avons eu recours à la méthode du carmin-acétique de Heitz, avec ou sans fixation préalable, qui nous a donné aussi de bons résultats. Quand nous avons procédé à la fixation, nous avons utilisé le liquide de Carnoy (3 parties d'alcool absolu: 1 partie d'acide acétique). Nous avons obtenu une coloration plus intense en chauffant la lame à la lampe, sans laisser le liquide prendre l'ébullition.

Pour désigner les chromosomes, nous avons utilisé la nomenclature de HEITZ (1926) modifiée par FERNANDES (1931, 1934).

OBSERVATIONS

L. aestivum L.

Nous avons étudié les mitoses des cellules des racines et des grains de pollen.

La figure 1 montre que les chromosomes, au nombre de 22, offrent les types suivants:

- 1) Une paire de chromosomes isobrachiaux LL
- 2) Deux paires de chromosomes hétérobrachiaux Lp
- 3) » » » » céphalobrachiaux L.
- 4) » » » » » l.
- 5) » » » » » m.
- 6) » » » » » m.'

L'idiogramme de cette espèce pourra donc être traduit par la formule:

$$2n = 2 \text{ LL} + 4 \text{ Lp} + 4 \text{ L.} + 4 \text{ l.} + 4 \text{ m.} + 4 \text{ m.'}$$

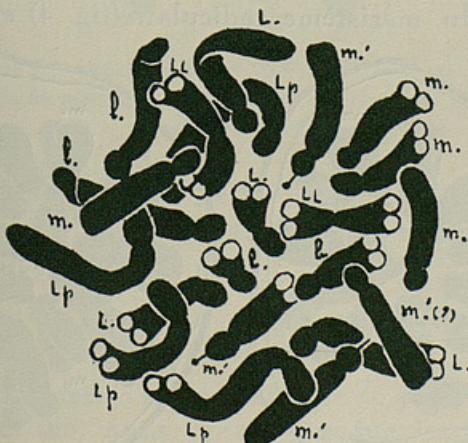


Fig. 1.—*L. aestivum* L. n.º 66. Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. Navachine (Bruun); violet de gentiane. $\times 2500$.

Nous n'avons réussi à observer que trois satellites, attachés aux extrémités des branches courtes des chromosomes m.', mais il doit certainement y en avoir quatre, car nous avons remarqué quatre nucléoles proximaux aux télophases précoce (fig. 2).

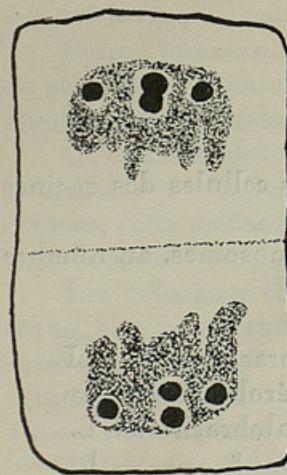


Fig. 2.—*L. aestivum* L. n.º 73. Télophase précoce dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; fuchsine acide. $\times 2500$.

Nous avons constaté que tous les grains de pollen de cette espèce possédaient 11 chromosomes appartenant aux types ci-dessus mentionnés (fig. 3, a et b). Cependant, nous n'avons pu distinguer entre les chromosomes L. et Lp, non plus qu'entre les chromosomes m. et m.', certainement à cause du raccourcissement et du gonflement que présentent les chromosomes dans les grains de pollen fixés au liquide de Carnoy.

L. pulchellum Salisb.

L'idiogramme de cette espèce, établi par l'étude des métaphases du méristème radiculaire (fig. 4) et des grains

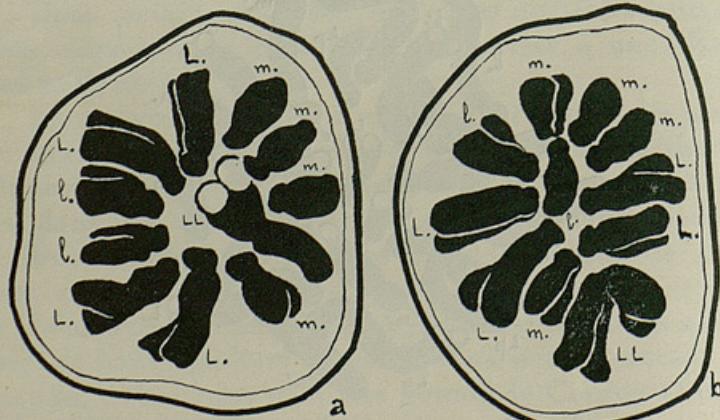


Fig. 3.—*L. aestivum* L. a, n.º 66; b, n.º 70. Métaphases dans des grains de pollen. Carnoy-carmin-acétique. $\times 2000$.

de pollen, se compose des types chromosomiques suivants :

- 1) Une paire de chromosomes isobrachiaux LL
- 2) Deux paires de chromosomes hétérobrachiaux Lp
- 3) » » » céphalobrachiaux L.
- 4) Une paire » » » l.
- 5) » » » » 'l.
- 6) Trois paires » » » m.
- 7) Une paire » » » m.'

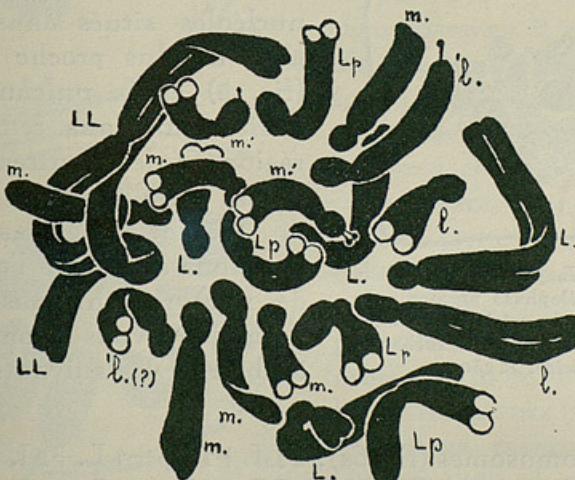


Fig. 4. — *L. pulchellum* Salisb. n.^o 74. Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; violet de gentiane. $\times 3550$.

Une des paires Lp a les branches courtes plus longues que celles de l'autre paire. La formule chromosomique de cette espèce est donc :

$$2n = 2 \text{ LL} + 4 \text{ Lp} + 4 \text{ L.} + 2 \text{ l.} + 2 'l. + 6 \text{ m.} + 2 \text{ m.}'$$

En confrontant l'idiogramme de *L. aestivum* avec celui de *L. pulchellum*, nous constatons que les garnitures de ces deux espèces sont assez semblables. La seule différence que nous ayons remarquée réside dans les chromosomes satellitifères, puisque *L. aestivum* possède 4 satellites pro-



ximaux (4m.) et *L. pulchellum* deux satellites distaux ('l.) et deux proximaux (m.).

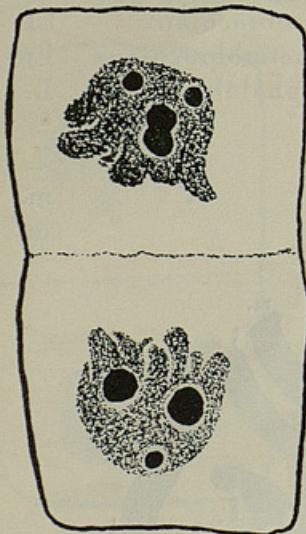


Fig. 5. — *L. pulchellum* Salisb. n.^o 74. Télophase précoce dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; fuchsine-acide. $\times 2500$.

Cette différence a été contrôlée par l'observation des premiers stades de la télophase (HEITZ, 1931): correspondant à la position des satellites à la métaphase, nous avons constaté que *L. aestivum* présentait, à la télophase, quatre nucléoles situés dans la région la plus proche du pôle (fig. 2) et *L. pulchellum* en avait deux dans cette même région et deux autres dans la région distale (fig. 5).

L'étude des grains de pollen nous a montré l'existence de nombres chromosomiques variables. Nous avons réussi à observer les suivants:

- | | |
|---------------------------------|-------------------------------------|
| 9 chromosomes (fig. 6a): | $1 LL + 1 L_p + 1 L. + 2 l. + 4 m.$ |
| 11 » (fig. 6b): | $1 LL + 2 L_p + 2 L. + 2 l. + 4 m.$ |
| 12 » (fig. 6c): | $1 LL + 2 L_p + 2 L. + 3 l. + 4 m.$ |

Nous avons aussi rencontré un grain de pollen à 13 chromosomes, mais nous n'avons pas réussi à identifier les types chromosomiques existants.

Par suite du raccourcissement des chromosomes, nous n'avons pas vu les satellites. C'est pourquoi nous ne faisons pas mention, dans les formules ci-dessus, des chromosomes de ce type, qui ont été inclus dans les types l. et m., respectivement.

Les grains de pollen à 11 chromosomes sont très fréquents, tandis que, par contre, ceux qui ont des nombres chromosomiques s'éloignant de 11 sont rares. Parmi les 54 grains que nous avons examinés, nous avons trouvé la

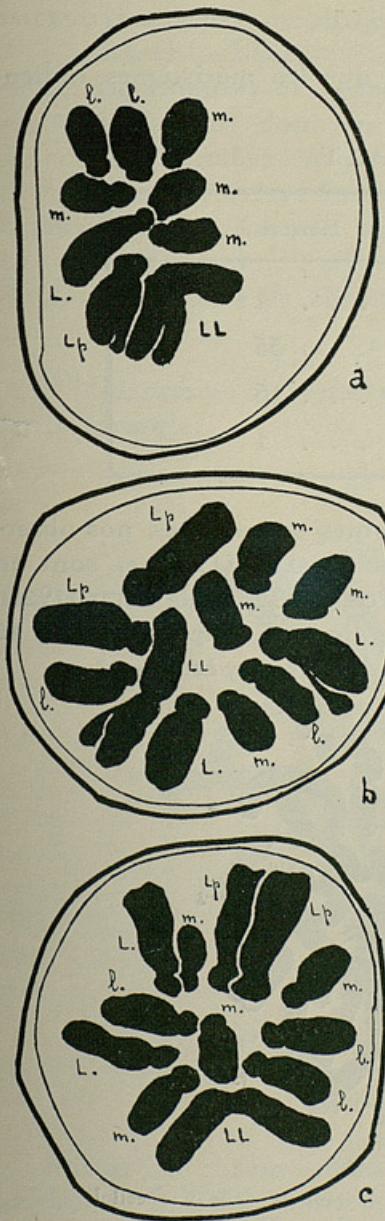


Fig. 6. — *L. pulchellum* Salisb. n.^o 74.
Plaques dans des grains de pollen. a, 9
chr.; b, 11 chr.; c, 12 chr. Carnoy-car-
min--acétique. $\times 2000$.

distribution indiquée dans le Tableau I.

Nous avons en même temps déterminé le pourcentage de pollen anormal et nous avons obtenu le chiffre 44,4 %.

Etant donné que nous avons rencontré des grains de pollen à 9, 11, 12 et 13 chromosomes, il est probable que le nombre chromosomique de ces cellules peut varier de 7 à 14. S'il en est ainsi, ce fait montre que cette espèce, bien qu'étant en apparence diploïde, se comporte comme les formes triploïdes. Il s'agit, peut-être, d'un cas comparable à celui qui a été signalé par FERNANDES (1937) chez *Narcissus tazetta*, où les formes à 22 chromosomes somatiques semblent être des hyper-triploïdes ayant une méiose presque régulière, par suite de réarrangements chromosomiques qui ont abouti à la différenciation presque complète de paires homologues. Toutefois, seule l'étude de la méiose nous permettra de résoudre ce problème, ce que nous nous proposons de réaliser à l'époque de la prochaine floraison.

L. vernum L.

Nous n'avons pu étudier que les méristèmes radiculaires de cette espèce.

TABLEAU I

Nombre de chromosomes	Nombre de grains
9	2
11	35
12	16
13	1

Ayant trouvé 22 chromosomes somatiques, nos observations concordent avec celles de SATÔ (1937) et sont en opposition avec celles d' OVERTON (1893) et de HEITZ (1926), puisque ces derniers auteurs indiquent, respectivement, 12 et 10 comme nombre haploïde de cette espèce.

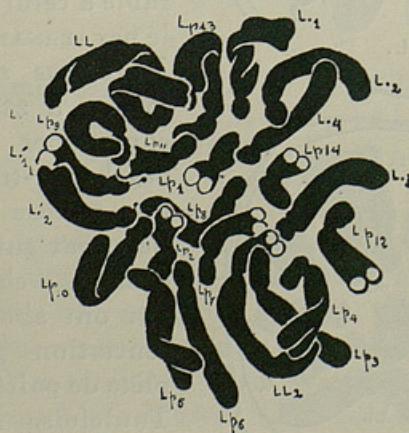


Fig. 7. — *L. vernum* L. n.^o 116. Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; violet de gentiane. $\times 2500$.

Les types de chromosomes composant l'idiogramme de cette espèce (fig. 7) sont:

- 1) Une paire de chromosomes presque isobrachiaux LL (LL₁-LL₂);
- 2) Sept paires de chromosomes hétérobrachiaux L_p (L_{p1}-L_{p14}) dont les branches longues présentent une certaine variation de longueur, quelques-uns pouvant même être représentés par lp (L_{p11}-L_{p12});
- 3) Deux paires de chromosomes céphalobrachiaux L. (L.₁-L.₄);
- 4) Une paire de chromosomes céphalobrachiaux L' (L.'₁-L.'₂).

L'idiogramme de cette espèce peut ainsi être exprimé par la formule:

$$2n = 2 \text{ LL} + 14 \text{ L}_p + 4 \text{ L.} + 2 \text{ L}'$$

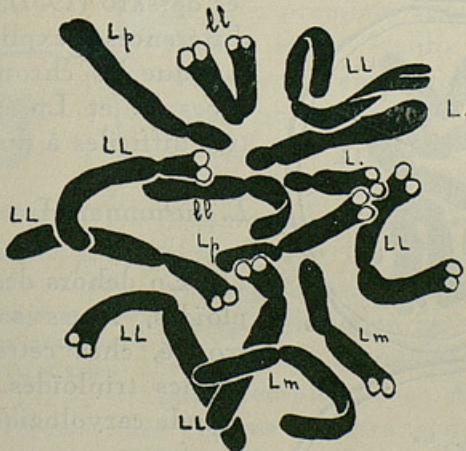


Fig. 8. — *L. autumnale* L. n.º 58. Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; violet de gentiane. $\times 2500$.

Parmi les chromosomes L_{p1}-L_{p14}, il y a deux paires, L_{p1}-L_{p2} et L_{p13}-L_{p14}, dont les branches courtes sont plus longues que chez tous les autres. Malgré cette différence, ils sont représentés par le même symbole.

En confrontant nos résultats avec ceux de HEITZ (1926), nous trouvons les différences suivantes: 1) *L. vernum* pos-

sède 11 chromosomes comme nombre haploïde au lieu de 10 (un chromosome du type L. étant passé inaperçu à cet auteur); 2) *L. vernum* ne possède pas de chromosomes du type ll, semblables à celui de ce type représenté par HEITZ; il est probable que ce chromosome, considéré par HEITZ comme étant du type ll (*l. c. p. 668*), est un chromosome du type L., dont une partie s'est recourbée sur l'autre, lui donnant ainsi l'apparence du type ll.

Tandis que nous relevons ces différences entre les résultats de HEITZ et nos observations, celles-ci s'accordent presque parfaitement avec celles de SATÔ (1937), puisque les différences s'expliquent par le fait que les chromosomes des types L. et Lp. sont parfois très difficiles à distinguer.

L. autumnale L.

En dehors des formes diploïdes, nous avons aussi trouvé, chez cette espèce, des formes triploïdes. En faisant étude caryologique de toutes ces formes, nous avons établi leurs idiogrammes.

La forme diploïde présente 14 chromosomes (fig. 8) qui nous avons classés de la façon suivante:

- 1) Trois paires de chromosomes isobrachiaux LL;
- 2) Une paire de chromosomes isobrachiaux ll;

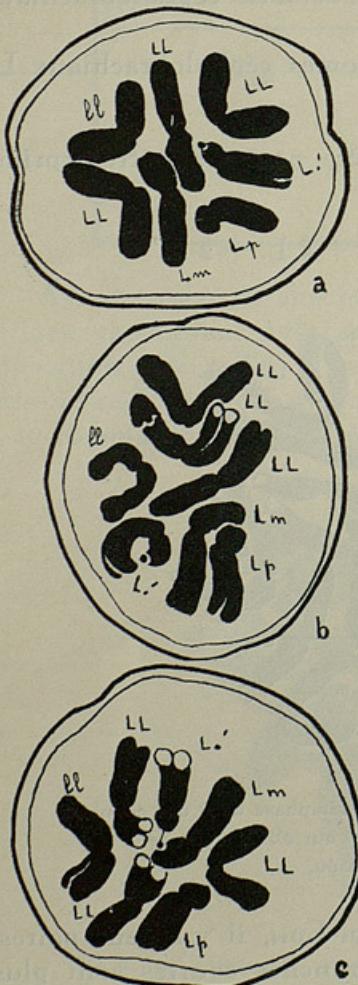


Fig. 9. — *L. autumnale* L. n.º 55.
Plaques équatoriales dans des grains de pollen. Carnoy-carmin-acétique.
× 2000.

- 3) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lm;
- 4) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lp;
- 5) Une paire de chromosomes céphalobrachiaux L'.

Ceci donne la formule:

$$2n = 6 LL + 2 II + 2 Lm + 2 Lp + 2 L'$$

Dans les plaques des grains de pollen nous avons rencontré 7 chromosomes (fig. 9a, b et c).

En étudiant les plaques équatoriales des méristèmes radiculaires et des grains de pollen, nous ne sommes parvenus à observer, respectivement, que deux et un satellite.

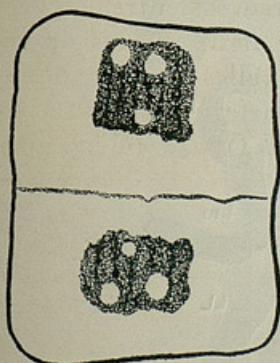


Fig. 10.— *L. autumnale* L. n.^o 55. Télophase précoce dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; méthode de Feulgen. $\times 2500$.

Comme l'observation des satellites est très difficile, nous avons essayé d'établir leur nombre exact par l'examen du nombre de nucléoles aux premiers stades de la télophase. Pour établir ce nombre, nous avons employé des préparations obtenues avec la réaction nucléale de Feulgen, car cette espèce est pourvue de nombreux chromocentres qui peuvent se confondre avec les nucléoles, si l'on emploie les autres techniques courantes (coloration au violet de gentiane ou à l'hématoxyline ferrique, par exemple). Avec cette méthode,

nous avons trouvé des figures montrant deux nucléoles proximaux et un seul distal (fig. 10) et d'autres montrant un nucléole proximal et deux distaux. L'apparition de ces figures prouve donc que le nombre maximum de nucléoles est de quatre, dont deux proximaux et deux distaux.

Ces observations nous ont amenés à penser que dans la garniture diploïde, en dehors des deux chromosomes satellitifères que nous avons observés, il devrait en exister deux autres dont les satellites seraient localisés à l'extrémité distale. Comme les anaphases sont plus adéquates à l'observation de satellites situés à l'extremité distale des chromosomes longs, nous avons recouru à ces figures et

nous avons réussi, assez souvent, à voir ces satellites. Malheureusement, il nous a été impossible d'identifier les deux chromosomes qui les portent. Nous pourrons donc dire qu'il y a, chez les formes diploïdes de *L. autumnale*, deux paires de chromosomes satellifères. Il faut remarquer que SATÔ, peut-être parce qu'il n'a pas contrôlé le nombre de satellites à l'aide du nombre primaire des nucléoles (HEITZ 1931), n'a pas réussi à mettre cette deuxième paire en évidence.

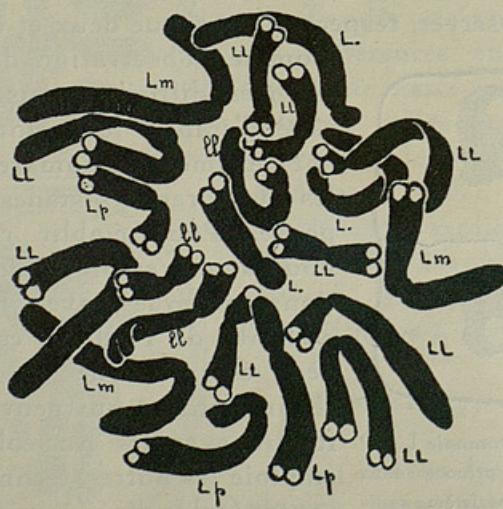


Fig. 11. — *L. autumnale* L. n.º 57. Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire de la forme triploïde. La Cour 2BE; violet de gentiane. $\times 3500$.

La forme triploïde de cette espèce présente 21 chromosomes (fig. 11) dont les types sont les suivants:

- | | | |
|----|------------------------------------|----|
| 1) | Neuf chromosomes isobrachiaux | LL |
| 2) | Trois " " | ll |
| 3) | " " hétérobrachiaux | Lm |
| 4) | " " " | Lp |
| 5) | " " céphalobrachiaux | L' |

Ainsi, la formule traduisant l'idiogramme de cette forme sera :

$$3n = 9 \text{ LL} + 3 \text{ ll} + 3 \text{ Lm} + 3 \text{ Lp} + 3 \text{ L.}'$$

Comme on le voit, par cette formule, la forme triploïde

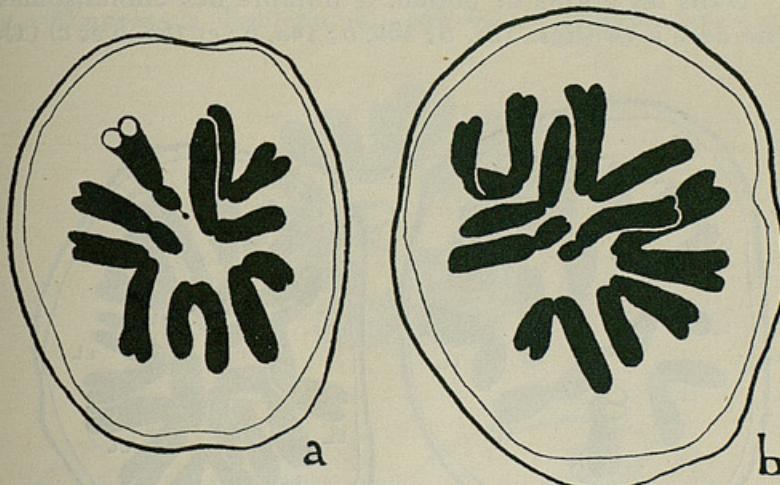


Fig. 12. — *L. autumnale* L. n.° 57. Plaques dans des grains de pollen d'une forme triploïde. a, 7 chromosomes; b, 8 chromosomes avec répétition de 1 LL. Carnoy-carmin-acétique. $\times 2200$.

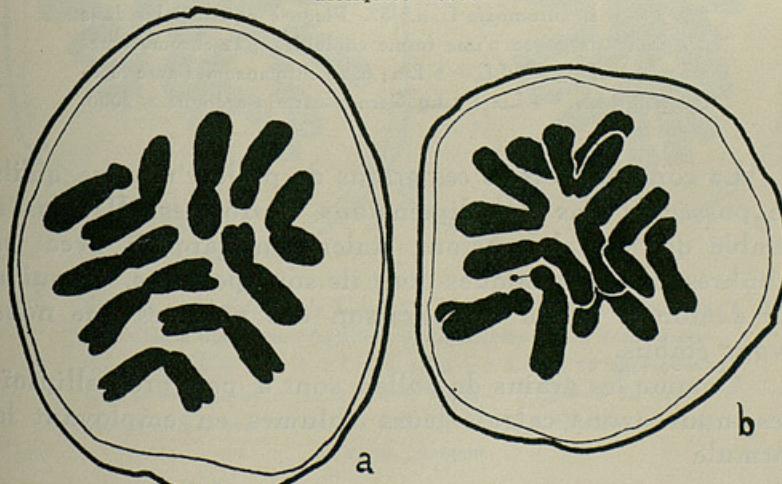


Fig. 13. — *L. autumnale* L. n.° 57. Métaphases dans des grains de pollen d'une forme triploïde. a, 10 chromosomes avec répétition de 2 LL + 1 Lm; b, 10 chromosomes avec répétition de 1 LL + 1 ll + 1 Lp ou, peut-être, 2 LL + 1 Lp. Carnoy-carmin-acétique. a, $\times 2200$; b, $\times 2000$.

présente, dans les cellules somatiques, trois garnitures haploïdes.

Dans les grains de pollen, le nombre des chromosomes varie de 7 à 14 (figs. 12a, b ; 13a, b ; 14a, b ; et 15a, b et c) (1).

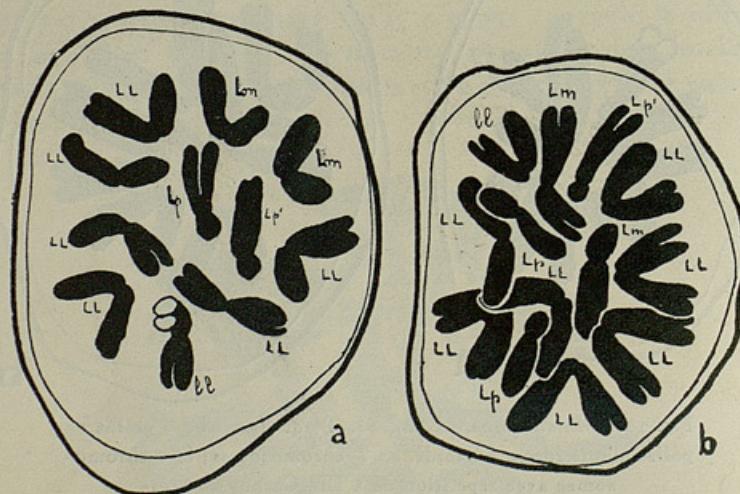


Fig. 14. — *L. autumnale* L. n.º 57. Plaques équatoriales dans des grains de pollen d'une forme triploïde. a, 11 chromosomes avec répétition de 3 LL + 1 Lm ; b, 13 chromosomes avec répétition de 4 LL + 1 Lm + 1 Lp. Carnoy-carmin-acétique. $\times 2000$.

La comparaison de ces grains de pollen montre qu'ils ne possèdent pas des dimensions uniformes. Il nous a semblé que ces dimensions étaient en rapport avec les nombres chromosomiques dont ils sont pourvus, ce qui a été démontré par la comparaison des volumes que nous avons établis.

Comme les grains de pollen sont à peu près ellipsoïdes, nous avons calculé leurs volumes en employant la formule

$$V = \frac{4}{3} \pi a b^2$$

(1) Un seul grain de pollen à 14 chromosomes a été trouvé. Malheureusement, nous n'avons pas pu faire la représentation de la plaque respective. Le même est arrivé en ce qui concerne aux plaques à 9 chromosomes.

où *a* et *b* représentent, respectivement, le plus long et le plus petit axe. Les résultats obtenus sont rassemblés dans le Tableau II.

D'après ce Tableau, on constate aisément que, d'une

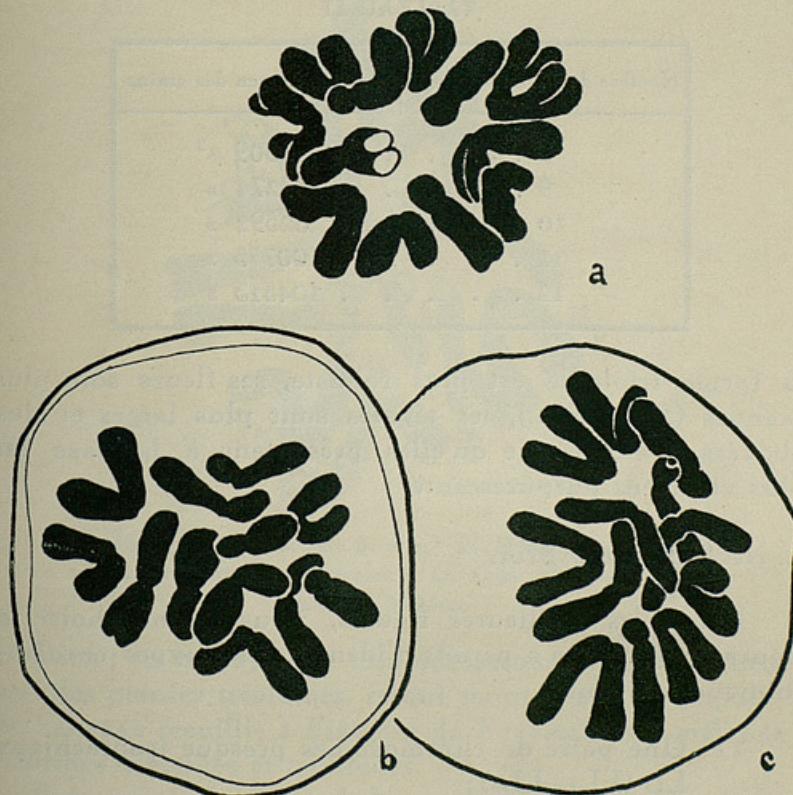


Fig. 15. — *L. autumnale* L. n.º 57. Métaphases dans des grains de pollen d'une forme triploïde. *a*, 12 chromosomes avec répétition de 1 LL + 1 ll + 1 Lm + 1 Lp + 1 L'; *b*, 12 chromosomes avec répétition de 2 LL + 1 Lm + 1 Lp + 1 L'; *c*, 12 chromosomes avec répétition de 4 LL + 1 L'. Carnoy-carmine-acétique. $\times 2000$.

façon générale, le volume des grains devient de plus en plus grand au fur et à mesure que croît le nombre chromosomique.

Le pourcentage de pollen anormal est de 79,3% pour

la forme triploïde, tandis qu'il est de 16,2 % pour la forme diploïde.

L'étude comparative de la morphologie externe de la forme triploïde et de la forme diploïde nous a montré que

TABLEAU II

Nombre de chromosomes	Volume moyen des grains
8	58309 μ^3
9	69274 »
10	82592 »
11	100773 »
12	104513 »

la forme triploïde est plus robuste, ses fleurs sont plus grandes (11-13 mm.), les tépales sont plus larges et plus obovées, et la macule qu'elles présentent à la base est plus vivement purpurecente.

L. trichophyllum Brot.

Parmi les meilleures figures, nous avons choisi la figure 16 qui nous a permis d'identifier les types chromosomiques suivants:

- 1) Une paire de chromosomes presque isobrachiaux LL (LL₁-LL₂);
- 2) Deux paires de chromosomes isobrachiaux ll (ll₁-ll₄);
- 3) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lm (Lm₁-Lm₂);
- 4) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lp (Lp₁-Lp₂) à branche p plus longue que dans le type suivant;
- 5) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lp' (Lp'₁-Lp'₂);
- 6) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux L. (L.₁-L.₂).

La formule chromosomique de cette forme diploïde sera donc :

$$2n = 2 LL + 4 II + 2 Lm + 2 Lp + 2 Lp' + 2 L.$$

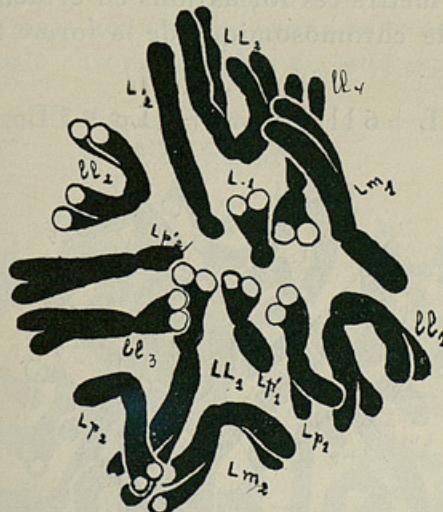


Fig. 16. — *L. trichophyllum* Brot. n° 14. Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; violet de gentiane. $\times 3550$.

Parmi les exemplaires diploïdes, nous avons rencontré aussi des plantes triploïdes, ce qui montre que la population sauvage recueillie à Figueira da Foz était un mélange de formes diploïdes et triploïdes.

Bien que le nombre chromosomique soit élevé, la forme triploïde nous a offert des figures assez nettes. Les chromosomes, au nombre de 21 (fig. 17), appartiennent aux types suivants :

- 1) Trois chromosomes presque isobrachiaux LL
- 2) Six » » II
- 3) Trois » hétérobrachiaux Lm
- 4) » » » Lp
- 5) » » » Lp

à branche p plus courte que le type précédent

- 6) Trois chromosomes céphalobrachiaux L.

Les 3 chromosomes Lp, à branche p plus courte, doivent être les chromosomes satellitifères. Cependant, nous ne sommes pas parvenus à observer ces corpuscules, ce qui n'a rien d'étonnant, vu la difficulté qu'on rencontre, assez souvent, pour mettre ces formations en évidence.

La formule chromosomique de la forme triploïde sera donc:

$$3n = 3 LL + 6 11 + 3 Lm + 3 Lp + 3 Lp + 3 L.$$

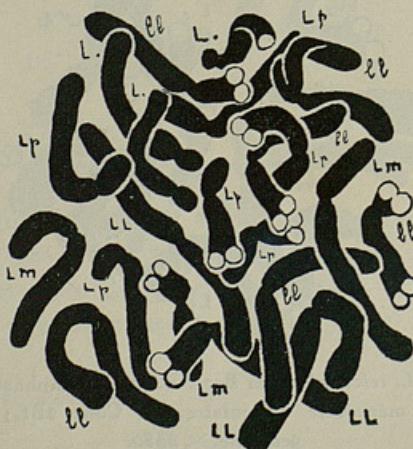


Fig. 17. -- *L. trichophyllum* Brot. n° 2. Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire d'une plante triploïde. La Cour 2BE; violet de gentiane. $\times 3550$.

ce qui montre qu'il y a, dans la forme triploïde, trois garnitures haploïdes répétées.

L. roseum Martin.

Nous trouvons ici un nouveau nombre basique, 8, puisque, comme on peut le vérifier dans la figure 18 a, cette espèce présente 16 chromosomes des types suivants:

1)	Une paire de chromosomes isobrachiaux	LL
2)	" " "	" mm
3)	" " "	" hétérobrachiaux Lm
4)	" " "	" lm
5)	" " "	" Lp

- 6) » » » » céphalobrachiaux L.
 7) » » » » isobrachiaux pp
 8) » » » » céphalobrachiaux p.

Il est possible que les chromosomes Lp ou L. portent de satellites, mais nous ne les avons pas vus.

La formule chromosomique de cette espèce sera donc:

$$2n = 2 LL + 2 mm + 2 Lm + 2 lm + 2 Lp + \\ + 2 L. + 2 pp + 2 p.$$

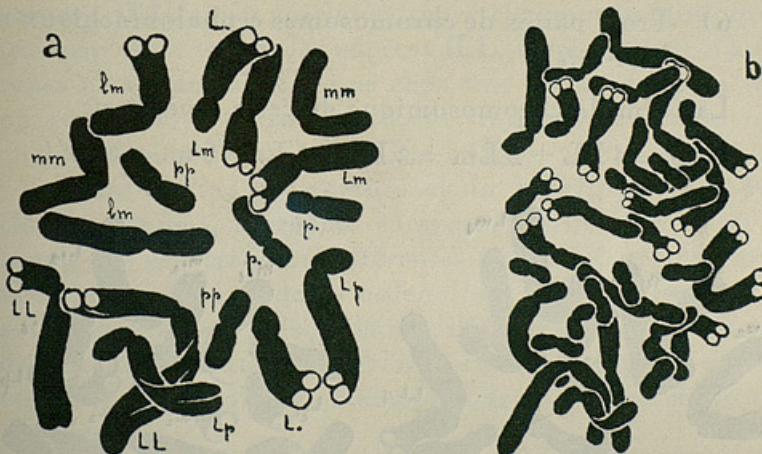


Fig. 18. — *L. roseum* Martin. n.º 113. a, Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire. Navachine : violet de gentiane. $\times 3550$. b, Métaphase dans une cellule tétraploïde du méristème radiculaire. Navachine ; violet de gentiane. $\times 2500$.

Le seul méristème radiculaire étudié s'est révélé mixoploïde, puisque nous avons trouvé, en dehors des plaques normales diploïdes, des plaques tétraploïdes (fig. 18 b). La distribution de ces cellules nous a semblé être très irrégulièr.

L. hyemale DC.

Ainsi qu'il apparaît dans la figure 19, la garniture chromosomique diploïde de cette espèce se compose de 18 chromosomes des types suivants :

- 1) Deux paires de chromosomes isobrachiaux LL (LL₁-LL₄);
- 2) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lm (Lm₁-Lm₂);
- 3) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lp (Lp₁-Lp₂);
- 4) Une paire de chromosomes céphalobrachiaux L. (L.₁-L.₂)
- 5) Une paire de chromosomes céphalobrachiaux m.' (m.'₁-m.'₂)
- 6) Trois paires de chromosomes céphalobrachiaux m. (m.₁-m.₆);

La formule chromosomique de cette espèce est:

$$2n = 4 \text{ LL} + 2 \text{ Lm} + 2 \text{ Lp} + 2 \text{ L.} + 6 \text{ m.} + 2 \text{ m}'$$



Fig. 19. — *L. hyemale* DC. n.^o 135. Métaphases dans des cellules du méristème radiculaire. Navachine; violet de gentiane. $\times 3550$

Il ressort de cette description que les chromosomes II manquent à cette espèce, comme cela arrive aussi chez *L. aestivum*, *L. pulchellum* et *L. vernum*. D'autre part, nous constatons qu'elle possède des chromosomes L., comme *L. aestivum* et *L. pulchellum* et des chromosomes Lm comme *L. autumnale* et *L. trichophyllum*.

DISCUSSION

L'étude caryologique comparative des espèces que nous avons observées met en évidence l'existence de garnitures à 14, 16, 18, 21 et 22 chromosomes somatiques. On trouve donc, chez le genre *Leucojum*, les nombres haploïdes 7, 8, 9 et 11, qui forment une série irrégulière additive où manque le chiffre 10.

La comparaison des idiogrammes des espèces étudiées (voir fig. 20) nous permet de faire les constatations suivantes: 1) Il existe quelques types chromosomiques qui se trouvent chez toutes les espèces (LL, Lp et L.); 2) d'autres types ne se rencontrent que chez une certaine espèce (mm, pp et p.); 3) d'autres, enfin, se trouvent seulement chez quelques-unes d'entre elles (Lm et ll).

Etant donné le nombre et la répartition des types chromosomiens, la même comparaison indique aussi que toutes les espèces sont différentes quant à leurs idiogrammes, bien que ceux de *L. pulchellum* et *L. aestivum* soient assez semblables, puisqu'ils ne diffèrent que par la position des satellites. Cette ressemblance concorde avec les caractères de la morphologie externe, ces deux espèces étant assez voisines.

Etant donné que tous les idiogrammes sont différents, nous pouvons dire, comme FERNANDES pour le genre *Narcissus*, que *Leucojum* «semble être un genre où la différenciation des espèces a été accompagnée de la diversification des garnitures chromosomiques» (FERNANDES 1934, p. 5).

Les taxonomistes groupent les espèces du genre *Leucojum* en 4 sous-genres, comme le montre le Tableau III.

Le premier sous-genre, *Euleucojum*, est très homogène au point de vue caryologique, puisque les deux espèces qui le composent possèdent des garnitures assez semblables, à 22 chromosomes. Ce sous-genre est donc très bien défini par les caractères caryologiques.

Le deuxième, *Erinosma*, est également distinct de tous les autres au point de vue des caractères caryologiques. Le nombre et la morphologie des chromosomes indiquent, cependant, que ce sous-genre est assez voisin du premier,

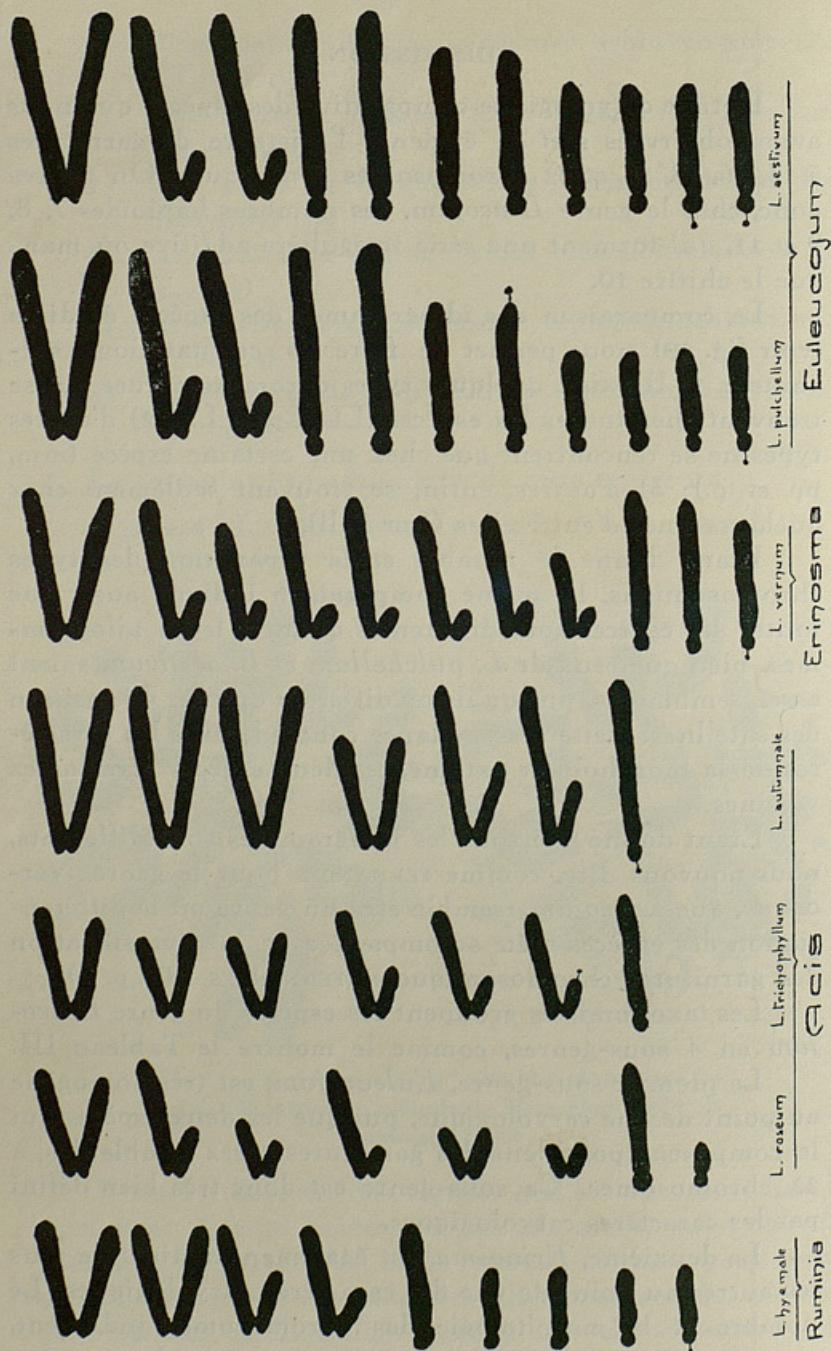


Fig. 20. — Schéma montrant les idiogrammes des espèces étudiées du genre *Leucojum* L.

TABLEAU III

Formule chromosomique	Espèce	Sous-genre
$2n = 22 = 2 LL + 4 L_p + 4 L. + 4 l. + 4 m. + 4 m.'$	<i>L. aestivum</i> L.	EULEUCOJUM
$2n = 22 = 2 LL + 4 L_p + 4 L. + 2 l. + 2' l. + 6 m. + 2 m.'$	<i>L. pulchellum</i> Salisb.	
$2n = 22 = 2 LL + 14 L_p + 4 L. + 2 L.'$	<i>L. vernum</i> L.	ERINOSMA
$2n = 14 = 2 LL + 4 ll + 2 L_m + 2 L_p + 2 L_p' + 2 L.$	<i>L. trichophyllum</i> Brot.	
$2n = ? = ?$	<i>L. tingitanum</i> J. Gay	
$2n = ? = ?$	<i>L. longifolium</i> Baker	ACIS
$2n = 14 = 6 LL + 2 ll + 2 L_m + 2 L_p + 2 L.$	<i>L. autumnale</i> L.	
$2n = 16 = 2 LL + 2 mm + 2 L_m + 2 L_p + 2 L. + 2 pp + 2 p.$	<i>L. roseum</i> Mart.	
$2n = 18 = 4 LL + 2 L_m + 2 L_p + 2 L. + 6 m. + 2 m.'$	<i>L. hyemale</i> DC.	RUMINIA

ce qui est en accord avec les caractères de la morphologie externe.

Bien que le troisième sous-genre, *Acis*, ne soit pas encore complètement étudié, nous pouvons déjà dire qu'il est hétérogène au point de vue caryologique, puisqu'il renferme des espèces à 7 et à 8 chromosomes et que la morphologie de ceux-ci varie considérablement. Particulièrement nette est la différence qui apparaît entre la garniture de *L. autumnale* et celle de *L. roseum*, espèces assez voisines au point de vue des caractères de la morphologie externe. Ici donc, pas de parallélisme entre les caractères caryologiques et ceux de la morphologie externe. Pour expliquer ce fait, il faut admettre que, pendant la différenciation des deux espèces, des modifications chromosomiques considérables se sont produites, mais que ces altérations n'ont pas été accompagnées de modifications géniques sensibles.

La ressemblance existant entre *L. roseum* et *L. autumnale* a conduit quelques taxonomistes (FIORI et PAOLETTI) à considérer la première espèce comme une variété de la seconde. Selon d'autres auteurs (PARLATORE, NYMAN, BAKER) il s'agit d'espèces distinctes. Du fait que ces espèces présentent des différences caryologiques assez considérables (fig. 20), nous croyons plus probable le dernier point de vue.

Le quatrième sous-genre, *Ruminia*, se caractérise, caryologiquement, par son numéro de base 9.

L'existence, chez les espèces du genre, des nombres basiques 7, 8, 9 et 11 soulève le problème du nombre primitif et des processus au moyen desquels les autres nombres se sont engendrés. Chez *L. pulchellum*, espèce à 22 chromosomes, nous avons constaté qu'il y avait production de grains de pollen à nombres chromosomiques variables. Ce fait nous a conduit à penser que le nombre 11, trouvé chez *L. pulchellum*, *L. aestivum* et *L. vernum*, était secondairement dérivé de 7. En confrontant la garniture chromosomique de *L. autumnale* ($2n = 14$) avec celles des formes à $2n = 22$ chromosomes, SATÔ (1937) admet que *L. autumnale* peut être considéré comme ayant été engendré, à partir des formes à 22 chromosomes somatiques, par

fusion ou translocation entre des chromosomes hétérochromatinaux. L'étude de la méiose, que nous avons déjà entreprise, pourra seule contribuer à l'éclaircissement de ce problème.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. — Le genre *Leucojum* présente des nombres basiques qui forment une série irrégulière additive (7, 8, 9 et 11).

2. — *L. aestivum* possède 22 chromosomes somatiques ($2n = 2 LL + 4 Lp + 4 L. + 4 l. + 4 m. + 4 m'$).

3. — *L. pulchellum* est pourvu aussi de 22 chromosomes dans les cellules somatiques ($2n = 2 LL + 4 Lp + 4 L. + 2 l. + 2 'l. + 6 m. + 2 m'$).

4. — *L. vernum* a également 22 chromosomes ($2n = 2 LL + 14 Lp + 4 L. + 2 L'$).

5. — *L. autumnale* possède 14 chromosomes ($2n = 6 LL + 2 ll + 2 Lm + 2 Lp + 2 L'$). Nous avons trouvé chez cette espèce des formes autotriploïdes, plus vigoureuses que les diploïdes.

Le pourcentage de pollen imparfait, chez les formes triploïdes, est de 79,3 %, tandis qu'il est de 16,2 % chez les diploïdes.

6. — *L. trichophyllum* possède 14 chromosomes ($2n = 2 LL + 4 ll + 2 Lm + 2 Lp + 2 Lp' + 2 L'$). On rencontre aussi chez cette espèce des formes autotriploïdes.

7. — *L. roseum* est pourvu de 16 chromosomes somatiques ($2n = 2 LL + 2 mm + 2 Lm + 2 lm + 2 Lp + 2 L. + 2 pp + 2 p'$). La pointe végétative observée nous a présenté, en dehors des plaques diploïdes, des plaques tétraploïdes.

8. — *L. hyemale* présente 18 chromosomes ($2n = 4 LL + 2 Lm + 2 Lp + 2 L. + 6 m. + 2 m'$).

9. — En ce qui concerne la systématique du genre, l'étude du nombre des chromosomes et de leur morpholo-

gie nous a montré qu'une relation paraît exister entre les données de la morphologie externe et celles de la caryologie, sauf dans le sous-genre *Acis*, en particulier à cause de *L. roseum*.

* * *

Nous sommes très reconnaissant à M. le Prof. Dr. A. QUINTANILHA, notre Maître de Botanique, des connaissances qu'il nous a permis d'acquérir à ses côtés et de l'enthousiasme avec lequel il nous a dirigé vers le domaine de la recherche scientifique.

Nous remercions vivement M. le Prof. Dr. A. FERNANDES, qui nous a initié aux recherches caryologiques, de sa sollicitude que nous ne pourrons jamais oublier et surtout du courage qu'il nous a toujours inspiré.

BIBLIOGRAPHIE

- BAKER, J. G., 1888. — *Handbook of the Amaryllideae*. London.
- COSTE, H., 1906. — *Flore descriptive et illustrée de la France*. Paris.
- COUTINHO, A. X. P., 1913. — *A Flora de Portugal*. Lisboa.
- FERNANDES, A., 1931. — Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas. *Bol. Soc. Brot.*, 7 (II sér.), 3-110.
- 1934. — Nouvelles études caryologiques sur le genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Brot.*, (II sér.), 3-198.
- 1937. — Le problème de *Narcissus tazetta* L.. I — Les formes à 22 chromosomes somatiques. *Bol. Soc. Brot.*, 12 (II sér.), 159-219.
- FIORI e PAOLETTI, 1896. — *Flora Analitica d'Italia*. Padue.
- HEITZ, E., 1926. — Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich I. *Zeit. f. Bot.* 18, 625-681.
- 1931. — Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nukleolen. *Planta*, 12, 775-844.
- 1936. Die Nukleal-Quetschmethode. *Ber. d. Deuts. Bot. Gesel.*, 53, 870-878.
- INARIYAMA, S., 1937. — Karyotype Studies in Amaryllidaceae 1. *Sci. Rep. of the Tokyo Bunrika Daigaku*, Sect. B, N.^o 52, 3, 95-113.
- LA COUR, 1931. — Improvements in everyday technique in plant cytology. *Journ. of. Royal Micr. Soc.*, 51, 119-126.
- NAGAO, S. und TAKUSAGAWA, 1932. — Ueber die Chromosomen einiger Amaryllidaceen. *Bot. Mag.*, 46, N.^o 547, 473-478.
- NYMAN, C. F., 1878. — *Conspectus Flora Europaea. Örebro Sueciae*.
- PARLATORE, F., 1858. — *Flora Italiana III Firenze*.
- SATÔ, D., 1937. — Analysis of Karyotypes in *Leucojum*. *Bot. Mag.*, 51, 59-63.

ESTUDOS NAS AVEIAS¹⁾

II

AS AVEIAS PORTUGUESAS DA SECÇÃO EUAVENA GRISEB.

por

ARTUR TABORDA DE MORAIS

DECORRIDOS que foram quatro anos após a redacção da primeira parte d'este estudo publicada no volume XI do Boletim da Sociedade Broteriana (1936), e havendo entretanto dilatado largamente a profundidade de análise das formas portuguesas do grupo e abarcado, a mais, em visão de conjunto, as centenas de formas de todo o mundo nele hoje conhecidas e descritas, cumpre-nos, sem dúvida, completar a exposição da matéria não só discutindo as restantes espécies da secção nessa parte ainda não tratadas, como adicionar às primeiras aquilo que posteriormente foi estudado, observado ou descoberto a seu respeito.

Além disso também à restrição dos nossos primitivos intuiitos, aí expressos, de não «mais do que dar notícia de algumas *formas* de aveias» havemos de tirar um pouco, porque tendo podido encarar o assunto em tôda a sua extensão, na florística como na genética e na citologia, não limitaremos agora o seu estudo ao «caso português», mas integrando-o num sistema mundial que elaborámos e apresentamos sintéticamente em nota final, lhe damos, por esta forma, na «maneira» do seu tratamento taxonómico, coerência e generalidade universais.

1) Investigações subsidiadas pelo Fundo Sá Pinto distribuído pelo Senado da Universidade de Coimbra.

Avena sterilis L., TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 54; THELLUNG in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 429-433, sensu str. [excl. var. vel f. *segetalem* (Trab.) Thell. et var. vel f. *solidam* (Hausskn.) Thell. + subsp. *byzantinam* (Koch) Thell.]; MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 359, sensu str. [excl. subsp. *nodipubescentem* Malz. + subsp. *byzantinam* (Koch) Thell. + subsp. *pseudo-sativam* Thell.].

Avena fatua L. sensu amplo subvar. *basifixa* Malzev, l. c. (1930) 332, pro parte.

Distribuição geográfica: Tôda a região mediterrânica prolongada em faixa sensivelmente da mesma largura para o Oriente até à Ásia central (Turquestão e Afeganistão) e pelo Ocidente até às Ilhas Macaronésicas (Açores, Canárias e Cabo Verde).

Introduzida na Europa média, na África e América meridionais.

Confrontem-se em MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) as áreas indicadas na sua fig. 64, aqui ampliadas nos limites ocidentais.

1. Subsp. **macrocarpa** (Moench) Briquet, Prodr. fl. cors. I (1910) 105, sec. MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 386.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *macrocarpa* (Moench) Briq. + subsp. *trichophylla* (Koch em. Hausskn.) Malzев, ex parte [excl. formas glumis ad 25 mm. longis], l. c. (1930) 386, 379.

Colmos com ou sem nós pubescentes; espiguetas grandes, 2-6-floras, com glumas de 30-50 mm. e glumelas de 20-40 mm.

α. var. **setosissima** Malz. em. Tab. Mor.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *trichophylla* (Koch em. Hausskn.) Malz. var. *setigera* Malz., ex parte + subsp. *macrocarpa* (Moench)

Briq. var. *setosissima* Malzev, Wild and cultivated Oats (1930) 381, 389, t. 78, t. 79 fig. 1, t. 83, t. 87 et t. 88 fig. 1.

Avena sterilis L. var. $\alpha +$ var. β , TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 55, est. I fig. 1 et 2, est. VI fig. 24 et 29.

Culmis nodis glabris aut pubescentibus, pani-cula secunda rarius patente, spiculis glumellis inferioribus florum inferiorum dorso ad medium setosissimis, callo pilis elongatis certe c. 3 mm. longis munito, cicatrice oblonga.

a. subvar. **maxima** (Perez-Lara) Malzev, l. c. (1930) 389, t. 87 fig. 1.

Avena sterilis L. var. **maxima** (Perez-Lara) Thell., TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 55, ex parte.

Colmos de nós glabros; fôlhas com baínhas glabras e com ou sem o limbo ciliado; espiguetas com glumas de 35-50 mm. e aristas de columela pubescente.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.^o 3464 (colmos geniculados, limbo ciliado, espiguetas 3-floras com a 3.^a flor mútica e glabra, glumelas acinzentadas)!

Herb. Univ. Lisboa

Lumiér, n.^o 1 (colmos erectos, limbo ci'iado, espiguetas 3-floras com a 3.^a flor mútica e glabra)! Estoril, n.^o 2 (colmos erectos, limbo ciliado, espiguetas 2-floras)! Vila Nova de Portimão, n.^o 8 (colmos geniculados, limbo ciliado, espiguetas 2-floras)!

b. subvar. **trichomaxima** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis pubescentibus, vaginis glabris, spiculis maximis, glumis c. 40-50 mm. longis, aristis inferne pubescentibus.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Serra de Monsanto, n.^o 3463 [*typus*] (colmos eretcos, limbo ciliado, espiguetas 3-floras com a 3.^a flor mütica e glabra)! n.^o 3465 (colmos eretcos, limbo ciliado, espiguetas 2-floras)! Coimbra, n.^o 3669 (espiguetas 4-floras com as 2 últimas flores müticas e glabras)!

c. subvar. **hirsutimaxima** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis pubescentibus, vaginis hirsutis, spiculis maximis, glumis c. 40-50 mm. longis, aristis inferne pubescentibus.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Figueira da Foz, n.^o 3462 [*typus*] (colmos geniculados, limbo ciliado, espiguetas 5-6-floras, só com as 2 ou 3 primeiras flores pubescentes)!

Ilha de St.^o Antão, Cabo Verde, n.^o 281 (colmos geniculados, limbo ciliado, espiguetas 3-floras com a 3.^a flor mütica e glabra) (1)!

(1) HUBBARD em HILL, Flora of Tropical Africa, vol. X, part 1 (1937) p. 123, menciona a existência no herbário do British Museum de um specímen que, com dúvida, refere à *Avena sterilis* L., colhido por LOWE na Ribeira Grande, Santo Antão (HUBBARD escreve, por lapso certamente, St. António) do Arquipélago de Cabo Verde.

O exemplar de Coimbra não tem a indicação de colector mas está datado de Maio de 87; não é legível a indicação do sítio onde foi colhido, à parte a da Ilha, mas está certíssima a referência ecológica: «lugar baixo e seco».

No que devemos assentear, como certo, é na existência da *Avena sterilis* em Cabo Verde.

d. subvar. **glabrisetigera** Tab. Mor., n.
subvar.

*Culmis nodis pubescentibus, vaginis gla-
bris, spiculis minoribus, glumis c. 30-35 mm.
longis, aristis inferne glabris tantum sca-
briusculis.*

I. forma **fusca** Tab. Mor., n. forma

Glumellis cineraceis.

Est. XI fig. 2.

Especímenes:

*Herb. Univ. Coimbra
Coimbra, n.º 3638 [typus] (colmos ere-
ctos, limbo não ciliado, espiguetas 3-floras com a 3.ª flor
mútica e glabra) !*

II. forma **nigrescens** Tab. Mor., n.
forma

*Avena sterilis L. var. *scabriuscula*
(Perez-Lara) Thell., TABORDA DE MORAIS,
l. c. (1936) 55, ex par.e, est. VI fig. 29.*

Glumellis nigrantibus

Especímenes:

*Herb. Univ. Coimbra
Coimbra, n.ºs 3470 [typus] (espiguetas 3-
floras com a última flor mútica e glabra), 3471 (colmos
geniculados, limbo não ciliado, espiguetas 3-floras com a
última flor mútica e glabra), 3646 (colmos suberectos,
limbo ciliado, espiguetas 3-floras com a última flor glabra
e mútica), 3494 (colmos suberectos, limbo não ciliado,
espiguetas 2-floras) ! Portimão, n.º 3472 (colmos
suberectos, limbo ciliado, espiguetas 2-floras) !*

e. subvar. **trichosubulata** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis pubescensibus, vaginis hirsutis, glumella inferiore apice biacuminato-subulato.

Est. XI fig. 1.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

N.º 3477 [*typus*] (colmos geniculados, limbo não ciliado, espiguetas 4-floras com as 2 últimas flores míticas e glabras) !

f. subvar. **subulata** (Trab.) Malzev, l. c. (1930) 392, t. 88 fig. 1.

Colmos com nós e baínhas das fôlhas glabros; glumela inferior acuminado-assovelada.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.º 3469 (colmos suberectos, limbo não ciliado, espiguetas 3-floras com a última flor glabra e mítica) ! Souselas, n.º 3473 (espiguetas 2-floras) ! Ourentão, n.º 3474 (colmos geniculados, limbo ciliado, espiguetas 3-floras com a última flor mítica e glabra) ! n.º 3468 (espiguetas 4-floras com as 2 últimas flores míticas e glabras) !

Herb. Univ. Lisboa

Coimbra, n.º 4 (colmos geniculados, limbo não ciliado, espiguetas 2-floras) ! Cintra, n.º 12 (colmos geniculados, limbo não ciliado, espiguetas 2-floras) ! Lavradio, n.º 6 (colmos eretos, limbo ciliado espiguetas 3-floras com a última flor mítica e glabra) ! Évora, n.º 11 (espiguetas 3-floras com a última flor mítica e glabra) ! Beja, n.º 9 (espiguetas 2-floras) !

Herb. Univ. Pôrto

Tua, n.º 9 (espiguetas 3-floras com a última flor glabra e mítica) ! Odemira, n.º 8 (colmos eretos, limbo ciliado, espiguetas 2-floras) !

g. subvar. **subulatisetigera** Tab. Mor., n.
subvar.

*Culmis nodis pubescentibus, vaginis gla-
bris, glumella inferiore apice biacuminato-
-subulato.*

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.º 3476 [typus] (colmos geniculados,
limbo ciliado, espiguetas 2-floras), 3670 (colmos suberectos,
baixos, limbo não ciliado, espiguetas 2-floras)! Setúbal, n.º
3475 (espiguetas 3-floras com a última flor mütica e glabra)!

Herb. Univ. Lisboa

Azambuja, n.º 3 (colmos erectos, limbo não ciliado,
espiguetas 2-floras)! Lisboa, n.º 5 (colmos geniculados,
limbo não ciliado, espiguetas 3-floras com a última flor mütica
e glabra)! Margens do rio Chança, n.º 7 (colmos
geniculados, limbo não ciliado, espiguetas 3-floras com a última
flor aristada e subglabra)! Vila-Franca, n.º 10 (colmos
geniculados, limbo ciliado, espiguetas 2-floras)!

β. var. **calvescens** Trab. et Thell., TABORDA DE
MORAIS in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 56, est. I fig. 3
et 4, est. VI fig. 30; MALZEV, l. c. (1930) 393, t. 84, t.
88 fig. 2.

Colmos com nós e fôlhas glabros; glumelas
tôdas glabras; pêlos do calo com mais de 3 mm.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.º 3642 (colmos erectos, limbo não ciliado,
espiguetas 2-floras, glumelas acinzentadas)!

2. Subsp. × **Ludoviciana** (Dur.) Gillet et Magne,
Fl. franç., ed. 3 (1875) 532 sec. MALZEV, l. c. (1930) 363.

Avena sterilis L. sensu amplio subsp. *Ludoviciana* (Dur.) Gillet et Magne, ex parte [excl. subvar. *macrantham* Malz. et subvar. *armeniacam* Malz.] + subsp. *trichophylla* (Koch em. Hausskn.), ex parte [excl. formas glumis majoribus ± 25 mm.] + *Avena fatua* L. sensu amplio subvar. *basifixa* Malzev, Wild and cultivated Oats (1930) 363, 332.

Avena fatua × *sterilis* Florell, TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 65.

Difere da subsp. *macrocarpa* pelas espiguetas menores, com glumas até 25 mm., 2-floras e cicatriz do calo ovóide, intermédia entre a da subsp. *macrocarpa* (Moench) Briq. var. *setosissima* Malz. e a da *Avena fatua* L. var. *pilosissima* S. F. Gray.

z. var. **typica** Malzev em. Tab. Mor.

Avena sterilis L. sensu amplio subsp. *trichophylla* (Koch em. Hausskn.) Malz. var. *setigera* Malz., ex parte + subsp. *Ludoviciana* (Dur.) Gillet et Magne var. *typica* [excl. subvar. *macrantham* Malz.] MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 365, 381.

Avena fatua × *sterilis* Florell, TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 65, est. I fig. 5 et 6, est. VI fig. 26.

Culmis nodis pubescentibus aut glabris; glumellis inferioribus hirsutis, callo pilis majoribus 3 mm.

a. subvar. **scabrimicrantha** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis glabris, vaginis hirsutis, glumis c. 20 mm. longis, glumella inferiore apice bidentato, aristis glabris.

Especímenes :

Herb. Univ. Coimbra

Figueira da Foz, n.º 3489 [*typus*] (colmos geniculados, limbo ciliado, glumelas negras) !

b. subvar. **nodipilosiuscula** Tab. Mor., n.
subvar.

*Culmis nodis pubescentibus, vaginis gla-
bris, glumis c. ± 25 mm. longis.*

Especímenes :

Herb. Univ. Coimbra

Pombal, n.º 3488 [*typus*] (colmos geniculados, limbo ciliado, glumelas negras) !

c. subvar. **psilathera** Thell., MALZEV, l. c.
(1930) 367, t. 72, t. 75 fig. 2.

Avena sterilis L. subsp. *Ludoviciana* var.
psilathera Thellung in Vierteljahrsschr. Na-
turf. Ges. Zürich LVI (1911) 314 not. et (var.
vel f.) in Recueil trav. bot. néerlandais XXV
(1928) 443.

Colmos de nós glabros mas fôlhas com
baínha pubescente; espiguetas com glumas de
± 25 mm. e glumelas inferiores bidentadas
com aristas glabras.

Especímenes :

Herb. Univ. Coimbra

Pinhal de Leiria, n.º 3466 (colmos eretcos, fô-
lhas com limbo bem ciliado, panícula muito depauperada,
glumelas negras) !

d. subvar. **subulifera** Thell., MALZEV, l. c.
(1930) 371, t. 75 fig. 3.

Avena sterilis L. subsp. *Ludoviciana* (Dur.) Gillet et Magne forma *subulifera* Thellung in Fedde, Repertorium XIII (1913) 53.

Colmos com nós e fôlhas subglabros, glumas prolongadas em pontas assoveladas.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Lisboa, n.º 3467 (colmos geniculados)!

β. var. **subpubescens** Tab. Mor., n. varietas

Culmis nodis vagina et lamina foliorum glabris; spiculis bifloris, glumis ad 20 mm. longis, glumella inferiore primi floris dorso ad medium sparse pilosa et ea secundi floris dorso glabra aut subglabra; callo pilis c. 3 mm. longis certe.

Differt ab Avena fatua L. subvar. basifixa Malz. et ab Avena sterili L. var. media Malz. callo pilis longioribus et etiam a prima spiculis flore primo glumella inferiore dorso sparse pilosa, a secunda spiculis flore secundo glumellis dorso glabris.

Est. II fig. 5-6; est. V.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Alcabideque (Condeixa) n.º 3855 [typus]!

MALZEV, o autor que até hoje mais larga, minuciosa e brilhantemente estudou as aveias da secção *Euavena* numa obra modelar pelas suas qualidades pedagógicas de exposição, e largamente documentada sob o ponto de vista botânico — *Wild and cultivated Oats sectio Euavena*, 1930, subordinou o seu trabalho na taxonomia a dois princípios: formação de espécies amplamente concebidas, espécies colectivas, a cujo critério não é estranha a ideia do seu suposto encadeamento filogenético, e subdivisão dessas

espécies, quer em subespécies delimitadas por um critério mixto, morfológico-geográfico, de distribuição regional, quer em proles quando dentro da distribuição conferida à subespécie ocorra uma pretensa segregação areal; delimitando uma fracção da área subespecífica. «*By the term subspecies we mean related groups occupying definite areas of distribution and characterized by common hereditary features, which do not occur outside of the limiting areas («the geographical species» of many authors). By the term proles we mean smaller groups which, differing from each other by a series of sharply expressed hereditary morphological characters, occupy a part of the area of the subspecies»* (MALZEV, l. c., 1930, p. 490).

As variedades são por êle manifestamente concebidas como demonstração das séries homólogas do seu eminente compatriota VAVILOV.

A título de documentação apresento no quadro II, em arranjo sugestivo, as espécies *Avena fatua* L. s. amplo, *Avena sterilis* L. s. amplo e *Avena strigosa* Schreb. s. amplo, tal como as concebeu o autor em referência.

Mas por muito que nos possam seduzir ideias que didácticamente é possível expor com a aliciante sedução com que elas se apresentam no quadro que elaborámos, o certo é que, e porque de factos se trata, essas ideias lhes não correspondem e os não traduzem em toda a sua extensão, ou até se apresentam contraditórias com êles.

Temos necessidade para esclarecimento do assunto de nos alongar um pouco. Podíamos fazê-lo a final; supomos porém conveniente, para maior clareza, discuti-lo nesta altura, a propósito da *Avena sterilis*, porque os princípios que desta discussão resultam aplicam-se às outras espécies, subordinados, embora, ao particularismo de cada uma delas.

É o conjunto de formas que no quadro II figura antes do traço vertical duplo da esquerda que constitue a *Avena sterilis* no sentido restrito; o que está depois até ao seguinte pertence à *Avena byzantina*. O primeiro comprehende as três subespécies: *trichophylla*, *macrocarpa* e *Ludoviciana*. A subespécie *trichophylla* é caracterizada pela posse de

colmos com nós pubescentes («*inter ssp. Ludovicianam et ssp. macrocarpam est intermedia, a quibus differt praecipue culmis nodis pubescentibus*» MALZEV, l. c., p. 380), em concordância com uma distribuição geográfica própria e oriental restrita: da Ásia Menor à Pérsia, da Palestina à Crimeia (MALZEV, l. c., fig. 64). É evidente que o mencionado carácter morfológico só por si não poderia definir um grupo da categoria da subespécie, quer pela sua pequena importância modeladora, digamos assim, quer pela sua má expressão, pois se encontram todos os graus de transição entre indivíduos com essa pubescência bem expressa: pêlos abundantes e compridos dum e doutro lado dos nós em todo o cólmo, àqueles em que, no mesmo cólmo, os nós inferiores são glabros e os superiores mais ou menos pubescentes, a ou ros em que a pubescência só à lupa se nota com segurança e apenas na parte inferior dos nós, dado o reduzido tamanho e a pouca densidade dos pêlos.

Não esqueço que o autor escreveu: «*differt praecipue*» e que na línguagem taxonómica muitas vezes mencionamos um só carácter, ainda que pouco evidente, na diferenciação de grupos relativamente elevados, mas que isto traduz sempre, e embora, a circunstância da subordinação duma multidão maior ou menor de outros caracteres, porventura, individualmente considerados, menos constantes, mas sempre presentes na sua maioria e cujo conjunto é que imprime feição ao grupo.

É o caso das Monocotiledóneas, para utilizarmos um exemplo exageradamente demonstrativo, as quais, embora essencialmente e quase sempre bem definidas pela posse de um cotilédone, nem por isso é necessário averiguar da existência desse cotilédone único para podermos reconhecer com certeza o grupo, porque este se evidencia nos tais caracteres subordinados.

Porém no caso em discussão não há mesmo um conjunto de formas com nós pubescentes delimitado dentro do campo de variação dos grupos α *setigera* e β *subcalvescens*, únicas variedades que MALZEV atribue à sua *trichophylla*, pois o carácter da pubescência dos nós aparece combinado com os caracteres que serviram para definir as

variedades e subvariedades das outras subespécies *macrocarpa* e *Ludoviciana*; breve: está certamente na dependência dum gene ou factor que livremente se combina e recombina segundo as leis da hereditariedade mendeliana.

Mas também a caracterização resultante da distribuição geográfica não é válida, pois a pretendida subespécie se não limita ao Oriente, ocorrendo abundantemente em Portugal, segundo se verifica do estudo dos espécimes portugueses, como também existe noutros pontos do Ocidente mediterrânico onde a sua existência está bem documentada principalmente no Herbário de WILLKOMM, e sem que possamos considerá-la como introduzida, contrariamente à crença de MALZEV. Resumidamente: nada justifica, cremos, a individualização da subespécie *trichophylla* dentro da *Avena sterilis*, *sensu amplio* ou *stricto* que se tome.

MALZEV chegou porém àquele resultado por um vício e, possivelmente, uma deficiência do seu processo taxonómico: a deficiência do número e variedade de origem dos exemplares estudados e o vício da aceitação do critério geográfico para um grupo objecto de cultura.

De facto as condições de distribuição geográfica podem fornecer elementos subsidiários para a definição taxonómica, mas só, evidentemente, quando se trate de populações naturais totalmente isentas da intervenção directa do homem; e mesmo neste caso, se a mutação está na origem da diferenciação dos grupos, com o que todos parece que concordamos, e se essas mutações se repetem, como também sucede, então a distribuição perde todo o seu valor como indicador filogenético.

Mas no caso presente, tratando-se duma planta de larga e antiga cultura, que o mesmo é dizer distribuída pelo comércio de sementes, não pode, com tôda a certeza, a sua distribuição actual ter qualquer valor como índice de filiação, parentesco ou semelhança que interessem à classificação filogenética. E nem, dentro da secção *Euavena*, estas considerações deixam de ter validade, mesmo para os grupos de multiplicação espontânea, por duas razões. Primeiro porque são de facto as sementes pertencentes a êsses grupos distribuídas como impurezas com as sementes dos

grupos cultivados; segundo porque, como consequência da hibridação generalizada entre os grupos de igual grau de poliploidismo, pelo menos, os genes dos primeiros são levados e distribuídos no estado criptomérico da recessividade mendeliana dum extremo ao outro do globo numa simples troca de sementes para cultura e encobertos pelo fenótipo destas. Por êstes motivos apenas reconhecemos nós na *Avena sterilis* L. s. str. as duas subespécies *macrocarpa* e *Ludoviciana*. Esta, embora difícil de distinguir da primeira, possue no entanto um conjunto de caracteres, os que vão apontados na sua diagnose, que lhe dão uma certa individualidade, e, por outro lado, conforme demonstrámos na primeira parte dêste estudo (Bol. Soc. Brot. XI, 1936, p. 65), êsse conjunto de caracteres é o que resulta, sem dúvida, da sua origem híbrida. Se passamos a adoptar aqui, e para o futuro, a nomenclatura ordinária, neste como para os outros híbridos do grupo, é apenas por comodidade, necessidade por vezes, e noutras casos lógica.

Com efeito a fórmula nomenclatural dos híbridos só tem uma justificação: a de revelar a sua origem e, segundo provavelmente foi pensado ao decretá-la, a sua morfologia. Ora num grupo como êste, profundamente estudado, só cumpriria ela a sua missão indicando para os progenitores os respectivos grupos infraespecíficos, o que tornava, certamente, as fórmulas extraordinariamente longas e incômodas no uso. Noutros casos porém o mesmo fenótipo, e a taxonomia só classifica fenótipos, encobre não só vários genótipos, como progenitores especificamente diferentes, de tal maneira que a fórmula que mencionasse alguns deles induziria em êrro quando realmente se tratasse do produto resultante da anfimixia de quaisquer dos restantes. Noutros exemplos ainda o produto não se distingue de um dos pais, e a fórmula que os indicasse nada exprimiria sob o ponto de vista morfológico. Finalmente, se mesmo os híbridos com fenótipo da primeira geração se estabilizam com perda da sua própria heterozigocidade (TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XII, 1937, p. 264), a caracterização como híbridos acaba por se perder também ou não tem

sentido, possuindo a forma dali para o futuro o valor duma variedade bem definida.

Outro ponto temos ainda a esclarecer desde já: o da nossa concepção dos grupos neste estudo.

Os específicos tomámo-los de Lineu. Já expusemos noutro sítio (Bol. Soc. Brot. XII, 1937, p. 278) que a origem filogenética dêstes grupos nas Aveias pode conceber-se de maneiras diversas, tôdas igualmente possíveis. Este «pode conceber-se» tem um valor inteiramente mutacionista, e subordina-se ao conceito de que o sentido da mutação é imprevisto: não se faz para o mais fácil (como se nós pudéssemos avaliá-lo!) ou para o mais próximo (no sentido exterior do parentesco das formas); as unidas, genes ou factores, transformam-se noutras: é tudo quanto sabemos, e é isto o que é possível. As próprias séries ortogenéticas nos aparecem assim apenas porque lhes impomos nós uma lógica que é a dos nossos conhecimentos de utilidade ou de relações funcionais.

Foi porque estas ideias do mecanismo da variação surgiram fulgorantemente que a linguagem dos livros de morfologia que ainda hoje nos passam pelas mãos, ou daqueles que agora mesmo se publicam, é tôda desta natureza:

«We cannot agree that the heterosporous ferns may be as old as the homosporous; or that the seed plants may be as old as the ferns. When all the geological evidence is in, it must confirm the sequence: homospory, heterospory, seed.» (CHAMBERLAIN, Gimnosperms, 1935, p. 33)!

«Cette plante (*Cycadocarpidium*) est plus ancienne encore que les Caytoniales et l'on peut faire à leur sujet une supposition analogue à celle suggérée par les *Bennettites*, soit: l'enroulement sur les ovules des feuilles carpellaires; nous aurons alors l'impression du faible effort que la nature avait à s'imposer pour passer du type gymnosperme au type angiosperme.» BEAUVIERIE, La Systématique des Formes, 1931, p. 39), etc.!

Não podemos aceitar estas deduções e esta lógica: esta doutrina; e é por essa razão que não juntamos a *Avena byzantina* Koch à *Avena sterilis* L., nem a *Avena sativa*

L. à *Avena fatua* L., ou a *Avena strigosa* Schreb. à *Avena barbata* Pott.

Concebemos todos os grupos de qualquer categoria como traduzindo potencialidades genéticas que dificilmente se deixam subordinar, com reversão possível, às condições exteriores; noutra linguagem: hereditários. Não démos cabimento a «ecófenos», isto é, traduções morfológicas lábeis acompanhando fielmente a variação subtil dos agentes exteriores, o que significa não hereditários, ainda que reconheçamos que, afinal, é tão necessário o estudo duns como o dos outros.

O que distingue pois subespécies de variedades, subvariedades ou formas, e estas umas das outras, é apenas a importância sucessivamente decrescente dos caracteres considerados, importância aquilatada aqui, e neste momento, para as variedades pela capacidade sensível de tradução das possibilidades de relações genéticas dos grupos infraespecíficos entre si ou dêstes com outros de espécies próximas; para as subvariedades a revelação da independência cromosómica ou factorial dos caracteres considerados.

Com efeito na variedade *pilosissima* da subespécie *macrocarpa* distinguiu MALZEV quatro subvariedades; com o mesmo critério, que se traduz simplesmente em distinguir o que realmente é possível reconhecer diferente, descrevem-se muitas mais: teóricamente tantas quantas as combinações matemáticas dos caracteres independentes considerados o permitirem. É o problema de JORDAN afinal; e como nova demonstração do caso não valia a pena realmente eu descrever as formas que descrevo, ainda que a lógica o pedisse, porque, para nos tornarmos coerentes, ou havíamos de renegar as anteriormente descritas por grandes naturalistas: TRABUT, THELLUNG, MALZEV, etc. ou distinguir as outras mais. O valor do caso aqui é este: primeiro o tratar-se dum grupo em cultura onde toda a minúcia pode ter interesse; segundo fornecer ao próprio genéticista um instrumento de expressão verbal conciso, e até fazer genética através da própria florística, pois se a genética dá a esta a sua base experimental que a rejuvenesce, também aquela, quando usada com linguagem precisa, fornece à genética

dados preciosos para o conhecimento da independência dos caracteres ou da sua definição unitária, principalmente. Como sugestiva exposição do assunto apresento no quadro III, sintéticamente, as combinações que produziram as variedades, subvariedades e formas portuguesas na *Avena sterilis* L. Mas bastava que se tomasse a mais em consideração o número de flores por espigueta para aquele número passar de duplicar, etc. Entendi satisfazer a sistemática, sem deixar de fornecer elementos interessantes aos genéticistas, juntando uma breve descrição a cada espécimen com indicação dos caracteres não utilizados na definição sistemática do grupo, de maneira a obter, desta forma, uma noção da sua multiplicidade e, ao mesmo tempo, das suas combinações com os primeiros.

Estou convencido que as duas formas que descrevi na subvar. *glabrisetigera* Tab. Mor. caracterizadas pela côr das glumelas se hão-de repetir co n êsses mesmos caracteres nas outras subvariedades e, possivelmente mesmo, uma terceira de côr amarela. Como porém as não observei em cultura e o exame dos exemplares em herbário me não traz inteira segurança deixei de lhes dar individualidade taxonómica.

Avena fatua L., TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 56; THELLUNG in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 421-427, sensu str. [excl. varietates vel formas transientem Hausskn., *pseudo-transientem* Thell., *pseudobasifixam* Thell., *basifixam* Malz. et *glabricallam* Thell. + + subsp. *sativam* (L.) Thell.]; MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 287, sensu str. [excl. subvar. *basifixam* Malz. + + subsp. *macrantham* (Hack.) Malz. + subsp. *nodipilosam* Malz. + subsp. *sativam* (L.) Thell. + subsp. *praegravem* (Krausse) Malz.].

Distribuição geográfica: Tôda a Europa e Ásia ocidental, desde o limite setentrional das culturas até ao Norte de África, Egito e Eritreia, desde o Turquestão ao Arquipélago dos Açores. (Em parte, MALZEV, l. c., 1930, fig. 63).

1. Subsp. **fatua** (L.) Thell.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *setentrionalis* Malz. + subsp. *meridionalis* Malz. + subsp. *fatua* (L.) Thell., MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 292, 304, 314.

Espiguetas com glumas até 30 mm. e glumelas até 25 mm.

α. var. **pilosissima** S. F. Gray, TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 57, est. V fig. 19-21, est. VI fig. 27.

Avena fatua L. sensu amplo var. *valdepilosa* Malz. + var. *grandis* Malz. + var. *pilosissima* S. F. Gray, MALZEV, l. c. (1930) 294, 306, 316, t. 39, t. 41 fig. 1-2, t. 45, t. 47 fig. 1-2, t. 52, t. 53 fig. 1-4.

Espiguetas com glumelas inferiores de, pelo menos, as duas flores basilares, densamente hirsutas; pêlos do calo com mais de 3 mm.

a. subvar. **scabrida** Malzev, l. c. (1930) 318, t. 35 fig. 3-4.

Colmos com nós glabros; espiguetas 3-floras com glumas até 30 mm.; arista com columela glabra, mas áspera.

I. forma **albescens** Haussknecht in Mitteil. d. Geogr. Ges. III (1884) 237.

Glumelas claras.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Chaves, n.º 1935 (espiguetas com glumas de 20-27 mm. e a 3.ª flor aristada com glumela inferior

pubescente)! Covilhã, n.º 3856 (espiguetas com glumas de 22-27 mm. e a 3.^a flor aristada mas com glumela inferior glabra)!

II. forma **nigrescens** Haussknecht in
l. c. (1884) 237.

Glumelas negras ou castanho-escuras.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Alcabideque (Condeixa), n.º 3851 (fôlhas glabras, espiguetas com a 3.^a flor aristada e glumelas glabras)! Rio de Galinhas (Almalaguês), n.º 3852 (fôlhas glabras, espiguetas com a 3.^a flor aristada e glumelas glabras)!

b. subvar. **biflora** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis pubescens, spiculis semper bifloris, glumis c. 20-25 mm. longis.

I. forma **cinerascens** Haussknecht in
Mitteil. d. Geogr. Ges. III (1884) 237.

Glumelas acinzentadas.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Miranda do Douro, n.º 3454 [*typus*]!
S. Martinho de Angueira, n.º 3653 (nós tenuemente pilosos)! Condeixa, n.º 3854!

Herb. Univ. Pôrto

Vimioso, n.º 1 (nós tenuemente pilosos)!

c. subvar. **valdepilosa** (Malz.) Tab. Mor.

Avena fatua L. sensu amplo var. *valde-pilosa* Malzev, l. c. (1930) 294, t. 39, t. 41 fig. 1-2.

Colmos com nós pubescentes; espiguetas 3-floras com glumas até 25 mm.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Souselas, n.º 3763 (3.^a flor com glumelas glabras mas aristada)! Coimbra, n.ºs 3666 e 3700 (3.^a flor com glumelas glabras mas aristada)! Alcabideque (Condeixa), n.º 3853 (3.^a flor com glumelas glabras mas aristada).

d. subvar. **parva** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis glabris, panicula contracta, spiculis semper bifloris, glumis c. 16-20 mm. longis, glumellis nigrantibus.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Ilha de S. Miguel: Relva, n.º 524, BRUNO T. CARREIRO [*typus*]!

β. var. **glabrata** Peterm., TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 57, est. V fig. 22, est. VI fig. 28.

Avena fatua L. sensu amplo var. *glabrata* Peterm., MALZEV, l. c. (1930) 320, t. 53 fig. 5-6.

Colmos com nós glabros; espiguetas com glumas de 20-25 mm., glumelas glabras e calo com pêlos de mais de 3 mm.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Souselas, n.º 3764 (espiguetas 3-floras com a última flor aristada)! Coimbra, n.º 3994 (espiguetas 2-floras, um pouco mais pequenas do que no espécimen anterior)!

γ. var. **intermedia** (Lestib.) Lej. et Court., TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 58, est. VI fig. 25.

Avena fatua L. sensu amplo var. *intermedia* (Lestib.) Lej. et Court., MALZEV, l. c. (1930) 323, t. 53 fig. 7-8.

Glumelas inferiores esparsamente pilosas; pêlos do calo com menos de 3 mm.

b. subvar. **minima** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis glabris, foliorum vagina et lamina glabris sed scabriusculis; spiculis bifloris, glumis ad 15 mm. longis; callo pilis c. 1-2 mm. longis.

Diftiert a typo varietatis glumis minoribus.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Vila Franca, n.º 3765, A. R. DA CUNHA, [typus]!

São inteiramente aplicáveis aqui, à subespécie *setentrionalis* Malz., tôdas as considerações que fizemos para a subespécie *trichophylla* (Koch em. Hausskn.) Malz. da *Avena sterilis*. Nem morfológica nem geográficamente se caracteriza aquela subespécie. MALZEV confere-lhe distribuição geográfica a oriente duma linha que partindo do Mar Branco vai, por perto do lago Aral, ao centro da Ásia (l. c., 1930, fig. 63). Não é exacto; as formas de nós pubescentes: «*Glumae ad 25 mm. longae, glumella inferior ad 20 mm. longa. Culmi nodis pubescentibus.*» (MALZEV, l. c., 1930, p. 290), ocorrem em Portugal, que está no outro extremo do continente europeu; e dada a formação generalizada dos enormes singâmeões da secção *Euavena* devem igualmente aparecer em pontos intermédios; não se individualiza pois geográficamente e não se caracteriza suficientemente sob o ponto de vista morfológico.

Quanto à subespécie *meridionalis* Malz. é ela definida

pelas glumas de 25-30 mm. e a posse duma área meridional interrompida que se estenderia da Península Ibérica pelo Norte de África à Eritreia, Ásia Menor e centro da Ásia, sem se sobrepor nunca às das outras subespécies: *setentrionalis* Malz., *fatua* (L.) Thell., e *cultiformis* Malz., de áreas mais setentrionais (l. c., fig. 63). Não sabemos nós se de facto ela se restringe apenas à zona descrita; mas o que com segurança podemos afirmar é que sobrepondo-se à sua a área das outras duas: *setentrionalis* e *fatua*, como acima apontámos, deixaria aquela de ser, dentro do próprio critério do seu autor, uma subespécie para se tornar numa prole. Por outro lado para que o limite separador morfológico entre ela e as *setentrionalis* e *fatua* fosse o dos 25 mm. no comprimento das glumas era necessário: ou admitir o «critério da discontinuidade», discontinuidade que aqui não encontrámos pela verificação que fizemos em exemplares nossos e alheios da passagem gradual dos de menos aos de mais de 25 mm., ou tomar como bom o «critério quantitativo» duma separação conveniente, que não reconhecemos como razoável.

Em síntese podemos agora dizer que a distribuição da subespécie *fatua* como aqui a concebemos vai, além das áreas indicadas em MALZEV (l. c., 1930, fig. 63), pelo Norte de África até Marrocos, Melila, Ceuta, etc. (JAHANDIEZ et MAIRE, Catalogue des Plantes du Maroc I, 1931, p. 50), Portugal e Espanha (onde, nesta última, a sua existência está bem documentada no Herbário de WILLKOMM), até aos Açores (1).

Também à subvariedade *biflora* Tab. Mor. forma *cinerascens* Hausskn. devemos algumas considerações desenvolvidas.

Tendo colhido no extremo Nordeste de Portugal, em S. Martinho de Angueira, concelho de Miranda do Douro, em Setembro de 1935, algumas cariopsis maduras de *Avena*

(1) Incidentemente certificaremos agora que o espécimen a que fizemos referência na primeira parte deste estudo (Bol. Soc. Brot. XI, p. 59: KNEUCKER n.º 443) e em que nos reservámos, é simplesmente a *Avena fatua* L. e não a *Avena Wiestii* Steud. como originariamente se encontra denominado.

fatua que me despertaram a atenção imediata pela côr cinzenta das glumelas, muito diferente daquela que estava habituado a ver nesta espécie e ainda, depois, alguns espe- címenes idênticos junto à cidade de Miranda do Douro (n.º 3454), procurei verificar se tal côr provinha duma má maturação ou duma condição edafo-climática predominante naquela região tão individualizada do solo português.

Semeei por isso no Jardim Botânico as primeiras cariopsis das quais obtive o espécimen n.º 3653, podendo desta forma verificar que a côr observada era caracter constante e hereditário. E, simultâneamente, obtinha na descendência do trihíbrido *Avena fatua* × *sativa* × *sterilis* Tab. Mor. [= *Avena sativa* L. forma *subpilifera* (Malz.) Tab. Mor.] um segregado em tudo semelhante aos exemplares de Miranda do Douro e S. Martinho de Angueira. Entendi por isso que convinha dar-lhe individualidade, pois por si só esta subvariedade é a documentação bastante de que a côr negra da *Avena fatua* é o resultado de, pelo menos, dois factores cumulativos um dos quais daria o «cinzento» e os dois combinados o «negro» ou castanho muito escuro, comportamento de resto já averiguado sob o ponto de vista da natureza bifactorial para o «negro» (LOVE and CRAIG, *The relation between color and other characters in certain Avena crosses in Amer. Nat.*, 52: 369-383; citação de MATSUMURA, *Genic Analysis in Avena* in *Journ. Fac. Sc. Hokkaido Imp. University*, s. V, I. 2, 1931, p. 79).

E por semelhança poderemos deduzir que o caso da *Avena sterilis* L. formas *fusca* Tab. Mor. e *nigrescens* Tab. Mor. seja idêntico a este. Mais ainda: do facto de as variedades *calvescens* da *Avena sterilis* e *glabrata* da *Avena fatua* apresentarem côres claras: brancas ou amareladas, por vezes acinzentadas, côres que são também geralmente as das variedades de *Avena sativa* com glumelas glabras, podemos aventar, igualmente, que um dos factores para a côr negra resida num mesmo cromosoma com o factor para a pubescência das glumelas. Mas como, por outro lado, existem formas quer da *Avena fatua* L. (forma *albescens* Hausskn.) quer da *Avena sativa* (var. *subpilosa* (Thell.) Tab. Mor. f. *cinerea* Tab. Mor.) com o factor para a pu-

bescência presente e possuindo glumelas claras ou amarelas, havemos de admitir a separação linear cromosómica entre o factor da pubescência e os da côr.

Já na primeira parte dêste estudo (Bol. Soc. Brot., 1936, p. 58) revelei a existência da *Avena fatua* generalizada à maior parte do País e ocorrendo mesmo em tais condições de abundância, nalguns pontos, que entrava como elemento de aprêço nas forragens de Abril. Não tenho mais do que confirmar com novos achados aquela informação. Em fins de Abril de 1939 fui encontrar em Alcabideque, junto de Condeixa, campos de cultura com *Avena fatua* destinada a forragem e que obteem, explicou-me o proprietário dum desses campos, deixando que expontâneamente ela se semeie em cada ano para colhêr novamente no ano seguinte, ou então separando da panícula, na planta em pé, as sementes destinadas a êsse fim, ou ainda, ceifando antes do perfeito estado de maturação, recolhendo em sítio conveniente, e aproveitando depois as sementes que expontâneamente se libertam.

A pesar do incômodo que lhe traz o facto das sementes serem caducas o lavrador, que também conhece e utiliza o Aveão (*Avena sativa* e *Avena byzantina*), nem por isso abandona a *Avena fatua* que se lhe revela vantajosa como forragem pelo seu maior desenvolvimento vegetativo e talvez, também, pela maior brevidade do seu ciclo fenológico.

Será talvez um problema de genética, com interesse agrícola, transportar para qualquer das duas *Avena sativa* e *Avena byzantina* aqueles caracteres da *Avena fatua*, se é que não foi já realizado, consciente ou inconscientemente, nalgumas dessa multiplicidade de óptimas variedades culturais que, sobretudo os americanos e também os suecos, teem obtido nos últimos tempos, de há trinta anos para cá, sendo porém certo que esta precocidade da *Avena fatua*, no nosso país, pelo menos, parece desconhecida, pois na grande obra de MALZEV (p. 288) apenas se lhe dá como época de floração o período de Maio e Junho.

Teóricamente, pelo que se sabe do comportamento fenotípico dos híbridos da primeira geração entre, por

exemplo, as variedades da *Avena sativa* L. de glumelas glabras, com as variedades de glumelas pubescentes das *Avena sterilis* ou *Avena fatua*, também o cruzamento da *Avena fatua* L. var. *glabrata* Peterm. com a *Avena sterilis* L. var. *setosissima* Malz em. Tab. Mor. deve dar um fenótipo que se distinguirá por possuir uma rara pubescência apenas na glumela inferior da 1.^a flor [semelhante à *Avena sativa* L. var. *subpilosa* (Thell.) Tab. Mor.]. Ora este fenótipo existe: é a variedade a que dei o nome de *Avena sterilis* L. subsp. *Ludoviciana* (Dur.) Gillet et Magne var. *subpubescens*. Será legítimo supor-se que a sua origem é a que a teoria prevê. Falta-nos a experimentação para o afirmar.

***Avena sativa* L., TABORDA DE MORAIS, in Bol. Soc. Brot., XI (1936) 62.**

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *sativa* (L.) Thellung in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 427-429, pro parte.

Avena fatua L. sensu amplo, MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 287 ex parte [excl. subsp. *meridionalem* Malz. + subsp. *setentrionalem* Malz. + subsp. *fatuam* (L.) Thell. + subsp. *cultiformem* Malz.].

A *Avena sativa* distingue-se da *Avena byzantina* Koch, conforme já indicámos na primeira parte dêste estudo, pela organização da espigueta, que apresenta, na primeira:

- a) pseudo-articulação da base da espigueta inclinada geralmente de $\pm 25-30^\circ$, às vezes de $35-40^\circ$;
- b) raquila entre a 1.^a e a 2.^a cariopses ficando presa, na tracção mecânica, à cariopse inferior, pelo funcionamento duma pseudo-articulação na base da 2.^a cariopse;
- c) só a flor inferior aristada (às vezes tôdas sem aristas).

Ora como êste conjunto de caracteres se dissocia em crossing-over, aparecendo nalguns casos com o carácter indicado em b) pseudo-articulação basilar mais inclinada, a $\pm 45^\circ$

(subvar. *heteroclita* Tab. Mor.), ou ainda arista nas duas flores (subvar. *arundinacea* Schur.), e, com a pseudo-articulação como indicada em a), fractura da raquila entre a 1.^a e 2.^a cariopsis junto à cariopse inferior (subvar. *Kasanensis* Vav., *speltiformis* Vav. et *spelticola* Malz.), tomámos, a *ultima ratio*, como critério distintivo da espécie, na separação entre *Avena sativa* e *Avena byzantina*, a persistência da maioria dos três caracteres indicados.

1. Subsp. ***sativa*** (L.) Tab. Mor., n. comb.

Avena fatua L. subsp. *sativa* Thellung in Vier-teljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 235, ex parte et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 426-427, ex parte.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *nodipilosa* Malz. + subsp. *macrantha* (Hack.) Malz. + subsp. *sativa* (L.) Thell., MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 299, 309, 333.

Cariopses envolucradas agudas no ápice ou longamente atenuadas e acuminadas, com 14-23 mm. de comprimento por 2-3 mm. de largura e 2-3 mm. de espessura.

♂. var. ***pilosa*** (Koeler Tab. Mor., n. comb.

Avena fatua L. subsp. *sativa* (L.) Thell. var. *pi-losa* (Koeler) Malzev, l. c. (1930) 336, t. 56 fig. 1, ex parte [excl. syn. et subvar. *subpilosam* Thell. et subvar. *glabricallam* Thell.].

Colmos com nós e fôlhas glabros; espiguetas 3-floras com glumas até 25 mm.; glumelas inferiores da 1.^a e 2.^a flores mais ou menos densamente hirsutas, sempre a 1.^a mais do que a 2.^a; pêlos do calo com mais de 3 mm.; pseudo-articulação basilar inclinada de 35-40°.

b. subvar. **pilifera** (Malz.) Tab. Mor.,
(um segregado (?) da *Avena fatua* \times *sativa*
 \times *sterilis* Taborda de Morais in Bol. Soc.
Brot. XII, 1937, 265).

Avena fatua L. subsp. *macrantha* (Hack.)
Malz. var. *pilifera* Malzev, l. c. (1930) 311, t.
50 fig. 1.

Distingue-se do tipo da variedade pela
posse de colmos com nós pilosos e glumas até
30 mm.

Est. XIX fig. 3-7.

Especímenes :

Herb. Univ. Coimbra.

Coimbra, n.º 3662 (espiguetas com a 3.^a flor mútica
e glabra; glumelas negras com pêlos castanhos)!

β. var. **subpilosa** (Thell.) Tab. Mor., n. comb.

Avena fatua L. sensu amplo em. Hausskn.
subsp. *sativa* (L.) Thell. var. vel f. *subpilosa* Thell-
lung in Ber. Schweiz. Bot. Ges. XXVII/XXIX
(1920) 172 et in Recueil trav. bot. néerlandais
XXV^a (1928) 428.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *sativa* (L.)
Thell. var. *pilosa* (Koeler) Malz. subvar. *subpilosa*
(Thell.) Malzev, l. c. (1930) 337.

Avena sativa $>$ \times *sterilis* Taborda de Morais in
Bol. Soc. Brot. XI (1936) 67, est. IV fig. 15-18.

Colmos com nós glabros ou muito levemente
pubescentes e folhas glabras; espiguetas 2-floras
com glumas de 25-30 mm.; glumela inferior da
1.^a flor esparsamente hirsuta; pêlos do calo com
mais de 3 mm.; pseudo-articulação basilar incli-
nada de 35-40°, às vezes mais (subvar. *hetero-*
clita Tab. Mor.)

I. forma **pallida** Tab. Mor., n. forma*Glumellis pallidis.*

Est. II fig. 1-2.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.^o 3490 [*typus*], 3491! Lagos, n.^o 3478!II. forma **cinerea** Tab. Mor., n. forma*Glumellis cinericeis.*

Est. XIV fig. 6.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Chaves, n.^o 1986 [*typus*]!

III. forma **subpilifera** (Malz.) Tab. Mor., n. comb. (= *Avena fatua* \times *sativa* \times *sterilis* Taborda de Moraes in Bol. Soc. Brot., XII, 1937, 265).

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *macrantha* (Hack.) Malz. var. *pilifera* Malz. subvar. *subpilifera* Malzev, l. c. (1930) 311.

Colmos com nós levemente pubescentes; glumelas negras.

Esta forma difere apenas da var. \times subvar. *pilifera* na glabridade total da glumela inferior da segunda flor, e da terceira quando porventura existe.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.^o 5995 (este espécimen, tendo perfeitamente a morfologia do número 3662 da subvar. *pili-*

fera, apenas se distingue daquele na glabricidade da glumela inferior da 2.^a flor, e da 3.^a se existe) !

b. subvar. **heteroclita** Tab. Mor., n. subvar.

Differt a typo varietatis tantum articuli floris inferioris areola simillima ad eam Ave-nae byzantinae.

Est. IV fig. 1-2.

Especímenes :

Herb. Univ. Coimbra
Coimbra, n.^os 3842, 3996, 3997 [*typus*]!

c. subvar. **subtransiens** Tab. Mor., n. subvar.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *fatua* (L.) Thell. var. vel f. *transiens* (non Hausskn.) Thellung in Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 342 et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 427; MALZEV, l. c. (1930) 336, in syn. *Avenae fatuae* L. sensu amplo subsp. *sativae* (L.) Thell. var. *pilosae* (Koeler).

Avena fatua \times *sativa* Asch. et Graeb. var. α , TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 69, est. V fig. 32-33, est. VII fig. 31.

Culmis nodis et foliis glabris; spiculis bifloris, glumis c. 25 mm. longis, glumellis nigris, callo pilis c. \pm 5 mm. longis.

Differt a typo varietatis spiculis minoribus.

Especímenes :

Herb. Univ. Coimbra
Coimbra, n.^o 3766 [*typus*]!

d. subvar. **gigantea** Tab. Mor., n. subvar.



Culmis nodis et foliis glabris, spiculis magnis, glumis c. 30-35 mm. longis, glumellis albis.

Est. XIV fig. 10.

Especímenes :

Herb. Univ. Coimbra
Caldas da Rainha, n.^o 2970 [*typus*]!

γ . var. **subuniflora** (Trab.) em. Tab. Mor., n. comb.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *nodipilosa* Malz. var. *glabriuscule* Malz. + subsp. *macrantha* (Hack.) Malz., var. *longipila* Malz., + subsp. *sativa* (L.) Thell. var. *subuniflora* (Trab.) Malzev, Wild and cultivated Oats (1930) 301, 312, 338, t. 43 fig. 1-2, t. 50 fig. 2, t. 56 fig. 2.

Glumelas tôdas glabras; pêlos do calo com mais de 3 mm.; pseudo-articulação basilar inclinada de 25-30°.

Est. XIII fig. 1-12; est. IV fig. 9.

Especímenes : (1)

Herb. Univ. Coimbra
Coimbra, n.^os 3820 (glumas até 30 mm., glumelas até 22 mm.), 3823 (glumas até 30 mm., glumelas até 20 mm., columela não torcida nem anegrada), 3825 (glumas até 30 mm., glumelas até 20 mm.), 3826 (glumas até 30 mm., glumelas até 19 mm.)!
Figueira da Foz, n.^o 3824 (glumas até 29 mm., glumelas até 19 mm.)! Serra de Monsanto, n.^o 3821 (glumas até 27 mm., glumelas até 20 mm., columela não torcida nem anegrada)!
Cazevel, n.^o 3827 (glumas até 29 mm., glumelas até 19 mm.)!
Lagos, n.^o 3828 (glumas até 29 mm., glumelas até 19 mm.)!
Faro, n.^o 3822 (glumas até 29 mm., glumelas até 18 mm., columela não torcida nem anegrada)! Portalegre, n.^o 3829 (glumas até 28 mm., glumelas até 18 mm.)! n.^os 3843 (glumas até

(1) Excepcionalmente vêm estes espécimes indicados não por ordem geográfica, mas pela ordem decrescente do tamanho das espiguetas.

30 mm., glumelas até 19 mm.), 3769 (glumas até 28 mm., glumelas até 17 mm.)! Pinhal de Leiria, n.º 3830 (glumas até 26 mm., glumelas até 17 mm.)! Alentejo, n.º 3831 (glumas até 27 mm., glumelas até 16 mm.)! Coimbra, n.º 3832 (glumas até 25 mm., glumelas até 16 mm.), 3833 (glumas até 26 mm., glume'as até 16 mm.), 3843 (glumas até 30 mm., glumelas até 20 mm.) (1)! Souselas, n.º 3834 (glumas até 25 mm., glumelas até 15 mm.)! Pinhal do Urso, n.º 417 (glumas até 20 mm., glumelas até 14 mm.)!

Todos êstes espécímenes possuem nós glabros.

ð. var. **transiens** (Hausskn.) Tab. Mor., *in hoc loco non alio.*

Avena fatua L. d. *transiens* Haussknecht in Mitteil. Geogr. Ges. III (1884) 238, ex parte, fig. V et IX (2).

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *sativa* (L.) Thell. forma *pseudo-transiens* Thellung («nov. forma hypothetica») in FEDDE, Repertorium XIII (1913) 55 not. 3 et (var. vel f.) in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 427.

(1) Exemplar anómalo pelo desenvolvimento excepcional do ráquis em algumas espiguetas, que ocorrem simultaneamente com outras normais.

Nas fotografias que apresentamos dêste exemplar — est. XVII fig. 1-2, a primeira condiz perfeitamente com a tab. 51 fig. 2 de Malzév, l. c., como correspondendo à *Avena fatua* L. s. amplo subsp. *macrantha* (Hack.) Malz. prole *nudata* Malz. A pesar disso o meu exemplar parece-me mais uma anomalia do que a prole *nudata* Malz.

(2) HAUSSKNECHT, no lugar citado, apresenta duas figuras, IV e V, referidas à sua *Avena fatua* d. *transiens* distinguindo a legenda entre as duas como tendo glumelas tôdas glabras a primeira. Verifica-se desta forma que só o modo da articulação permitiu a HAUSSKNECHT aproximar uma da outra, e é esse carácter que de facto elle toma como valioso para a definição taxonómica.

Porém, como já apontei em trabalhos anteriores, o cruzamento entre a *Avena fatua* L. var. *vilis* (Walr.) e a *Avena sativa* L. var. *brachytrica* (Thell.) Tab. Mor., por exemplo, apenas deve distinguir-se do da *Avena fatua* L. var. *pilosissima* S. F. Gray com a *Avena sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Tab. Mor., ou seja a *Avena sativa* L. subvar. *subtransiens* Tab. Mor., além do comprimento dos pêlos do calo, pela glabricidade das glumelas. Há-de pois a referida figura IV de HAUSSKNECHT representar um dos tais híbridos entre variedades de glumelas gla-

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *sativa* (L.) Thell. var. *brachytrica* (Thell.) Malz. subvar. *pseudo-transiens* Thell., MALZEV, l. c. (1930) 339.

Exsiccata: Herb. normale, n.^o 3387, leg. c. HAUSSKNECHT!

Distingue-se do tipo da var. β nos pêlos do anel do calo que teem menos de 3 mm., nas glumas mais curtas, até 25 mm., e nas glumelas, negras, até 15 mm.; pseudo-articulação basilar inclinada de 35-40°.

Est. III fig. 1 e 3-4; est. VI.

Não encontrámos em Portugal esta variedade.

2. Subsp. **praegravis** Krause, Abbild. Beschr. Heft 7 (1837) 7, t. 1, f. B, sec. MALZEV, l. c. (1930) 325.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *praegravis* (Krause) Malzev, l. c. (1930) 352, pro parte.

Culmis nodis glabris aut pubescentibus, spiculis crassis, glumis ad 30 mm. longis, glumella inferiore ovato-lanceolata ad 20 mm. longa, caryopside corticata subovali vel oblonga, incrassata, saepe dorso valde convexa, apice obtusiuscula c. 14-20 mm., 2-3 mm. lata, 2-3 mm. crassa.

α. var. **macrotricha** (Malz.) Tab. Mor., n. comb.
Avena fatua L. sensu amplo subsp. *praegravis*

bras da *Avena fatua* L. com outras idênticas da *Avena sativa* L., pelo que convém defini-lo como subvariedade independente.

Avena sativa L. subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor. var. **brachytrica** (Thell.) Tab. Mor. subvar. **subcalosa** Tab. Mor., n. subvar.

Simillima Avenae sativae L. var. transienti (Hausskn.) Tab. Mor. (1939, non alio) callo precipue, sed differt glumellis totis glabris.

Est. III fig. 2.

Typus: HAUSSKNECHT, in Mitteil. Geogr. Ges. III (1884) fig. IV.

(Krause) Malz. var. *macrotricha* Malzev, l. c.
(1930) 354, t. 69 fig. 2.

Avena sativa L., TABORDA DE MORAIS in Bol.
Soc. Brot. XI (1936) 62, est. III.

Colmos com nós glabros; glumelas tôdas gla-
bras; pêlos do calo com mais de 3 mm.

Est. I fig. 3-4; est. XIV fig. 1, 3-6 e 8.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra.

Proximidades do Buçaco, n.º 3840 (glumas até 25
mm., glumelas até 17 mm.)! Souselas, n.ºs 3836 (glumas até
27 mm., glumelas até 16 mm., 1-flora), 3837 (glumas até 25 mm.,
glumelas até 15 mm.), 3841 (glumas até 27 mm., glumelas até 16 mm.)!
Algarve, n.º 313 (glumas até 22 mm., glumelas até 13 mm.)!

β. var. *major* Tab. Mor., n. comb.

Avena fatua × <*sativa* Asch. et Graeb. var. β
Taborda de Moraes in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 69.

Espiguetas geralmente 3-espérmicas com glu-
mas até 26 mm. e glumelas, negras, até 18 mm.;
a glumela inferior da 1.ª flor esparsamente pilosa,
com pêlos curtos, moles e mais ou menos aplicados,
as restantes glabras; anel de pêlos do calo com
menos de 3 mm.; articulação mais oblíqua e mais
fácil, deixando cicatriz mais perfeita, do que na
var. *transiens* (Hausskn.) (1)

Est. II fig. 3-4; est. XIV fig. 7.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.º 3457 [*typus*]!

(1) Corrija-se a diagnose dada em nota infrapaginal no Bol. Soc. Brot. XI
(1936) p. 69 lendo «usque 18 mm. longis», em vez de «usque 26 mm. longis».

Na mesma página, linha 4, leia-se ainda «26 mm.» em vez de «32 mm.»
e na linha 5 também «18 mm.» em vez de «26 mm.».

γ. var. **leiantha** (Malz.) Tab. Mor., n. comb.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *praegravis* (Krause) Malz. var. *leiantha* Malzev, l. c. (1930) 355, t. 68, t. 69 fig. 4-5.

Glumelas com o dorso e o calo inteiramente glabros.

Est. XIV fig. 2.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.º 3768 (glumas até 30 mm., glumelas até 20 mm., nós glabros)! Estarreja, n.º 3839 (glumas até 25 mm., glumelas até 16 mm., nós glabros)!

É na sistemática do conjunto de formas que aqui descrevemos subordinado à designação específica de *Avena sativa* L. que mais nos afastamos, e profundamente, do sistema de MALZEV. A idea orientadora dêste autor parece ter sido, como já expusemos, a admissão da realidade das séries homólogas, como êle as concebeu. Há no seu sistema um paralelismo geométrico que, por muito sedutor que se nos afigure, a natureza desmente. Assim, por exemplo, entre as *Avena fatua* L. var. *pilosissima* S. F. Gray, ou a *Avena sterilis* L. var. *setosissima* Malz. e *Avena sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Tab. Mor. a pubescência das glumelas nas duas primeiras e a glabridade na última, diferem unitariamente, quere dizer, por um só factor ou gene. Desta maneira para filogenéticamente encadearmos a última em qualquer das outras não temos «necessidade» de admitir, relativamente à evolução dêste carácter, qualquer passagem por um grau intermédio. Da pubescência mais densa à glabridade completa passa-se, ou passou-se, por mutação única, duma só vez. As pubescências de valor intermédio são o sinal da hibridação, não da evolução. Analisámos isto noutro sítio: Bol. Soc. Brot. XII (1937) p. 253-263.

Sabemos pois com certeza, que a pubescência rara,

únicamente na glumela inferior da 1.^a flor, é o resultado do cruzamento entre variedades de glumelas hirsutas e variedades de glumelas glabras, e deduzimos, como inteiramente plausível (Bol. Soc. Brot., XII, 1937, p. 262), que a combinação da organização da espigueta da *Avena sativa* com pubescência mais ou menos densa nas glumelas inferiores seja um segregado homozigótico do genótipo correspondente ao fenótipo do primeiro tipo. Daqui, em conclusão, a necessidade de taxonómica distinguiirmos entre fenótipos com pubescência apenas na glumela inferior da 1.^a flor e fenótipos com pubescência, embora rara, nas glumelas inferiores em mais da 1.^a flor, não só porque são de facto coisas morfológicamente distintas, como porque geneticamente correspondem a potenciais realizadores diversos.

Há talvez ainda motivos para preguntar se o resultado do cruzamento entre a *Avena sativa* L. var. *subpilosa* (Thell.) Tab. Mor., estabilizada (Bol. Soc. Brot. XII, 1937, p. 262), e a *Avena fatua* L. var. *pilosissima* S. F. Gray será fenotípicamente semelhante ao segregado homozigótico para a pubescência das glumelas da *Avena sativa* L. var. *subpilosa* (Thell.) Tab. Mor. comportando-se como heterozigótica. De facto dentro da hipótese que aventámos (Bol. Soc. Brot. XII, 1937, p. 267-274) a relação quantitativa entre os genes para a pubescência e os genes para a glabridade é diferente num e outro caso, diferente podendo ou devendo ser também a sua expressão fenotípica. Mas neste ponto nada sabemos de positivo ainda, e assim, por agora ao menos, a variedade *pilosa* (Koeler) significa uma só coisa.

Também à var. *transiens* (Hausskn.) é conveniente juntar alguns esclarecimentos.

Foi esta forma descrita pelo seu autor na *Avena fatua* L., não só porque o aspecto geral da planta lembra de facto a *Avena fatua*, mas, certamente, e sobre tudo, pela côr, um negro característico desta espécie. Ainda duma maneira semelhante a concebeu THELLUNG, l. c. (1928), colocando-a na *Avena fatua* L. sensu amplo subsp. *fatua*, até que MALZEV, l. c. (1930), e muito bem, a trouxe para a *Avena fatua* L. sensu amplo subsp. *sativa*, fazendo predominar sobre o valor do carácter côr o da organização da espigueta. Ambos

os autores lhe atribuiram porém, e eu próprio com êles (Bol. Soc. Brot. XI, 1936, p. 69), pêlos do calo compridos (mais de 3 mm.).

Ora podendo haver recentemente à mão o estudo de HAUSSKNECHT in Mitteil. Geogr. Ges. III (1884) p. 231 — Über die Abstammung des Saathabers, dum exame cuidadoso do assunto resultou a verificação de que não só o exemplar do próprio HAUSSKNECHT já por mim citado em 1936: Herb. normale n.º 3387 (Bol. Soc. Brot. XI, p. 68), como as próprias gravuras do autor apresentam o calo com anel de pêlos de 1,5-2 mm., sendo por conseqüência «*Brachytrich*» (THELLUNG, l. c., 1928, p. 423).

Com efeito avaliando a largura da cariopse na fig. V de HAUSSKENCHT, l. c., em 31 mm., e verificando que a mesma dimensão real no espécimen de exsiccata, acima indicado, é de 2,5 mm., a ampliação da figura verifica-se ser de pouco mais de 12 vezes. E como a coroa representada nesta mostra pêlos de 18 mm., a dimensão real d'estes seria de 1,5 mm., braquítricos pois, sem dúvida, como os do próprio espécimen do Herb. normale. Assim escreveu THELLUNG: «*pseudo-transiens* Thell., nov. form. (*hypothetica*): differt a forma transiente pilis calli floris inferioris brevissimis, basin floris vix superantibus (nec 1/4 longitudinis glumellae attingentibus)» FEDDE, Repertorium XIII (1913) p. 55. Para 15 mm. de comprimento da glumela inferior da primeira flor no exemplar citado do Herb. normale os pêlos do calo teem 1,5-2 mm., um ou outro pelo maior aproximando-se de 3 mm.

Supomos a demonstração convincente e desta maneira esclarecido que THELLUNG propondo em 1913 a sua forma *pseudo-transiens* como grupo hipotético a procurar fêz sinonímia. O que faltava nessa data descrever e descobrir era realmente a forma macrótrica, a que pertence a nossa variedade *subtransiens* aqui descrita.

Relativamente à sistemática das subespécies é igualmente necessário fazermos a crítica das razões porque a modificámos.

A *nodipilosa* de MALZEV distingue-se das outras três pelos caracteres assinalados no quadro IV, e é apresentada

pelo seu autor como particularmente distinta devido à posse de nós sempre pubescentes (l. c., p. 291 e 299). Ora a comparação das nossas fotografias da est. XIII com as figuras de MALZEV da subespécie *nodipilosa* na sua tab. 43 mostra, sem sombra de dúvida, que a forma das cariopsis dos nossos exemplares representados na referida estampa é perfeitamente idêntica à das cariopsis da subespécie *nodipilosa*, semelhança que ainda mais avulta, se é possível, pela verificação das diferenças com as figuras referentes às outras subespécies: tab. 50 para a *macrantha*, tab. 56 para a *sativa*, tab. 69 para a *praegravis*. Possuem porém todos os nossos espécímenes nós glabros e pelo tamanho, algumas, poucas (especímenes n.^os 3820, 3821, 3823, 3825), dessas cariopsis envolucradas estariam dentro do cânion, em dimensões mínimas, da subespécie *macrantha*, onde, porém, todos os espécímenes, excepto os n.^os 3832, 3824 e 417, se encontram pelas dimensões das glumas.

Pareceu-nos por isso mais razoável juntá-los numa só subespécie, visto haver espécímenes que, se pela morfologia geral das suas espiguetas deviam pertencer à subespécie *nodipilosa*, lhe não pertencem pela falta de nós pubescentes, e se pelo tamanho das glumas deviam ainda ser levados para a subespécie *macrantha*, o tamanho das cariopsis envolucradas os aproxima no entanto da subespécie *sativa*.

Mas por outro lado também o espécimen n.^o 3768, ainda que com morfologia, nas glumelas, da subespécie *praegravis*, apresenta dimensões de *macrantha*, e o n.^o 3837, igualmente com glumelas de *praegravis*, possue nós levemente pubescentes.

Tudo considerado, e porque as variações de tamanho são contraditórias, é sem dúvida mais criteriosa a subdivisão da espécie *sativa* em duas subespécies caracterizadas apenas pela morfologia das cariopsis envolucradas.

Avena byzantina Koch sensu amplo, TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 59, est. II fig. 7-10, est. VII fig. 23.

Avena sterilis L. subsp. *byzantina* (Koch) Thellung in Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 316, et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 430, ex parte + subsp. *pseudo-sativa* Thellung in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 430, ex parte.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *nodipubescens* Malz. + subsp. *byzantina* (Koch) Thell. + subsp. *pseudo-sativa* Thell., MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 376, 383, 394, pro parte.

Distingue-se da *Avena sativa* L. por:

- a) pseudo-articulação da base da espigueta inclinada a $\pm 45^\circ$;
- b) raquila entre a 1.^a e a 2.^a cariopsis ficando presa, na tracção mecânica, à cariopsis superior, pela falta duma pseudo-articulação na base da 2.^a cariopsis;
- c) as duas flores inferiores quase sempre aristadas, com aristas flexuosas e não negras inferiormente.

Como porém êste conjunto de caracteres se dissocia, às vezes, tal como acontece e expusemos para a *Avena sativa*, também aqui adoptamos, por motivos idênticos ao que formulámos a propósito daquela espécie, como condição última para a caracterização específica, a posse da maioria dos três caracteres indicados.

1. Subsp. ***pseudo-sativa*** (Thell.) em. Tab. Mor., n. comb.

Avena sterilis L. subsp. *byzantina* (Koch) Thell. forma *pseudo-sativa* Thellung in FEDDE, Repertorium XIII (1913) 53 et (*sterilis* subsp.) in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 433.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *pseudo-sativa* Thell., MALZEV, l. c. (1930) 376, pro parte.

Planta com o hábito da *Avena sativa* L. e panícula patente ou subpatente, multiflora, de espiguetas geralmente 2-floras e glumelas de \pm 20 mm.; cariopse nua, com 8-9 mm.

α . var. *transietissima* (Thell.) Tab. Mor., n. comb.

Avena Ludoviciana var. (?) *transietissima* Thellung in MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 378.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *pseudosativa* Thell. var. *subsolida* Malz. subvar. *transietissima* Thell. ex Malzev, l. c. (1930) 378, t. 77 fig. 5.

Avena byzantina $>$ \times *sterilis* Taborda de Moraes in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 70, excl. syn.

Glumela inferior da 1.^a flor esparsamente pilosa no dorso, as restantes glabras; pêlos do calo com mais de 3 mm.

Est. XV fig. 1-2.

Especímenes :

Herb. Univ. Coimbra

Chaves, n.º 1982! Coimbra (Gorgolão), n.º 3844!

β . var. *Thellungiana* (Malz.) em. Tab. Mor., n. comb.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *pseudosativa* Thell. var. *Thellungiana* Malzev, l. c. (1930) 378, t. 77 fig. 6.

Glumas até 30 mm., glumelas tôdas glabras, a inferior de 17-20 mm.; pêlos do calo com mais de 3 mm.

Est. I fig. 1-2; est. XV fig. 3-13.

Especímenes :

Herb. Univ. Coimbra

Estarreja, n.ºs 1311, 1394, 1395! Monte Redondo

(Bussaco), n.º 3846! Souselas, n.ºs 3845, 3847!
Coimbra, n.º 3848! Estoi (Algarve), n.ºs 311 b, 311 c,
312! Faro, n.º 169!

MALZEV distribuïria pelas três subespécies indicadas acima as formas que aqui agregamos sob a designação única de *Avena byzantina* Koch subsp. *pseudo-sativa* (Thell.) em. Tab. Mor.; as razões que em nosso entender invalidam a subsp. *nodipubescens* são idênticas às que já foram apontadas anteriormente para as subsp. *trichophylla* e *setentrionalis*. Não as repetiremos.

A subsp. *pseudo-sativa* é definida e separada da subsp. *byzantina* por três caracteres nítidos: espiguetas bifloras, glumas com ± 25 mm. e glumela inferior da primeira flor com 20 mm. na primeira, contra: espiguetas 3-4-floras, glumas com ± 30 mm. e glumela inferior da primeira flor com 25 mm. na segunda. Ora os nossos espécimes, que perfeitamente condizem com o de THELLUNG mencionado e fotografado na primeira parte deste estudo (Bol. Soc. Brot. XI, 1936, est. VII fig. 23) e na morfologia também com as figuras de MALZEV, l. c. (1930) tab. 77 fig. 5-6 pertencentes à subsp. *pseudo-sativa*, teem porém todos, com as espiguetas geralmente bifloras, glumas de ± 30 mm. e glumelas de 17-20 mm.

THELLUNG ao definir a sua *pseudo-sativa* em FEDDE, Repertorium XIII (1913) p. 53 salientou apenas, dos caracteres da espigueta, o tamanho das glumas: «*Spiculis minoribus (glumis ± 25 mm. longis) numerosioribus in paniculam patentem cum unilateralem dispositis; habitus inde fere A. sativae (diffusae)*».

Depois disto onde devíamos incluir os nossos espécimes: na subsp. *pseudo-sativa*, sensu de MALZEV, pelas espiguetas 2-floras e glumelas até 20 mm., ou na subsp. *byzantina* pelas glumas de ± 30 mm.?

É curioso salientar que MALZEV ao caracterizar as subespécies *pseudo-sativa* e *byzantina* apenas aponta, como faz noutras casos idênticos, para a primeira a sua afinidade com a subespécie *Ludoviciana*: «*Praecedenti subsp. Ludo-*

vicianae valde affinis, a qua differt praecipue floribus omnibus cum rachide non articulatis» (l. c., p. 376), e para a segunda com a subespécie *macrocarpa* (Moench) Briq., sem nenhuma referência à semelhança das duas entre si, ou destas à subespécie *nodipubescens*, sendo no entanto indubitavelmente certo que as três entre si é que são bem semelhantes, e sendo igualmente certo que as diferenças com as duas referidas: *Ludoviciana* e *macrocarpa*, são sempre evidentes, constantes e fáceis de reconhecer. O facto creio que constitue a demonstração certa da preocupação do autor no estabelecimento do paralelismo geométrico entre grupos não só supostos filogenéticamente ligados: *nodipubescens* com *trichophylla*, *byzantina* com *macrocarpa*, *pseudo-sativa* com *Ludoviciana* (consulte-se o quadro II), mas como havendo realizado mutações varietais semelhantes. Os nossos conhecimentos da genética do grupo contradizem, ou não confirmam, esta geometria.

No caso em discussão participando os espécimes portugueses dos caracteres das duas subespécies *byzantina* e *pseudo-sativa*, mas parecendo-nos no entanto bastante natural a sua aproximação num grupo convenientemente estabelecido, definimos a subespécie *pseudo-sativa* como ficou indicado acima, e à qual, desta maneira, ficam pertencendo todos os espécimes que consultámos.

Avena longiglumis Durieu in DUCHARTE, Rev. bot. I (1845) 359 (sec. MALZEV, Wild and cultivated Oats, 1930, 237) et Expl. sc. Algérie II (1855) 110, t. 41 fig. 1; WILLKOMM et LANGE, Prodr. I (1861) 68; HACKEL, Catal. rais. gram. Portugal (1880) 19; J. HENRIQUES, Gramineas (1905) 85; P. COUTINHO, Fl. Portugal (1913) 82 et Supl. Flora Portugal (1935) 17.

Avena hirsuta Moench raç. *longiglumis* (Dur.) Sampaio, Man. flora portuguesa (1910, cf. Bol. Soc. Brot., vol. XII, 2.^a série, 308) 56 et Lista das espécies representadas no Herb. Português (1913) 20.

Colmos eretcos, solitários ou múltiplos, com nós gla-

bros ou glabrescentes e fôlhas igualmente glabras ou pubescentes; panícula unilateral ou subunilateral, frouxa, com espiguetas 2-3-floras e as flores tôdas aristadas e articuladas, de glumas subiguais com 40 mm., maiores do que as flores; ráquis piloso; glumelas inferiores de 25-35 mm. com o dorso molemente pubescente terminados por duas arístulas compridas não excedendo as glumas; calo comprido de 5 mm., assovelado, com cicatriz linear; cariopse com 10 mm. de comprimento.

Distribuição geográfica: Região mediterrânica (sensu stricto).

a. subvar. **pubifolia** Malzev, l. c. (1930)
239, t. 6, t. 7.

Fôlhas com baínha e limbo pubescentes.
Est. III fig. 5-6; est. XII.

Floresce e frutifica: Abril a Maio.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Faro, E. BOURGEAU, Pl. d'Espagne et de Portugal, 1853, n.º 2065!

Avena clauda Durieu in DUCHARTE, Rev. Bot. I (1845) 360 excl. syn; MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 230, t. 1-2; P. COUTINHO, Fl. Portugal (1913) 81.

Exsiccata: Bulgaria, in collinis (!), ad Tekir, 16-VII-95, SKRIBRNY!

Distingue-se esta espécie da *Avena barbata* Pott ex Link subsp. *hirtula* (Lag.) em. Malz. var. *calva* Tab. Mor. pela posse de duas glumas desiguais, a inferior até 15 mm. de comprimento, a superior até 25 mm., e, geralmente, pelo maior número de flôres nas espiguetas 3-5-floras.

Est. XIX fig. 1-2.

Floresce e frutifica: Abril a Julho.

Distribuição geográfica: África do Norte, Balcães, Ásia Menor, Mesopotâmia, Transcaucásia, até ao Turquestão.

Distribuição em Portugal: ao sul do Tejo: Vendas Novas.

Não consegui descobrir qual a origem da menção desta espécie em Portugal tal como ela é feita em PEREIRA COUTINHO, l. c., que não viu a planta. Escrevi ainda àquele botânico poucos meses antes da sua morte pedindo-lhe informações a este respeito, mas nenhuma indicação me pôde dar. A menção entre as espécies portuguesas aí fica porém, pois não é de estranhar que ela viva no nosso País.

Avena barbata Pott ex Link apud SCHRAEDER, Journ. Bot. II (1799) 314-315 et ex MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 268; BROTERO, Fl. lusit. I (1804) 108; G. SAMPAIO in Bol. Soc. Brot. VII (1931) 116.

Avena barbata Brot., WILLKOMM et LANGE, Prodr. I (1861) 68; HACKEL, Cat. rais. gram. Portugal (1880) 19; J. HENRIQUES, Gramineas (1905) 84; P. COUTINHO, Fl. Portugal (1913) 81 et Supl. Fl. Portugal (1935) 16.

Avena hirsuta Moench (ROTH, 1806); BOISSIER, Voyage bot. midi de l'Espagne II (1839-45) 657; G. SAMPAIO, Man. fl. portuguesa, 56 et Lista das espécies representadas no Herb. Português (1913) 20 ex parte [excl. raça *longiglumem* (Dur.) Samp.].

Avena strigosa Schreb. sensu amplio, THELLUNG in Vier- teljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 56, III (1911) 330 et Fl. advent. Montpellier (1912) 113 et Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 434 ex parte [excl. var. *solidam* Hausskn., subsp. *strigosam* (Schreb.) Thell. et subsp. *abyssinicam* (Hochst.)]; MALZEV, l. c. (1930) 243 ex parte [excl. subsp. *strigosam* (Schreb.) Thell. et *abyssinicam* (Hochst.) Thell.].

Exsiccata (No Herb. Univ. Coimbra): H. M. WILKOMMI iter hispanicum n.^o 695, 16 April 1845 [tipo de *Avena bar-*

bata Brot. *z. genuina* Willk. Baínha das fôlhas parcialmente pubescente, limbo igualmente com pubescência rara e ciliado, espiguetas 2-floras com glumas 9-nérveas até 29 mm. e glumelas com arístulas de 2-3 mm. mas sem dentes apicais laterais, excedidas pelas glumas; calo ovóide]!

H. M. WILKOMMI iter hispanicum n.º 118, 2 Junii 1844 [classificado por WILLKOMM como *Avena barbata* Brot. *z. genuina* Willk. Baínhas das fôlhas muito densamente pubescentes, limbo igualmente pubescente e ciliado, espiguetas 2-floras com glumas 8-nérveas até 29 mm. e glumelas com arístulas de 2 mm. mas sem dentes apicais laterais, excedidas pelas glumas; calo ovóide]!

Flora Galliae et Germaniae exsiccata — 4^e Cent., n.º 81, 11 Avril 1939 [classificada por WILLKOMM como *Avena barbata* Brot. *z. genuina* Willk. Baínhas das fôlhas inferiores com pubescência muito curta e limbos glabros, espiguetas 2-floras com glumas 9-nérveas até 31 mm. e glumelas com arístulas de 3 mm. e dentes laterais, excedidas pelas glumas; calo ovóide]!

BOURGEAU, Pl. d'Espagne, 1852, n.º 1689 [tipo de *Avena barbata* Brot. *β. triflora* Willk. Baínhas das fôlhas muito densamente pubescentes, limbo igualmente pubescente e longamente ciliado, espiguetas pela maior parte 3-floras, com as flôres tôdas aristuladas e aristadas, com glumas 8-9-nérveas até 20 mm. e glumelas com arístulas até 3 mm. mas sem dentes apicais laterais, subigualladas pelas glumas; calo ovóide]!

Planta de colmos pouco firmes, mais delgados e menos robustos do que na *Avena fatua*, com os nós glabros; panícula unilateral, de espiguetas pendentes, por vezes piramidal antes da formação e desenvolvimento do fruto e então espiguetas também levantadas, 2-3-(4)-floras, com flôres tôdas articuladas e caducas na maturação, dispersando-se por isso fácil e separadamente; glumas de 15 a 30 mm., mais ou menos longamente acuminadas; glumelas inferiores também longamente cuspidadas, as da 1.^a e 2.^a flôres terminadas sempre por duas compridas arístulas de comprimento até 12 mm. e uma arista dorsal; a da 3.^a flôr igualmente aristada e aristulada, ou então mútica e sem arístulas; aristas finas, geniculadas, com columela torcida e mais ou menos anegrada; ráquis das espiguetas fino e pubescente, com pêlos longos e sedosos; articulações com calo bem distinto, e a cicatriz oblíqua, escavada, pequena, até 2 mm., sublinear, ovóide, subovóide, oblonga ou suborbicular. Cromosomas $2n = 14$ ou 28.

Floresce e frutifica: Março a Setembro.

Ecologia: Entulhos, vinhas, margens dos caminhos, muros, etc.

Distribuição em Portugal: Todo o País, ilha da Madeira e Açores.

1. Subsp. **barbata** (Pott ex Link) Tab. Mor., n. comb.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *barbata* (Pott) Thell. + subsp. *Wiestii* (Steud.) Thellung in Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 330, 333 et Fl. advent. Montpellier (1912) 113 et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 434 [excl. var. *solidam* Hausskn.]; MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 268, 276.

Glumelas com arístulas de 1-5 mm. (1), excedidas pelas glumas, e sem dentes lateralmente na base das arístulas; calo com cicatriz escavada, geralmente ovóide, subovóide ou oblonga, mais ou menos elíptica. Cromosomas: $2n = 28$.

α. var. **typica** (Malz.) Tab. Mor., n. comb.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *barbata* (Pott) Thell. var. *typica* Malz. + subsp. *Wiestii* (Steud.) Thell. subvar. *deserticola* Malz. et subvar. *caspica* (Hausskn.) Malzev, l. c. (1930) 270, 277-278.

Glumelas inferiores pubescentes com pêlos densos longos e sedosos na 1.^a e 2.^a flores, ordinariamente menos abundantes ou faltando inteira-

(1) Consideramos como arístula apenas o prolongamento da nervura além do término da aderência das membranas laterais. Cf. est. XX, fig. 1.

mente na 3.^a flor; calo com coroa de pêlos de 3-5 mm. (1).

a. subvar. **genuina** Willk. sensu stricto in
WILLKOMM et LANGE, Prodromus (1861) 68.

Baínya e limbo das fôlhas glabros, espiquetas em cada panícula pela maior parte 2-floras.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Oliveira do Conde, n.^o 3936 (glumelas 7-8-nérveas, até 21 mm., glumelas levemente 2-denticuladas subigualando as glumas, calo ovóide)! Souselas, n.^o 3423 (glumas 7-nérveas até 22 mm., glumelas 2-denticuladas, calo subovóide)! Coimbra, n.^o 3935 (glumas 7-nérveas até 25 mm., glumelas muito levemente 2-denticuladas, calo ovóide); Fl. lusit. exsic., n.^o 18 (glumas 9-nérveas até 26 mm., glumelas não denticuladas, calo sublinear); n.^o 3934 (glumas 9-nérveas até 25 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide); n.^o 3668 (glumas 7-nérveas, até 23 mm., glumelas 2-denticuladas, calo ovóide)! Buarcos, n.^o 3933 (glumas 7-nérveas até 25 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Entre Lagos e S. Vicente, n.^o 3480 (glumas 7-nérveas até 20 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)!

(1) Na est. XVII apresentamos fotografias de três espiquetas dum espécimen (n.^o 3849 in Herb. Univ. Coimbra) que consideramos desta variedade ainda que por vezes apresente caracteres que lhe dariam, dentro da *A. barbata*, uma individualidade idêntica à que as proles *nudata* Malz., *decorticata* Malz., *sinensis* (Fisch.) Malz. e *grandiuscula* Malzev., l. c. (1930) pp. 313, 303, 342, 356, tab. 51, tab. 44, teem dentro da *A. sativa* L., ou como a prole *nuda* (L.) Hausskn. dentro da *A. strigosa* Schreb., Malzev., l. c., p. 266, tab. 26, tab. 27 fig. 6-8.

É que o facto de a mesma panícula apresentar ao lado de espiquetas normais, fig. 3, outras intermédias em variado grau entre as duas representadas nas fig. 4-5, me faz supor tratar-se de um fenómeno teratológico.

b. subvar. **hirsuta** (Moench) Tab. Mor., n. comb.

Avena hirsuta Moench, Meth. Suppl. (1802) 64; ROTH, Catal. bot. III (1806) 19.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *barbata* (Pott) Thell. var. *typica* Malz. subvar. *genuina* Asch. et Graeb. (1899), MALZEV, l. c. (1930) 272, t. 30, t. 31 fig. 1.

Baínha e limbo das fôlhas mais ou menos pubescentes; espiguetas em cada panícula pela maior parte 2-floras.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

N.º 3952 (glumas 7-nérveas até 22 mm., glumelas 2-denticuladas, calo ovóide)! Bragança, n.º 3951 (glumas 7-8-nérveas até 28 mm., glumelas 2-denticuladas, calo ovóide)! Tondela, n.º 3950 (glumas 7-9-nérveas até 20 mm., glumelas 2-denticuladas, calo ovóide)! Almeida, n.º 3949 (glumas 9-10-nérveas até \pm 30 mm., glumelas não denticuladas, calo oblongo)! Fornos de Algodres, n.º 3948 (glumas 9-nérveas até 24 mm., glumelas não denticuladas com aristulas de \pm 2 mm., calo ovóide)! Gouveia, n.º 3947 (glumas 8-9-nérveas até 23 mm., glumelas não denticuladas com aristulas de \pm 3 mm., calo ovóide)! Bussaco, n.º 3946 (glumas 9-nérveas até 27 mm., glumelas 2-denticuladas (?) com aristulas de \pm 6 mm., calo oblongo-linear)! Penacova, Ribeira da Barqueira, n.º 3859 (glumas 7-8-nérveas até 18 mm., glumelas denticuladas, calo ovóide)! Coimbra, n.º 3945 (glumas 8-9-nérveas até 24 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide (?)); Fl. Iusit. exsic., n.º 17 (glumas 9-nérveas até 26 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide); n.º 3944 (glumas 8-10-nérveas até 25 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Buarcos, n.º 3943 (glumas 9-10-nérveas até 27 mm., glumelas não denticuladas, calo linear (?))! Arred. de Montejunto, n.º 3942 (glumas 9-nérveas até 24 mm., glumelas não denticuladas, calo linear)! Vale de Alcântara, n.º

3941 (glumas 7-8-nérveas até 29 mm., glumelas levemente 2-denticuladas, calo ovóide)! Cezimbra, n.º 3940 (glumas 9-nérveas até 28 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Montargil, n.º 3939 (glumas 8-9-nérveas até 26 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Algarve, V.^a N.^a de Portimão, n.º 3938 (glumas 7-8-nérveas até 27 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Algarve, entre Salir e Benafim, n.º 3937 (glumas 7-nérveas até 20 mm., glumelas não denticuladas, calo oblongo)! Ilhas Berlengas e Farilhões, DAVEAU, n.º 110 (glumas 8-9-nérveas até 28 mm., glumelas 2-denticuladas com aristulas até 8 mm. subexcedendo as glumas, calo ovóide)!

c. subvar. **triflora** Willk. in WILLKOMM et LANGE, l. c. (1861) 68, excl. syn. *Avenam barbatam* ♂ *minorem* Lange.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *barbata* (Pott) Thell. var. *typica* Malz. subvar. *triflora* Trab., MALZEV, l. c. (1930) 271, t. 28, t. 29, pro parte.

Baínha e limbo das fôlhas mais ou menos pubescentes; espiguetas, em cada panícula, pela maior parte 3-floras.

Est. I fig. 5; est. XVI fig. 5.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Viseu, n.º 3953 (flor sup. mútica e não aristulada, glumas 9-nérveas até 22 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Taboão, n.º 3954 (glumas 7-8-nérveas até 22 mm., glumelas não denticuladas, calo oblongo)! Souselas, n.º 3428 (glumas 9-nérveas até 28 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide); n.º 3426 (espiguetas com a última flor aristada mas não aristulada, glumas 7-9-nérveas até 25 mm., glumelas não denticuladas (?), calo ovóide)! Penacova, n.º 3858 (glumas 7-8-nérveas até 20 mm., glumelas não denticuladas, última flor mútica mas aristada e com glumelas glabras)!

Penacova, Ribeira da Barqueira, n.º 3979 (glumas 7-nérveas até 20 mm., glumelas não denticuladas, calo sub-linear com a 3.^a flor glabra, aristada, mas não aristulada)! Coimbra, n.º 3955 (glumas 9-nérveas até 27 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Lisboa, Fl. lusit. exsic., n.º 30 a (glumas 7-nérveas até 20 mm., glumelas nitidamente não denticuladas, calo ovóide)!

d. subvar. **glabritriflora** Tab. Mor., n. subvar.

Foliis et vaginis glabris; spiculis plerumque trifloris.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.º 3667 (4-5-floras com a última flor mútica e não aristulada, glumas 7-nérveas até 27 mm., glumelas 2-denticuladas, calo ovóide); n.º 3932 (3.^a flor aristada mas sem arístulas, glumas 9-nérveas até 23 mm., glumelas não denticuladas com arístulas de 1-3 mm., calo ovóide)! Faro, n.º 3956 (2-3-floras, glumas 7-9-nérveas até 28 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)!

β. var. **subtypica** (Malz.) Tab. Mor., n. comb.
Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *barbata* (Pott) Thell. var. *subtypica* Malzev, l. c. (1930) 275, t. 31 fig. 2-4.

Avena barbata Brot. f. *glabra* Cavara in Bull. Orto bot. Univ. Napoli IX (1928) 43 sec. PAMPANINI, Prod. Fl. Cirenaica (1931) 108.

Difere da variedade α pelas glumelas inteiramente glabras no dorso; baínha e limbo das fôlhas pubescentes; espiguetas 2-floras.

Est. VII fig. 1-2.

*Especímenes:**Herb. Univ. Coimbra*

Penacova, Ribeira da Barqueira, n.^o 3924, 3925,
3926, 3927 (glumas 7-8-nérveas de 21-23 mm., glumelas 2-denti-
culadas)!

b. subvar. **triflorisubtypica** Tab. Mor., n.
subvar.

Differt a typo varietatis spiculis trifloris.
Est. VII fig. 3-4.

*Especímenes:**Herb. Univ. Coimbra*

Penacova, Ribeira da Barqueira, n.^o 3923
[*typus*] (3.^a flor aristada mas não aristulada, glumas 6-7-
nérveas até 23 mm., glumelas 2-denticuladas)!

2. Subsp. **hirtula** (Lag. em. Malz.) Tab. Mor., n.
comb.

Avena hirtula Lagasca, Gen. et Sp. nov. (1816)
sec. MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 247.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *hirtula*
(Lag.) Malzев, l. c. (1930) 247, excl. syn. *Avenam barba-*
tam × *genuinam* Willk.

Exsiccata: A. KNEUCKER: Gramineae exsiccata.
XVII. Lieferung 1905, n.^o 498 pro *Avena barbata* Brot.!

Distingue-se da subsp. *barbata* (Pott ex Link) Tab.
Mor. pelas arístulas das glumelas maiores até 12 mm.,
excedendo as glumas, (pela existência de um dentículo
apical na base das arístulas?) e ainda pelo calo com
cicatriz escavada geralmente oblongo-linear, às vezes
ovada ou subovada, e, sobretudo, pelos cromosomas:
 $2n = 14$.

α. var. **Malzevii** Tab. Mor., n. varietas

*Glumellis inferioribus certe primorum duorum
florum dorso valde pilosis, callo pilis elongatis
c. 3-5 mm. longis munito, cicatrice praecipue
oblongo-lineari.*

*Differt a subsp. *barbata* (Pott ex Link) Thell.
var. *typica* (Malz.) tantum subspeciei characteribus.*

a. subvar. **trifloriaristulata** Tab. Mor., n.
subvar.

*Culmis ad 80 cm. altis, foliis vaginisque
inferioribus pubescentibus, spiculis trifloris,
glumis ad 25 mm., aristulis glumellarum ad
10 mm. longis, callo cicatrice oblongo-lineari.*

Est. I fig. 6; est. XVI fig. 6.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Viseu, n.º 3963 (glumas 7-nérveas até 18 mm., glu-
melas 1-denticuladas, calo sublinear)! Guarda, n.º 3961
(glumas 8-9-nérveas até 24 mm., glumelas mal denticuladas, calo
linear)! Coimbra, n.ºs 3081, 3091, 3486, 3487 (altura
até 80 cm., colmos geniculados, glumas 7-nérveas até 25 mm.,
glumelas denticuladas, calo linear, cromosomas $2n=14$, segundo
exame microscópico)! Montemor, n.º 3960 (glumas 8-9-
nérveas até 24 mm., glumelas 2-denticuladas, calo linear)! Fi-
gueira da Foz, n.º 3959 (glumas 8-nérveas até 20 mm.
glumelas 2-denticuladas, calo linear)! Cazevel, n.º 3958
(glumas 7-nérveas até 24 mm., glumelas 2-denticuladas com aris-
tulas até 8 mm., calo linear)!

b. subvar. **pseudo-strigosa** (Malz.) Tab.
Mor., n. comb.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp.
hirtula (Lag.) Malz. subvar. *pseudo-strigosa*
Malzev, l. c. (1930) 251, t. 13, t. 14 fig. 3.

Baínha e limbo das fôlhas pubescentes; espiguetas 2-floras com glumas de ± 25 mm. e glumelas com arístulas de 5-8 mm.

Est. XVI fig. 4.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Valadares, A. R. DA CUNHA n.^o 409 (glumas 8-nérveas até 23 mm., glumelas 2-denticuladas, calo sublinear)! Chaves, Serra do Brunheiro, n.^o 5965 (glumas 7-8-nérveas até 21 mm., glumelas 2-denticuladas, calo linear)! Vila Real, n.^o 3964 (glumas 8-9-nérveas até 23 mm., glumelas não denticuladas, calo linear)! Coimbra, n.^o 3962 (glumas 7-nérveas até 23 mm., glumelas 2-denticuladas, calo oblongo-linear)! Ponte da Mucela, n.^o 3961 (glumas 7-nérveas até 20 mm., glumelas 2-denticuladas, calo linear)! Faro, n.^o 3957 (glumas 7-nérveas até 22 mm., glumelas não denticuladas, calo excepcionalmente comprido e linear)!

c. subvar. *lusitanica* Tab. Mor., n. subvar.

Differt a subvarietate praecedenti foliis vaginisque totis glabris.

Est. XVI fig. 1-2.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.^o 3481 (glumas 7-nérveas até 20 mm., glumelas 1-2-denticuladas, calo oblongo-linear); n.^o 3969 (glumas 7-nérveas até 21 mm., glumelas 1-2-denticuladas, calo ovóide); n.^o 3968 (glumas 9-nérveas até 23 mm., glumelas 1-2-denticuladas, calo ovóide)! Entre Barreiro e Lavradio, n.^o 3967 (glumas 9-nérveas até 23 mm., glumelas 2-denticuladas, calo oblongo-linear)! Portalegre, Fl. lusit. (Soc. Brot. 1.^o ano) n.^o 30 (glumas 7-nérveas até 22 mm., glumelas 2-denticuladas, calo oblongo)! Faro, n.^o 3966 (glumas 7-9-nérveas até 25 mm., glumelas não denticuladas, calo linear)!

d. subvar. **subaristulata** Tab. Mor., n.
subvar.

Differt a subvar. trifloriaristulata Tab.
Mor. spiculis bifloris, aristulis quoque lon-
gioribus.

Est. XVI fig. 3; est. XX fig. 1.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Pinhal de Vale do Zebro, Barreiro, n.^o
3980 [*typus*] (glumas 9-10-nérveas até 23 mm., glumelas
2-denticuladas, calo linear)!

e. subvar. **minor** (Lange) Tab. Mor., n. comb.
Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp.
hirtula (Lag.) Malz. subvar. *minor* (Lange)
Malzev, l. c. (1930) 249, t. 10, t. 14 fig. 1, excl.
syn. *Avenam barbatam* ♂ *trifloram* Willk.

Planta cespitosa com fôlhas tôdas mais ou
menos pubescentes e espiguetas mais pequenas,
geralmente 3-floras, com glumas de ± 15 (20)
mm. e aróstulas de 5-6 mm.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra
Souselas, n.^o 3430!

♂. var. **subcalva** Tab. Mor., n. varietas

Differt a varietate precedenti glumella infe-
riore primi floris subpilosa interdum tantum ad
insertionem aristae, interdum quoque glumella
inferiore secundi floris subpilosa praecipue ad
insertionem aristae, callo pillis brevibus c. 1-2
mm. longis cicatrice ovata exarato.

Est. IV fig. 3-4; est. IX fig. 1-4.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Penacova, Ribeira da Barqueira, n.^o 3981 [typus] 3982, 3986!

γ. var. **calva** Tab. Mor., n. varietas

Differt a varietatibus precedentibus α et β glumellis inferioribus glabris et callo pilis minoribus 3 mm.

Est. IV fig. 5-6; est. VIII fig. 1-4.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Souselas, n.^o 3422! Poiares, Abraveia, n.^o 3929 e 3930 [typus] (cicatriz do calo nitidamente linear, glumelas denticuladas).

3. Subsp. **Vaviloviana** Malz.) Tab. Mor., n. comb.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *Vaviloviana* Malzev, l. c. (1930) 278.

Avena Vaviloviana Hubbard in HILL, Flora Trop. Africa X, 1 (1937) 118.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *Wiestii* (Steud.) Thell. var. *pseudo-abyssinica* Thell. + var. *glabra* (Hausskn.) + var. *intercedens* Thell. + subsp. *abyssinica* (Hochst) Thell. var. *pilosiuscula* Thellung in Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 334, 336 et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 435-436.

Glumas subdesiguais com 20-25 mm.; glumelas com aróstulas até 1 mm. excedidas pelas glumas (e um dentículo apical de cada lado na base das aróstulas?);

calo curto, obtuso, com cicatriz escavada, subovada, por vezes, suborbicular. Cromosomas $2n = 28$.

α . var. **pilosiuscula** (Thell.) Tab. Mor., n. comb.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *abyssinica* (Hochst.) Thell. var. *pilosiuscula* Thellung, l. c. (1911) 336 et (var. vel f.) in l. c. (1928) 336.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *Vaviloviana* Malz. var. *pilosiuscula* (Thell.) Malzev, l. c. (1930) 281, t. 34, t. 36 fig. 4-6.

Glumelas inferiores com pêlos compridos, molles, e muito raros no dorso; calo com coroa de pêlos de 1-2 mm. e cicatriz suborbicular.

Est. X.

Especímenes:

Heb. Univ. Lisboa

Santarém, Mouchão da Praia, n.º 28!

MALZEV tendo colocado em sinonímia da sua subespécie *hirtula* (Lag.) a nomenclatura de WILLKOMM referente às subdivisões da espécie *Avena barbata* Brot. (α *genuina* Willk., β *triflora* Willk.) adoptou para as subdivisões da sua subespécie *barbata* a de TRABUT (*triflora* Trab.) e ASCHERSON e GRAEBNER (*genuina* Asch. et Graebn.).

É porém arbitrário êste procedimento como vamos mostrar, com a documentação do próprio Herbário de WILLKOMM.

Existem aí, sob a designação de *Avena barbata*, vários espécímenes classificados pelo mesmo WILLKOMM como α *genuina* Willk. uns, como β *triflora* um outro. Dos primeiros, três teem data anterior à da publicação do Prodromus, 1861, bem como o da β *triflora*. Todos êsses quatro vêm mencionados e descritos na exsiccata acima. Dentre êles o de BOURGEAU, n.º 1689, e o de WILLKOMM, iter hisp. n.º 695, teem fixado um pedaço de cartolina com várias espiquetas

desarticuladas o que permite melhor observação dos caracteres, e aí mesmo a classificação manuscrita de WILLKOMM. Particularmente no que se refere à côr dos pêlos das glumelas os dizeres de WILLKOMM em Prodromus, p. 68: «*paleae pili albi demum flavescentes*» para a *genuina* e «*paleae pili densum brunnei*» para a *triflora*, são evidentemente a tradução do observado nas tais espiguetas. Cremos pois não ser desrazoável tomar êsses dois especímenes como os tipos das suas subdivisões da *Avena barbata*.

E nestas condições a conveniente análise dêsses tipos, bem como afinal a de todos os outros especímenes com igual classificação no seu Herbário, não autorisa a tomá-los como pertencentes à subespécie *hirtula* no sentido de MALZEV. Faltam-lhe todos os caracteres que os deviam distinguir das subespécies co-específicas: calo não oblongo-linear, mas nitidamente ovóide, ausência de dentes apicais nas glumelas, arístulas curtas excedidas pelas glumas (cf. quadro V). Por estas razões revalidamos as designações de WILLKOMM, levemente modificadas na sua concepção, que de resto é próprio, WILLKOMM, não pôde manter, pois classificou em 1873 (Herb. balear., n. 214) como α *genuina* Willk. uma «*forma humilis angustifolia depauperata*» com espiguetas 2-floras e glumas de 14-19 mm., à qual cabe, sem dúvida, bem melhor a designação de LANGE: *Avena barbata* Brot. $\beta.$ *minor* (Pugillus, 1860-65, p. 39: «*panicula secunda, spiculis duplo minoribus, pilis paleae inferioris atrofuscis*»), e que em todo o caso está manifestamente em contradição com o Prodromus no tamanho e côr dos pêlos adstritos à α *genuina* Willk. Só o número de flores o determinou com certeza.

Isto é, enquanto WILLKOMM distinguiu «ultima ratio» pelo número de flores, LANGE distinguiu, em extremos idênticos, pelo tamanho das espiguetas, e como êstes dois caracteres não serão homocromosómicos, dissociando-se, os dois autores não se podem reduzir um ao outro. Segundo o testemunho de MALZEV (l. c., p. 272) WILLKOMM descreveu na Linnaea XL (1876) p. 10, a *Avena barbata* var. *humilis* cujo tipo é sem dúvida êste especímen como se reconhece

confrontando-o com a diagnose transcrita em MALZEV, particularmente nas dimensões aí indicadas.

No que podemos assentar é que o grau de pubescência é carácter constante, (na linhagem, bem entendido); que o número de flores por espigueta é carácter particularmente estatístico e, parece, bastante lábil com o meio; que os exemplares de espiguetas muito pequenas são, provavelmente, ecófenos (dentro duma certa medida) pois numa experimentação, única, por mim realizada com sementes de espécimen possuindo glumas até 15 mm., obtive espiguetas com glumas até 24 mm.

A côr dos pêlos é difícil de avaliar embora hereditária por que só em condições de perfeita e completa maturação se pode observar e comparar, e por isso só o seu estudo controlado, em exemplares convenientes, nos poderá dar a certeza da qualidade.

Relativamente à nomenclatura da subsp. *hirtula* (Lag.) Malz. e à sua concepção objectiva também o caso não é simples. Já vimos como aí se repercutiu o critério adoptado para a subsp. *barbata*, embora o reflexo seja sobretudo na sinonímia. Mas há lugar para preguntar agora se de facto existe na *Avena barbata* Pott ex Link um conjunto de formas individualizado, quere dizer, definido e limitado pelos caracteres diferenciais apontados no autor russo:

- a) calo oblongo-linear
- b) aristulas até 12 mm.
- c) um dente apical nas glumelas inferiores
- d) posse de 14 cromosomas somáticos.

Pela totalidade do conjunto respondemos categóricamente: não há.

Justifica porém qualquer dêles, por si só, ou em conjunção com a maioria, a delimitação dum grupo da ordem da subespécie? Cremos que também não, excepto o último, o mesmo sendo que afirmar que só são valiosos os primeiros na medida em que puderem traduzir, na morfologia externa, a existência desse último. Qualquer dêles o traduz? Não sei responder. Eu pude encontrar a *Avena hirtula* confirmada cariológicamente (especímen n.º 3487

guiando-me pelo tamanho das arístulas e seu prolongamento além das glumas, mas não posso afirmar que haja relação constante, conhecimento e certeza que só se obteriam pelo exame de algumas dezenas de casos.

Se não posso pois razões para afirmar, não as posso também para negar a totalidade e em absoluto. E assim mantenho, embora com reservas, a individualidade taxonómica do grupo, que teóricamente tem elevado interesse, quer pela sua natureza diplóide dentro de uma espécie tetraplóide, quer, e sobretudo, pela natureza das suas relações com as subespécies diplóides da *Avena strigosa* Schreb.

Devo porém levantar as minhas dúvidas à própria essência expressiva do carácter referente aos dentes apicais das glumelas sobre que o autor russo, principalmente e em última instância, assenta a distinção entre as subespécies: *barbata* (Pott) Thell. (sem dentes), *hirtula* (Lag.) (com 1 dente) e *Wiestii* (Steud.) Thell. (com 2 dentes). Observe-se a nossa microfotografia na est. XX fig. 1, e repare-se que sendo a arístula o prolongamento da nervura da glumela só é bem definida além do ponto em que terminam as marginações membranosas que a flanqueiam externamente numa extensão maior ou menor. Ora os dentes em referência seriam (?) apenas o resultado do rasgamento dessa membrana e da separação da nervura, num determinado momento da maturação ou do crescimento, apresentando-se o fenómeno como um acidente e não verdadeiramente constitucional, dada a sua ocorrência ou não ocorrência até dentro da mesma espigueta, como pode reconhecer-se na referida microfotografia.

Pelo que diz respeito à nomenclatura adoptada afigura-se-nos a deliberação igualmente arbitrária.

Onde reconheceu MALZEV que a *Avena hirtula* Lagasca possue os caracteres com que descreve a sua subsp. *hirtula* (Lag.)? A diagnose original que transcrevemos do próprio MALZEV, diz textualmente: «*Avena hirtula: panicula subsecunda: glumis bifloris: calicibus hirsutis triaristatis, aristis duabus terminalibus setaceis. Hab. locis ruderatis, incultis, ad agrorum versuras et juxta vias Matriti, Orce- lis, Cadibus, alibique. Fl. primo vere. — Gramen. Aven.*

strigosae Linn. (*sic!*) facie». É, como se vê, uma descrição anódina que em nada distingue da subsp. *barbata* (Pott) Thell.

Não se menciona o espécimen tipo o que nos assegura que não foi visto pelo autor russo; mas WILLKOMM diz-nos no Prodromus que viu o espécimen original no Herbário de Madrid o qual pertenceria à sua *Avena barbata* Brot. α *genuine* Willk.

Mostrámos porém já que os seus próprios espécimes classificados como ν *genuine* Willk. não possuem os caracteres adstritos à subespécie *hirtula* (Lag.) Malz., caracteres que, além disso, nenhum dos autores clássicos houve em conta para os ter observado e no-lhos haver transmitido, excepto ASCHERSON et GRAEBNER, *Syn. mitteleur. Fl. II. 1* (1899) p. 242, que refere o carácter diferencial de glumas 7-9-nérveas na *Avena hirtula*. Foi o autor russo à proximação da *Avena hirtula* Lag. através de WILLKOMM? Mas como chegou até WILLKOMM? Pela literatura não nos é possível obter qualquer noção sobre a identidade entre a subespécie *hirtula* (Lag.) *sensu* MALZEVII e a *Avena hirtula* Lag. Como a obteve MALZEV?

A pezar de tudo e pelas razões expostas entendemos dever manter aquela subespécie; e para não atafulharmos de mais nomes esta larguíssima nomenclatura das aveias, julgámos poder arrumar o caso considerando a diagnose de LAGASCA emendada por MALZEV.

Descreveu também o autor russo a variedade *subtypica* Malz., de glumelas glabras, que colocou na subespécie *barbata* (Pott) Thell. após exame dum único exemplar, pelo que a considerou raríssima, não tendo visto nenhuma forma com pubescência rara que fôsse nesta espécie o que são, na *Avena fatua* L. a var. *intermedia* (Lest.) Lej. et Court., ou, na *Avena sterilis* L. a var. *brevipila* Malz.

Ora das minhas herborizações posso concluir no entanto que, tendo encontrado com relativa abundância as formas de glumelas glabras sempre que as procurei em lugares convenientes, a sua ocorrência deve ser normal dentro da área comum da *Avena barbata* Pott ex Link subsp.

hirtula (Lag. em. Malz.) Tab. Mor., pelo menos, e a *Avena strigosa* Schreb., pois que, semelhantemente à *Avena sterilis* L. var. *calvescens* Trab. et Thell., elas representam sem dúvida um segregado homozigótico dos híbridos da *Avena barbata* Pott ex Link subsp. *hirtula* (Lag. em. Malz.) Tab. Mor. com qualquer das variedades de glumelas glabras da *Avena strigosa* Schreb. E assim sendo, devíamos também admitir, por razões de ordem genética (só os híbridos da *Avena barbata* subsp. *hirtula* com a *Avena strigosa* serão diplóides equilibrados) que todas as formas, como regra, com organização de *Avena barbata*, mas glumelas glabras, pertenceriam à subsp. *hirtula* (Lag. em. Malz.) Tab. Mor. Não temos a experimentação que nos oriente e só por essa razão atribuímos umas à subsp. *barbata*, outras à subsp. *hirtula*, em harmonia com as diagnoses diferenciais que estabelecemos para cada uma daquelas subespécies.

As formas de pubescência intermédia, subvariedades *subcalva* e *subtypica*, cabe, em parte, o que expusemos para as formas glabras, isto é, que a sua ocorrência deve ser normal na área sobreposta das *Avena barbata* Pott ex Link e *Avena strigosa* Schreb., tendo-as eu de facto encontrado em condições idênticas à das variedades glabras. Segundo é permitido supor serão elas o fenótipo dos mestiços resultantes das hibridações das variedades da *Avena barbata* Pott ex Link: *calva* Tab. Mor. e *typica* (Malz.) Tab. Mor., com qualquer das duas: *Malzevii* Tab. Mor. e *subtypica* (Malz.) Tab. Mor.

Da subespécie *Wiestii* (Steud.) Thell. pouco temos a dizer. Apenas dois caracteres morfológicos são apontados em MALZEV para a distinguir das subespécies *barbata* (Pott) Thell. e *hirtula* (Lag.) Malz.:

- a) cicatriz do calo subovada
- b) posse de dois dentes apicais nas glumelas.

Ora de duas uma: ou qualquer destes caracteres é valioso e a subespécie *Wiestii* é comum em Portugal, contra o suposto, ou não tem valor e trata-se então, pura e simplesmente, da subespécie *barbata*. Já dissemos o que pensamos dos dentes apicais; da cicatriz não encontro

possibilidade de distinguir entre o subovado da *Wiestii* e o oblongo da *barbata*. Em Portugal predomina o indicado na est. I fig. 5, que eu denominei «ovóide», sem correlação porém com a presença de dentes apicais nas glumelas.

Avena strigos Schreber, Spicil. fl. Lips. (1771) 52 sec. MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 243; THELLUNG in Wierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. LVI (1911) 330 et Fl. adv. Montpellier (1912) 113 et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^a (1928) 434 [sensu str., excl. subsp. *Wiestium* (Steud.) Thell. et subsp. *barbatam* (Pott) Thell. sed non var. *solidam* Hausskn.]; MALZEV, l. c. (1930) 243 [sensu str., excl. subsp. *barbatam* (Pott) Thell., *hirtulam* (Lag.) Malz., *Wiestium* (Steud.) Thell. et *Vavilovanam* Malz. varietates vel formae *pseudo-abyssinica* Thell., *pilosiusculam* Thell., *intercedem* Thell., *glabram* Hausskn.]; HACKEL, Cat. rais. gram. Portugal (1880) 19; J. HENRIQUES, Gramineas (1905) 82, excl. syn.; P. COUTINHO, Fl. Portugal (1913) 81; G. SAMPAIO, Man. fl. portuguesa, 56 et Lista das espécies representadas no Herb. Português (1930) 20 et in Bol. Soc. Brot. VII (1931) 116; TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XII (1937) 237.

Colmos finos e longos, eretcos, glabros, bem como, geralmente, as fôlhas; panícula de forma variada, contraída ou aberta, mais ou menos patente, piramidal ou unilateral; espiguetas gráceis, com glumas de iguais a subdesiguais (sensu de MALZEV, l. c.), de 10-30 mm., com 1-2 (3) cariopses não articuladas e glumelas inferiores aristuladas (cf. entretanto subsp. *brevis*, e subsp. *Mandoniana*) e aristadas, raras vezes míticas; ráquis glabro, por vezes mais ou menos pubescente.

Floresce e frutifica: Março a Setembro.

Ecologia: Cultivada ou subespontânea.

Distribuição em Portugal: Todo o país ibérico, ilha da Madeira, Açores e Angola.