

TABLEAU I

|  | Processus de séparation des fleurs | Caractères des arêtes des 1. <sup>e</sup> et 2. <sup>e</sup> fleurs | Pubescence des glumelles des 1. <sup>e</sup> et 2. <sup>e</sup> fleurs | Pubescence de la rachéole entre la 1. <sup>e</sup> et la 2. <sup>e</sup> fleurs | Couleur des glumelles | Pubescence des noeuds des chaumes |
|--|------------------------------------|---|--|---|-----------------------|-----------------------------------|
| <i>A. sterilis macrocarpa</i>                          | Sans articulation                  | Fortement géniculées et tordues                                     | Très pubescentes   | Pubescente  | Blanche jaunâtre      | Pubescentes                       |
| <i>A. sativa</i> var. <i>Richland</i>                  | Par articulation                   | Absentes; quelquefois 1-2 arêtes grêles dans chaque panicule        | Glabres  | Glabre  | Jaune                 | Glabres                           |
| <i>A. sterilis macrocarpa</i> × <i>sativa Richland</i> | Sans articulation (intermédiaire)  | Fortement géniculées et tordues                                     | Pubescente seulement l'inférieure de la 1. <sup>e</sup> fleur          | Glabre  | Blanche jaunâtre      | Pubescentes                       |

La partie de ce tableau qui se réfère à l'hybride appelle quelques observations.

La séparation des fleurs que l'auteur donne comme: « nonarticulate (intermediate) » est vraiment due, comme on peut le vérifier sur les figures E, de la Pl. 5 et de la Pl. 2, à une rupture de la base de la rachéole entre la première et la seconde fleurs, semblable à celle qu'on trouve chez *A. sterilis* L. s. str., sans que je comprenne très bien le mot «intermediate». Cette discussion est nécessaire parceque, ainsi que nous le verrons tout à l'heure, le processus se montre différent dans notre cas.

L'indication qu'il donne pour les arêtes: «strongly geniculate and twisted», que nous avons traduite par «fortement géniculées et tordues», employant les mêmes mots pour *A. sterilis* L. s. str. et pour l'hybride, alors que dans la description d'une des variétés d'*A. sativa* L. il a écrit «Absent or sometimes very weak on first», ne montre pas nettement, comme on peut le voir dans les figures B de la Pl. 2 et ceux de la figure 1, p. 373, et d'après

ce que j'ai pu observer moi même, que l'hybride offre exactement comme *A. sativa* L. la fleur inférieure seule avec arête, quelquefois avec une arête géniculée et tordue, les autres fois étant plus ou moins détordues et fendues.

La pubescence de la glumelle inférieure de la première fleur apparaît ou bien relativement abondante comme on le voit dans mon travail—1936, Pl. IV, ou bien avec de rares poils auprès de l'attache de l'arête.

#### PROPORTIONS MENDELIIENNES DE SÉGRÉGATION EN F<sub>2</sub>

En F<sub>2</sub> Florell étudie aussi, de ce qui nous intéresse actuellement, le processus de séparation des fleurs et la pubescence des glumelles.

Dans le premier cas,—celui de la désarticulation des fleurs—, il a vu que les proportions mendéliennes étaient approximativement de :

3 *A. sativa* L. et intermédiaires (*A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor.)

1 *A. sterilis* L. s. str.

en signalant que si la reconnaissance des ségrégés d'*A. sterilis* est facile, il n'en est pas de même pour la distinction entre *A. sativa* et *A. sativa* × *sterilis*.

L'hérédité de la pubescence des glumelles inférieures se fait en *A. sterilis macrocarpa* × *Richland* de la manière suivante :

1 pubescente dans les deux fleurs : 2 pubescentes dans la fleur inférieure seulement : 1 glabre dans les deux fleurs, et dans le croisement inverse, dans le même ordre :

2 : 10 : 4

#### CORRÉLATION DES CARACTÈRES

La séparation des fleurs entre elles et la désarticulation de l'épillet du type *sterilis* sont complètement liées à la présence d'arêtes géniculées et tordues dans les deux fleurs (p. 382) ;

On trouve aussi un lien semblable entre la désarticulation de l'épillet et la pubescence du cal (p. 382).

## EXPRESSION FACTORIELLE ET DOMINANCE

De ces deux faits l'auteur infère, me semble-t-il, que le type de séparation des fleurs est conditionné par un seul facteur (p. 383);

que la séparation des fleurs par rupture comme chez *A. sterilis* L. s. str. est dominante sur la séparation par désarticulation (imparfait) comme chez *A. sativa* L. (p. 383);

que le processus de séparation des épillets comme chez *A. sativa* L. est dominant sur le processus de séparation comme chez *A. sterilis* L. s. str. (p. 383);

que la pubescence des glumelles inférieures est conditionnée par un seul facteur, qui se montre probablement parfois modifié par un inhibiteur pour la classe du plus grand nombre ce qui modifie la proportion référente à la supposition d'un seul facteur (p. 378);

que le complexe de caractères (cal creusé et oval de la base de l'épillet, anneau de poils du cal, rachéole pubescente et arête fortement géniculée dans les deux fleurs inférieures) est, chez *A. sterilis* L. s. str., très lié au facteur responsable de la rachéole du type *sterilis* (p. 384).

Ainsi se traduisent, sur ce point, les conclusions de Florell. Elles ne disent pas très nettement l'indépendance factorielle entre la pubescence des glumelles et le complexe de caractères dont nous avons parlé, mais je crois qu'elle était dans la pensée de l'auteur.

Voyons maintenant ce qu'on peut conclure de nos observations.

En admettant comme vraie, — et la démonstration que nous en avons faite nous semble concluant, — que la plante de 1932 dont les épillets sont représentés sur la planche I en F<sub>1</sub> était la première génération de l'hybride d'*A. sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz. avec *A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell. on reconnaît:

que le complexe de caractères d'*A. sterilis* que nous avons défini plus haut a été pratiquement dominé par le complexe correspondante d'*A. sativa*;

que le caractère-unité de la pubescence des glumelles inférieures d'*A. sterilis* a été dominé partiellement d'une

manière très particulière par le caractère correspondant d'*A. sativa*, l'hybride se présentant avec la glumelle inférieure de la deuxième fleur toute glabre et la glumelle inférieure de la première fleur portant une légère pubescence, nettement moins dense que chez *A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell.

Cependant cette pubescence de l'hybride semble être assez variable jusqu'à disparaître presque complètement parfois, soit que les poils se rendent caduques (je le suppose), soit qui en effet ils n'arrivent pas à apparaître. J'ai eu l'occasion d'observer cette variabilité; on la trouve aussi dans les photos de Florell.

Cette deuxième constatation concorde avec les résultats auxquels Florell est arrivé, mais la première s'en écarte sur un point qui est assez important: dans nos observations, comme on peut le voir sur la planche I de ce travail et mieux encore dans mon travail de 1936, Pl. IV, l'hybride présente une désarticulation imparfaite des fleurs, comme chez *A. sativa* L., cependant que dans les expériences de Florell la séparation est faite par cassure de la rachéole, comme il arrive chez *A. sterilis* L. s. str.

C'est à dire que, d'après mes observations, le complexe de caractères: articulation de l'épillet, attachement des fleurs à la rachéole d'*A. sterilis* L. s. str., se maintient indestructible, apparaissant dans les formes homozygotiques avec son ou ses facteurs, ou disparaissant sous l'action de l'allélomorphe respectif dans les formes hétérozygotiques; dans les expériences de Florell ce complexe est dominant dans une partie, dans l'autre dominé.

Négligeant pour l'instant la couleur des glumelles, caractère difficile à apprécier d'une manière générale, parce qu'il est assez sujet à changement, variant avec les qualités du sol, le degré de maturation etc., ce qui semble le plus important dans l'organisation florale des Avoines dont nous nous occupons, se dispose en deux complexes de caractères qui se conduisent comme deux unités, devant nous donc traiter l'hybride au point de vue disjonction tout simplement comme un dihybride.

Dans ce cas, prenant en considération la valeur et le

sens de la dominance et de la ségrégation, il est possible d'établir le tableau des combinaisons et de prévoir les génotypes que les générations successives de l'hybride doivent engendrer.

Désignons par :

- G* la glabritie des glumelles comme chez *A. sativa* L.,  
*g* la pubescence des mêmes glumelles comme chez  
*A. sterilis* L. s. str. var.  $\alpha$  et  $\beta$  dans mon travail de  
 1936, p. 55;

par :

- A* le complexe de caractères: articulation de l'épillet,  
 attachement des fleurs aux rachéoles, pubescence du  
 cal et les caractères des arêtes, comme chez *A. sativa* L.,  
*a* le complexe de caractères semblables chez *A. steri-*  
*lis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell.

Nous avons ainsi deux paires d'allèles :

*Gg Aa*

dont nous avons déjà assez longuement examiné l'action factorielle. Ainsi par suite de la présence de ces deux paires d'allèles en  $F_1$  on se trouve devant les possibilités suivantes de combinaisons génotypiques :

TABLEAU II  
 Combinaisons factorielles

|    | AG   | Ag   | Ga   | ga   |
|----|------|------|------|------|
| AG | AAGG | AAGg | AaGG | AaGg |
| Ag | AAGg | AAgg | AaGg | Aagg |
| Ga | AaGG | AaGg | aaGG | aaGg |
| ga | AaGg | Aagg | aaGg | aagg |

a) En ce qui concerne la première paire d'allèles:

*Gg* se traduira phénotypiquement par la pubescence de la glumelle inférieure de la première fleur comme nous l'avons indiqué pour l'hybride *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor.,

*GG* se traduira par la glabritie d'*A. sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz.,

*gg* se traduira par la pubescence d'*A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell.,

c'est à dire *trois phénotypes de pubescence dans les glumelles inférieures.*

b) En ce qui concerne la seconde paire d'allèles:

*AA* et *Aa* se traduiront par le complexe de caractères de *A. sativa* L.,

*aa* se traduira par le complexe de caractères correspondants de *A. sterilis* L. s. str.,

c'est à dire *deux phénotypes*, ou, au total, cinq aspects phénotypiques, ainsi résumés:

- $\alpha$ -glabritie *sativa*
- $\beta$ -pubescence *sterilis*
- $\gamma$ -pubescence intermédiaire *sativa* × *sterilis*
- $\delta$ -«complexe» *sativa*
- $\zeta$ -«complexe» *sterilis*

dont les trois premiers pourront se combiner deux à deux, avec les autres comme suit:

TABLEAU III

Combinaisons phénotypiques

|                                 | Glabritie<br><i>sativa</i>      | Pubescence<br><i>sterilis</i>      | Pubescence intermédiaire<br><i>sativa</i> × <i>sterilis</i>      |
|---------------------------------|---------------------------------|------------------------------------|--|
| « Complexe »<br><i>sativa</i>   | Glabritie<br><i>sativa</i><br>+ | Pubescence<br><i>sterilis</i><br>+ | Pubescence intermédiaire<br><i>sativa</i> × <i>sterilis</i><br>+ |
|                                 | « Complexe »<br><i>sativa</i>   | « Complexe »<br><i>sativa</i>      | « Complexe »<br><i>sativa</i>                                    |
| « Complexe »<br><i>sterilis</i> | Glabritie<br><i>sativa</i><br>+ | Pubescence<br><i>sterilis</i><br>+ | Pubescence intermédiaire<br><i>sativa</i> × <i>sterilis</i><br>+ |
|                                 | « Complexe »<br><i>sterilis</i> | « Complexe »<br><i>sterilis</i>    | « Complexe »<br><i>sterilis</i>                                  |

Ce sont là déductions toutes théoriques évidemment; mais dans les travaux des taxonomistes, on trouve les représentants réels de ces phénotypes.

Ainsi

- I Glabritie *sativa* plus « complexe » *sativa* c'est l'*A. sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz.  
[Cf. A. Taborda de Morais, 1936, p. 62, Pl. III]
- II Pubescence *sterilis* plus « complexe » *sativa* sera *A. sativa* L. var. *pilosa* (Koeler).  
[Cf. Malzev, 1930, p. 336]
- III Pubescence intermédiaire *sativa* × *sterilis* plus « complexe » *sativa* c'est *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor.  
[Cf. A. Taborda de Morais, 1936, p. 67, Pl. IV]
- VI Glabritie *sativa* plus « complexe » *sterilis* c'est *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell.  
[Cf. A. Taborda de Morais, 1936., p. 56, Pl. I fig. 3 et 4, Pl VI fig. 30]
- V Pubescence *sterilis* plus « complexe » *sterilis* c'est *A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell.  
[Cf. A. Taborda de Morais, 1936, p. 55, Pl. I fig. 1 et 2, Pl. VI fig. 29]

- VI Pubescense intermédiaire *sativa*  $\times$  *sterilis* plus « complexe » *sterilis* c'est *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. avec, en plus, une pubescence intermédiaire dans la glumelle inférieure de la première fleur.

(Dans les descriptions d'*A. sterilis* L. var. *calvescens* Trab. et Thell. tel que nous l'avons présenté—1936, p. 56, Florell mentionne l'existence de glumes glabres ou avec de rares poils surtout auprès de l'insertion de l'arête.

Cette indication me semble assez significative pour que nous la signalions; elle nous donne l'équivalence de notre phénotype VI.

Il conviendrait encore, pour faire une démonstration complète, de s'assurer de l'existence, dans les phénotypes cités plus haut, des constitutions génotypiques que la théorie prévoit.

Cela n'est pas fait, mais le peu d'indications que nous donne Florell sur l'analyse génotypique de  $F_2$  sanctionne d'une manière générale, la thèse exposée. C'est ainsi qu'étant donné le caractère récessif des attachements floraux du « complexe » *sterilis*, aucun des phénotypes dans lesquels cette organisation se montre ne doit être hétérozygotique pour les facteurs respectifs. En effet du travail de Florell on conclut, Pl. 4, p. 379, que sur 154 plantes étudiées provenant d'autres avec le référent « complexe » *sterilis* et correspondant à  $F_2$  toutes se sont montrées homozygotiques au point de vue de l'organisation considérée.

Crépin (1920-1921, p. 11) parle aussi de la stabilité de cette forme. Et s'il est vrai que les généticiens parlent de phénotypes semblables hétérozygotiques, ceux-là possèdent 41 chromosomes et nous en parlerons plus loin.

COMPORTEMENT D'*A. SATIVA*  $\times$  *STERILIS* TAB. MOR.  
DANS LES GÉNÉRATIONS POSTÉRIEURES À  $F_2$

Cependant ce qui est apparu de plus intéressant dans cette étude de la descendance du croisement d'*A. sativa* L. avec *A. sterilis* L. s. str. a été le comportement du phéno-



type de première génération dans les générations suivantes. En effet, nous avons indiqué la manière dont il s'est comporté dans la deuxième génération, se ségrégeant régulièrement. Ayant pris encore l'année suivante — 1934 — quelques graines correspondant à *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor., obtenues de la semence de l'année antérieure, par conséquent dans la troisième génération, aucune de ces graines, au nombre de 13, n'a montré de ségrégation. La quatrième génération de cette même lignée a été ensemencée en 1936-37, au nombre de 60 graines (30 des premiers caryopses, 30 des seconds dans chaque épillet), qui ont produit un nombre égal de plantes dont aucune n'a montré de ségrégation, toutes étant semblables! De même ayant cueilli au cours des moissons de 1932 quelques panicules dont les épillets étaient du même phénotype, les grains (deux ou trois centaines) en ont été semés avec les premières en 1933-34 et aucun des plants issus d'elles n'a davantage montré de ségrégation.

Ayant également semé 200 graines du phénotype *A. fatua* × *sativa* Asch. et Graeb. var. *transiens* (Hauskn.) (voir A. Taborda de Morais, 1936, p. 69, Pl. V fig. 32 et 33, Pl. VII fig. 31) aucune des plantes qu'elles ont engendrées n'a non plus montré de ségrégation.

Si le nombre, insuffisant, de 13 grains de la lignée avec *pedigree* de mes cultures commencées en 1930 et arrivées en F<sub>3</sub> en 1933 avec les 60 en F<sub>4</sub> de 1936, au total 73 plantes, ne me permet pas une affirmation absolue, il suffit, sans doute, pour parler au moins d'une *stabilisation relative* des hétérozygotes avec le phénotype de la première génération et après une mendélisation régulière. Cette conclusion est même renforcée si l'on compare le comportement de ces 73 plantes stabilisées avec celui des 7 grains de 1932 qui ont donné des plantes montrant une ségrégation régulière. De plus cette même stabilisation a été vérifiée avec des phénotypes auxquels on a attribué une origine hybride; c'est le cas d'*A. fatua* L. var. *transiens* (Hauskn.) qui a été utilisé, quelquefois, comme argument contre l'origine hybride supposée.

## II

Des plantes de 1933 provenant des 13 graines d'*A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. semées cette année-là, l'une a montré chez les épillets, à maturité, des glumelles noires, avec la couleur caractéristique d'*A. fatua* L. str. var. *pilosissima* S. F. Gray (voir mon travail, 1936, p. 57, Pl. V fig. 19-21, Pl. VI fig. 27), en opposition avec ce qui s'est produit chez les autres, dont nous avons étudié le comportement plus haut et qui avaient des glumelles jaunes.

Ayant pris 20 de ces épillets-là, les uns portant deux les autres trois caryopses, et les ayant semé, chacune dans un pot, en 1936-37, elles ont donné environ 40 plantes dont j'ai pu vérifier pendant leur développement, l'hétérogénéité des chaumes surtout par le port et ensuite, avec la floraison et la maturation, la présence de trois phénotypes caractérisés par leurs épillets:

α) *A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray;

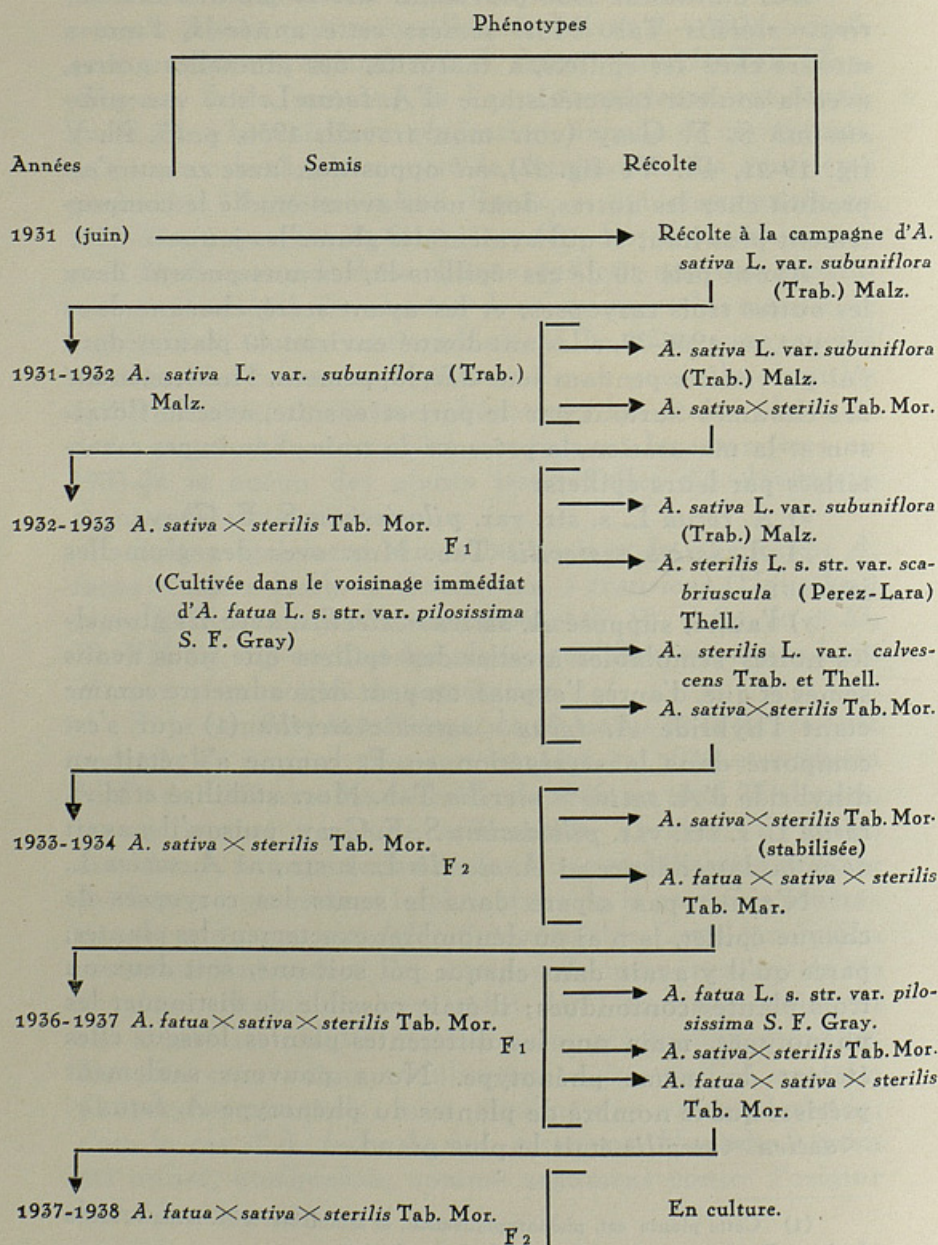
β) *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. avec des glumelles jaunes;

γ) l'autre, supposé *A. sativa* × *sterilis*, avec des glumelles noires semblables à celles des épillets que nous avons semés et que, d'après l'exposé, on peut déjà admettre comme étant l'hybride *A. fatua* × *sativa* × *sterilis* (1) qui s'est comporté dans la ségrégation en F<sup>2</sup> comme s'il était un dihybride d'*A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. stabilisé et d'*A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray, puisqu'il y avait dans la descendance ni *A. sterilis* L. s. str., ni *A. sativa* L.

N'ayant pas séparé dans le semis les caryopses de chaque épillet, je n'ai pu dénombrer exactement les plantes, parce qu'il y avait dans chaque pot soit une, soit deux ou trois plantes confondues; il était possible de distinguer les phénotypes, mais non les différentes plantes lorsque elles étaient du même phénotype. Nous pouvons seulement préciser que le nombre de plantes du phénotype *A. fatua* × *sativa* × *sterilis* était le plus grand.

(1) Cette plante est, phénotypiquement, si semblable à *A. fatua* × *sativa* Asch. et Graeb. qu'il n'est pas possible de les distinguer.

TABLEAU IV

Lignée d'*A. fatua* × *sativa* × *sterilis* Tab. Mor.

Pour qu'il en fût ainsi, c'est à dire que nous eussions rencontré le trihybride, il eût fallu que les grains cueillis en 1934, et qui ont donné naissance aux plantes de 1936-37, eussent été produites par une plante obtenue par allogamie entre *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. et *A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray. Or, en réalité, les plantes d'*A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. de 1933 ont été cultivées dans le voisinage de plantes de *A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray. Ainsi, croyons-nous, aucun doute ne peut subsister quant à l'existence du trihybride dont nous présentons, dans le Tableau IV, sa lignée.

Une vérification s'impose maintenant: il faut suivre le comportement future du trihybride, c'est à dire voir s'il continue à se ségréger ou s'il se stabilise comme il est arrivé au dihybride *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. C'est ce que nous espérons de vérifier, au cours des années prochaines.

### ÉSSAI D'HYPOTHÈSE EXPLICATIVE

La ségrégation de l'hybride *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. en F<sub>2</sub> est régulière; s'il s'était stabilisé immédiatement après la deuxième génération il ne serait ainsi qu'un exemple de plus parmi plusieurs de ce type cités dans la littérature génétique; la stabilisation avec fécondité régulière après une ou plusieurs générations de stérilité plus ou moins grande est également un cas connu; mais l'occurrence d'une génération avec fécondité normale et ségrégation mendélienne suivie d'autres avec la même fécondité et stabilisation phénotypique c'est là me semble-t-il un cas singulier.

Nous allons tenter une explication partielle. Bien que je n'aie pas fait l'examen caryologique du F<sub>1</sub> de l'hybride *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor., on peut penser, puisqu'il a été obtenu du croisement de deux espèces hexaploïdes, qu'il devrait être lui-même sans doute un hexaploïde, et sa mendélisation ne demande pas d'explication particulière. Mais cet hybride est devenu une forme constante et c'est pour expliquer cette constance que nous proposons l'hypothèse suivante.

L'examen cytologique en F<sub>4</sub> a montré que l'hybride possédait 42 chromosomes; de ces chromosomes 21 seront d'*A. sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz. et les autres 21 d'*A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell. et, si c'est un dihybride ou s'il se conduit comme tel, sûrement on aura deux paires de chromosomes qui s'apparieront et seront hétérozygotes.

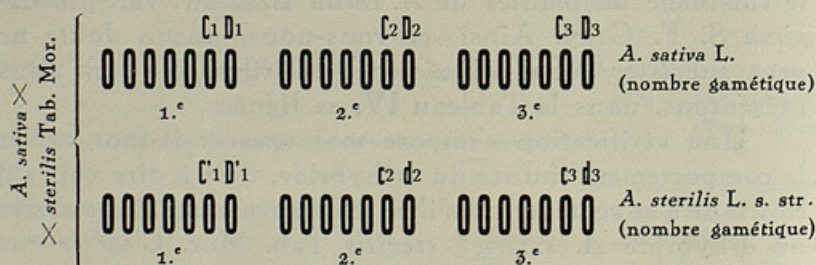


Fig. 1

Admettons ainsi (fig. 1) que dans chaque collection gamétique de l'hybride, les chromosomes signalés soient les porteurs des gènes pour les caractères en cause (1) et aussi que dans les trois collections de 7 chromosomes — le nombre basique du genre — les deuxièmes et les troisièmes soient aussi semblables entre eux (il est question d'une polyploïdie), et encore que la première collection soit identique dans les deux gamètes, c'est à dire dans les deux espèces parents. Si pendant la méiose de l'hybride survient une autosyndèse partielle des chromosomes signalées:  $C_2 C_3, D_2 D_3, c_2 c_3, d_2 d_3$ , tout au plus sans changement, on obtiendra un assemblage équilibrée (fig. 2) qui à la méiose donnera naissance à des gamètes tous semblables entre eux, capables de reproduire dans le zygote la combinaison somatique qui les a engendrés. Pour admettre cette hypothèse il faut démontrer en premier lieu qu'on a affaire à un autopolyploïde pouvant, par conséquence, faire l'autosyndèse et en suite que les différences des génomes ont leur siège dans les deux derniers chromosomes.

(1) Les sixièmes chromosomes signalés avec C ou c sont les porteurs des gènes on facteurs pour les «complexes» définis (p. 260); les septièmes signalés avec D ou d ont le facteur pour la pubescence ou glabritie des glumelles inférieures.

À vrai dire tout ce que l'on sait des espèces polyploïdes de la section *Euavena*, comparées aux espèces diploïdes de la même section, soit dans l'ordre cyto-  
 d<sup>2</sup> 0 0 d<sup>3</sup>  
 t<sup>2</sup> 0 0 t<sup>3</sup>  
 0 0  
 0 0  
 0 0  
 0 0  
 0 0  
 0 0

logo-génétique, soit dans l'ordre morpho-  
 logo-physiologique, le démontre.

Rigoureusement, on peut dire que ces espèces hexaploïdes sont autopolyploïdes se comportant à la méiose comme des alopolyploïdes.

Voyons les faits:

Les méioses d'*A. sativa* L., d'*A. fatua* L. s. str. et d'*A. sterilis* L. s. str. (toutes avec  $2n=42$  chromosomes) se font presque régulièrement en bivalents, mais on trouve des trivalents et des tétravalents même dans les lignées d'*A. sativa* L. supposées pures (Philp, 1933).

Si on trouve cette tendance à l'auto-synd se dans les espèces pures, on doit, en toute logique, s'attendre à la voir généralisée par une agrégation différentielle chez les hybrides.

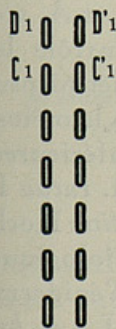
«Chromosomes which ordinarily do not pair with other among parent species are sometimes known to do so when brought together with another set of chromosomes... Thus when a certain species with two chromosome groups  $A^1 A^1 A^2 A^2$ , where  $A^1$  and  $A^2$  never conjugate, is crossed with another species having the chromosome group BBCC which are not related to  $A^1$  and  $A^2$ , in the hybrid  $A^1$  and  $A^2$  sometimes conjugate.» (Ramanujain, 1937, p. 210).

Akerman (cité par Muntzing, 1936, p. 364) a trouvé chez *A. sativa* L. des facteurs trimères, ce qui laisse supposer la tripli-

cation des mêmes chromosomes.

Nishyama, 1933, p. 147, a reconnu que chez *A. barbata* Pot. ( $2n=28$ ) il y a deux génomes différents, dont l'un

Fig. 2 — Assemblage chromosomique de *A. sativa*  $\times$  *sterilis* stabilisée.



est le même que celui d'*A. strigosa* Schreb. s. str. (l'autre serait-il celui d'*A. hirtula* Lagasca de  $2n = 14$  chromosomes; nous demandons nous); et c'est ainsi qu'il a pu extraire du croisement *A. barbata*  $\times$  *fatua* un diploïde ressemblant en effet aux Avoines diploïdes et qui, en outre, dans le croisement avec *Avena strigosa* Schreb. et d'autres diploïdes a donné des méioses régulières de bivalents, mais cette différence est de telle nature que le même auteur étudiant — 1936, l'homologie des deux génomes A et B existant dans *A. barbata* Pot. a découvert que:

1.<sup>e</sup> Il y a un chromosome en B et l'autre en A qui ne s'appareillent jamais (nous les appelons ici C et c);

2.<sup>e</sup> Il y a un autre chromosome en B et le correspondant en A qui, généralement, ne s'appareillent pas (nous les appelons ici D et d);

3.<sup>e</sup> Tous les autres se sont montrés capables de former des bi- et des tétravalents et quelquefois des tri- et des penta-valents.

Dans un autre travail — 1935, le même auteur étudiant encore le croisement de l'hétérozygotique Fatuoïde (*Avena sativa* L., dépourvu de poils au cal, à la rachéole et aux glumelles, probablement, croyons-nous, var. *glaberrima* Thell., de  $2n = 41$  chromosomes) avec *A. fatua* L. s. str. et *A. sterilis* L. s. str. a conclu que le chromosome C contrôle les caractères du «complexe» comme nous l'avons défini plus haut (p. 260), l'appariement des chromosomes à la méiose (et la présence de quelques poils aux glumelles inférieures) et que cette propriété doit être semblable chez *A. fatua* L. s. str., *A. sterilis* L. s. str., *A. sativa* L. et *A. byzantina* Koch. D'un autre côté, dans l'ordre morphologo-physiologique, Malzev, 1930, fig. 19, a montré que les cellules de l'épiderme des Avoines hexaploïdes (*A. fatua* L., *A. sterilis* L., *A. byzantina* Koch) étaient plus grandes que celles des espèces diploïdes (*A. clauda* Dur., *A. pilosa* M. B. et *A. strigosa* Schreb. s. str.); le même auteur encore et moi-même avons vérifié la plus grande durée de la période végétative des espèces hexaploïdes par rapport à celle des espèces diploïdes (*A. sativa* L., *A. sativa*  $\times$  *sterilis* Tab. Mor., *A. fatua*  $\times$  *sativa*  $\times$  *sterilis* Tab. Mor., *A. sterilis* L. s. str. var. sca-

*briuscula* (Perez-Lara) Thell., *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. toutes de  $2n=42$  et les espèces diploïdes *A. agraria* Brot. sec. Tab. Mor., *A. strigosa* Schreb. s. str.). Müntzing, 1936, a montré que ces derniers caractères sont aussi ceux des autopolyploïdes.

Tout cela fournit des arguments en faveur de mon hypothèse expliquant soit la ségrégation en  $F_1$ , soit la stabilisation consécutive. Nous arrivons aussi à obtenir un homozygote en partant d'un hétérozygote tout simplement par un nouvel arrangement des mêmes chromosomes. Mais nous ne savons expliquer pourquoi cette plante se comporte dans la première génération comme un hétérozygote et dans les suivantes retourne à la qualité d'homozygote avec le même phénotype. Le phénomène est là; son importance culturelle et théorique est évidente.

Cette hypothèse ne pourra probablement pas être vérifiée cytologiquement puisque les chromosomes sont morphologiquement très semblables les uns aux autres. Pourra-t-elle l'être génétiquement?

En partant de ce que nous avons dit, l'hybride *A. sativa*  $\times$  (*sativa*  $\times$  *sterilis*) aurait nécessairement en  $F_1$  l'assemblage somatique de chromosomes suivant (fig. 3):

$$A. sativa \times (sativa \times sterilis) \left\{ \begin{array}{lll} \begin{array}{l} C_1 D_1 \\ 0 \ 0 \end{array} & \begin{array}{l} C_2 D_2 \\ 0 \ 0 \end{array} & \begin{array}{l} C_3 D_3 \\ 0 \ 0 \end{array} & A. sativa L. \\ & & & (\text{nombre gamétique}) \\ \begin{array}{l} C_1 D_1 \\ 0 \ 0 \end{array} & \begin{array}{l} C_3 D_3 \\ 0 \ 0 \end{array} & \begin{array}{l} c_3 d_3 \\ 0 \ 0 \end{array} & A. sativa \times sterilis \\ & & & (\text{nombre gamétique}) \end{array} \right.$$

Fig. 3

pour parler seulement des chromosomes efficients; ou, encore autre possibilité (fig. 4), si c'est *A. sativa* qui possède la constitution représentée dans la fig. 1 pour *A. sterilis*:

$$A. sativa \times (sativa \times sterilis) \left\{ \begin{array}{lll} \begin{array}{l} C_1 D_1 \\ 0 \ 0 \end{array} & \begin{array}{l} c_2 d_2 \\ 0 \ 0 \end{array} & \begin{array}{l} C_3 D_3 \\ 0 \ 0 \end{array} & A. sativa L. \\ & & & (\text{nombre gamétique}) \\ \begin{array}{l} C_1 D_1 \\ 0 \ 0 \end{array} & \begin{array}{l} C_3 D_3 \\ 0 \ 0 \end{array} & \begin{array}{l} c_3 d_3 \\ 0 \ 0 \end{array} & A. sativa \times sterilis \\ & & & (\text{nombre gamétique}) \end{array} \right.$$

Fig. 4



Et dans les deux cas le croisement *A. sativa* × (*sativa* × × *sterilis*) ne devrait pas cependant se maintenir constant.

Mais on peut encore admettre (fig. 5):

$$\begin{array}{l}
 A. sativa \times sterilis \\
 \text{Tab. Mor.}
 \end{array}
 \left\{
 \begin{array}{lll}
 \begin{array}{cc} C_1 D_1 \\ 0 \quad 0 \end{array} & \begin{array}{cc} c_2 d_2 \\ 0 \quad 0 \end{array} & \begin{array}{cc} c_3 d_3 \\ 0 \quad 0 \end{array} & A. sativa L. \\
 & & & \text{(nombre gamétique)} \\
 \begin{array}{cc} C'_1 D'_1 \\ 0 \quad 0 \end{array} & \begin{array}{cc} c_2 d_2 \\ 0 \quad 0 \end{array} & \begin{array}{cc} c_3 d_3 \\ 0 \quad 0 \end{array} & A. sterilis L. s. str. \\
 & & & \text{(nombre gamétique)}
 \end{array}
 \right.$$

Fig. 5

ce qui pourrait de même rendre le dihybride stable (fig. 6):

$$\begin{array}{cc}
 d_2 0 & 0 d_3 \\
 c_2 0 & 0 c_3 \\
 d_2 0 & 0 d_3 \\
 c_2 0 & 0 c_3 \\
 D_1 0 & 0 D'_1 \\
 C_1 0 & 0 C'_1
 \end{array}$$

Fig. 6 — *A. sativa* × *sterilis*  
(nombre somatique)

et instable le croisement (fig. 7):

$$\begin{array}{l}
 A. sativa \times (sativa \times \\
 \times sterilis)
 \end{array}
 \left\{
 \begin{array}{lll}
 \begin{array}{cc} C_1 D_1 \\ 0 \quad 0 \end{array} & \begin{array}{cc} c_2 d_2 \\ 0 \quad 0 \end{array} & \begin{array}{cc} c_3 d_3 \\ 0 \quad 0 \end{array} & A. sativa L. \\
 & & & \text{(nombre gamétique)} \\
 \begin{array}{cc} C'_1 D'_1 \\ 0 \quad 0 \end{array} & \begin{array}{cc} c_3 d_3 \\ 0 \quad 0 \end{array} & \begin{array}{cc} c_3 d_3 \\ 0 \quad 0 \end{array} & A. sativa \times sterilis \\
 & & & \text{(nombre gamétique)}
 \end{array}
 \right.$$

Fig. 7

Disons tout de suite que cette discussion est purement spéculative puisque je n'ai ici pas fait des expériences, mais bien que le croisement *A. sativa* × (*sativa* × *sterilis*) soit probablement phénotypiquement semblable au dihybride *A. sativa* × *sterilis* l'apparition d'*A. sativa* à la descendance serait l'indication de cette disjonction-là.

C'est à dire que sous le même phénotype — *A. fatua* L. s. ampl. subsp. *sativa* (L.) Thell. var. *subpilosa* Thell. (voir mon travail 1936, p. 67), pourra y avoir deux génotypes traduits par les formules *A. sativa* × *sterilis* et *A. sativa* × (*sativa* × *sterilis*) le premier pouvant se présenter constant et stabilisé, le second devant être toujours instable.

Cependant, envisageant maintenant les trois espèces *A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray, *A. sterilis* L. s. str. var. *setosissima* Malz. et *A. sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz., nous leur attribuerions les constitutions génétiques suivantes (fig. 8):

|                                 |                               |                               |  |
|---------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|--|
| C <sub>1</sub> D <sub>1</sub>   | C <sub>2</sub> D <sub>2</sub> | C <sub>3</sub> D <sub>3</sub> | <i>A. fatua</i> var. <i>pilosissima</i><br>(nombre gamétique)    |
| 0 0                             | 0 0                           | 0 0                           |  |
| C' <sub>1</sub> D' <sub>1</sub> | c <sub>2</sub> d <sub>2</sub> | c <sub>3</sub> d <sub>3</sub> | <i>A. sativa</i> var. <i>subuniflora</i><br>(nombre gamétique)   |
| 0 0                             | 0 0                           | 0 0                           |  |
| [1 D <sub>1</sub>               | c <sub>2</sub> d <sub>2</sub> | c <sub>3</sub> d <sub>3</sub> | <i>A. sterilis</i> var. <i>setosissima</i><br>(nombre gamétique) |
| 0 0                             | 0 0                           | 0 0                           |  |

Fig. 8

Ces constitutions s'accordent dans l'hypothèse présentée avec la stabilisation des hybrides dans les trois combinaisons possibles: *A. fatua* var. *pilosissima* × *sativa* var. *subuniflora*, *A. fatua* var. *pilosissima* × *sterilis* var. *setosissima*, *A. sativa* var. *subuniflora* × *sterilis* var. *setosissima*, ainsi qu'on peut le vérifier par les procédés que nous avons exposés plus haut.

En effet cette stabilisation, j'ai pu la reconnaître sans doute dans le troisième croisement *A. sativa* var. *subuniflora*  $\times$  *sterilis* var. *setosissima*; je l'ai déduite pour le deuxième et pour le premier en admettant que *A. Ludoviciana* Dur. = *A. fatua* var. *pilosissima*  $\times$  *sterilis* var. *setosissima* et *A. sativa* L. s. str. var. *transiens* (Hausk.) = *A. fatua* var. *pilosissima*  $\times$  *sativa* var. *subuniflora* (Taborda de Morais, 1936, p. 65 et 68).

Si le trihybride *A. fatua*  $\times$  (*sativa*  $\times$  *sterilis*) Tab. Mor. survient sa constitution sera (fig. 9):

$$\begin{array}{l}
 A. fatua \times (sativa \times \\
 \times sterilis)
 \end{array}
 \left\{
 \begin{array}{lll}
 \begin{array}{c} C_1 D_1 \\ 0 \ 0 \end{array} & \begin{array}{c} C_2 D_2 \\ 0 \ 0 \end{array} & \begin{array}{c} C_3 D_3 \\ 0 \ 0 \end{array} & A. fatua \text{ L. s. str.} \\
 & & & \text{(nombre gamétique)} \\
 \begin{array}{c} C_1 D_1 \\ 0 \ 0 \end{array} & \begin{array}{c} C_2 D_2 \\ 0 \ 0 \end{array} & \begin{array}{c} C_3 D_3 \\ 0 \ 0 \end{array} & A. sativa \times sterilis \\
 & & & \text{(nombre gamétique)}
 \end{array}
 \right.$$

Fig. 9

Et de même ici, comme plus haut, ce trihybride ne devrait pas se maintenir constant. Les expériences futures nous diront comme il se comporte.

Comme pour le cas de *A. fatua* L. subsp. *sativa* (L.) Thell. var. *subpilosa* Thell. il y aura aussi dans *A. fatua* L. var. *transiens* Hausk. (voir mon travail 1936, p. 68) deux génotypes: *A. fatua*  $\times$  *sativa* Asch. et Graeb. (stabilisé, je l'ai vu) et *A. fatua*  $\times$  (*sativa*  $\times$  *sterilis*) Tab. Mor.

## DISCUSSION

Les phénomènes de la génétique des Avoines que nous venons d'étudier ont une importance pratique: ils montrent la facilité de l'hybridation dans ces espèces et l'obtention, dans le cours des générations, d'hybrides stabilisés, se comportant comme de vraies variétés. L'agriculture devra les tenir en considération.

Mais en outre ils présentent un intérêt théorique à un double point de vue dans le champ de la phylogénèse en général, et dans celui de l'apparition de formes que les généticiens ont appelées Fatuoïdes, abondamment étudiées, et les Steriloïdes dont on trouve de très courtes mentions chez quelques auteurs. Nous allons en premier lieu établir un rapprochement entre les formes pour ensuite en tirer des conclusions que nous pensons être intéressantes aux deux points de vue énoncés.

En premier lieu: on admet généralement l'évolution de

*A. fatua* L. s. str. vers *A. sativa* L.,  
*A. sterilis* L. s. str. vers *A. byzantina* Koch,  
*A. barbata* Pot. vers *A. strigosa* Schreb s. str.

en suivant trois chemins parallèles.

Prenons à Trabut, 1910, les suites suivantes de formes:

*A. sterilis* tipo → *A. Ludoviciana* →  
*A. sterilis micrantha* → *A. segetalis* Bian.

*A. sterilis* var.  $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\gamma$  → *A. algeriensis* Trab.

*A. fatua* tipo → *A. fatua glabrescens* Cosson →  
*A. fatua subuniflora* Trab. → *A. sativa*.

Trabut dit, 1910, p. 159:

«On peut interpréter ces faits de deux manières: ou bien considérer les intermédiaires comme des hybrides fixés ou bien voir dans cette série d'intermédiaires, des mutations dont les plus utilisables ont été conservées et multipliées par l'homme. Cette deuxième hypothèse explique l'origine de nos races cultivées, l'autre laisse toute incertitude à ce sujet. Bien que très hybrideur et chercheur d'hybrides, je ne crois pas que cette double série de formes allant d'une part de l'*Av. sterilis* à l'Avoine algérienne, de l'autre de l'*Av. fatua* à l'Avoine cultivée ordinaire, ne soit

composée que de formes hybrides, la culture de ces formes intermédiaires m'a permis de constater la fixité de leurs caractères, elles ne sont pas rares et se présentent dans les mêmes conditions que toutes les espèces élémentaires, il suffit de les chercher pour les trouver».

La citation est un peu longue mais elle est utile non seulement parce qu'elle est d'un spécialiste très distingué dans ces études mais encore pour éclairer suffisamment le changement que le problème doit subir.

Des deux hypothèses possibles, Trabut, invoquant des raisons d'herméneutique, a choisi celle de l'évolution où chaque espèce culturelle a, par origine, une espèce sauvage, et a abandonné celle de l'hybridation surtout, semble-t-il, à cause de la fixité, apparaissant dans la culture, des caractères morphologiques des dites « espèces élémentaires » suivant la nomenclature de l'auteur.

Cependant, après les vastes études déjà accomplies dans la génétique des Avoines, le problème ne peut pas être aujourd'hui considéré avec cette simplicité, ni supposé résolu de cette manière là.

Voyons ce que nos connaissances actuelles nous permettent de déduire.

Pour cela, nous aidant des données de la floristique et de ceux de la génétique, nous allons compléter, du point de vue morphologique, les séries de Trabut et en établir d'autres avec le même criterium en présentant le Tableau V.

Avec nos connaissances actuelles sur la possibilité de l'évolution par mutation factorielle, je ne trouve rien qui nous montre plus probable l'évolution à travers la suite de formes de la lignée I que celles de la lignée II, pour arriver au résultat final de la production d'*A. sativa* L. ou de *A. bizantina* Koch; c'est à dire que l'on peut concevoir la formation d'*A. sativa* L. tant en partant d'*A. fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray par des mutations dans le « complexe » *fatua* et dans le facteur de pubescence des glumelles, qu'en partant d'*A. sterilis* L. s. str. var. *setosissima* Malz. par des mutations semblables, et de même pour *A. byzantina* Koch. Et si nous prenons en considération d'autres caractères, tel la longueur des épillets et

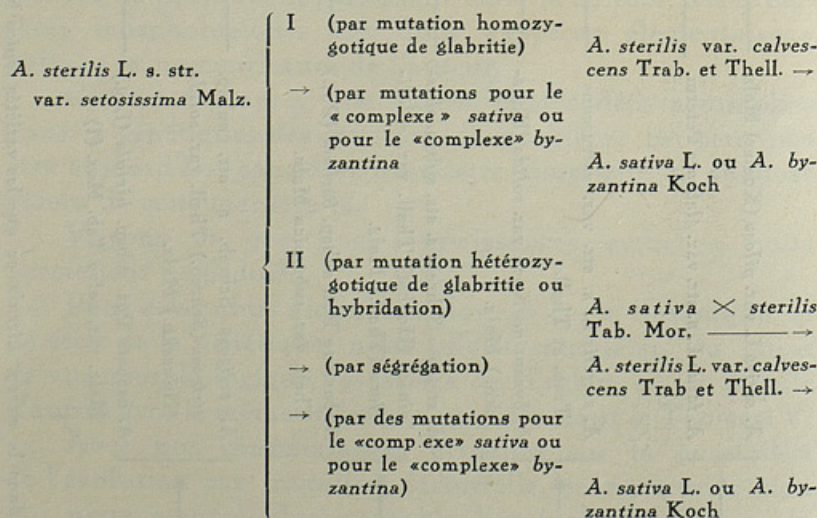
TABLEAU V

|     |  | Variétés à glumelles glabres   |   |
|-----|--|--|---|
|     |  | ↓  |   |
| I   | <i>A. fatua</i> L. s. str. var. <i>pilosissima</i> S. F. Gray.                               | <i>A. sativa</i> L. var. <i>pilosa</i> (Koeler) Malz.  | → <i>A. sativa</i> L.   |
|     |  | <i>A. fatua</i> L. s. str. var. <i>glabrata</i> Peterm.  | → {<br>→ <i>A. sativa</i> L.<br>→ <i>A. byzantina</i> Koch                    |
| II  | <i>A. sterilis</i> L. s. str. var. <i>setosissima</i> Malz.                                  | <i>A. sterilis</i> L. s. str. var. <i>calvescens</i> Trab. et Thell.   | → {<br>→ <i>A. byzantina</i> Koch<br>→ <i>A. sativa</i> L.                    |
|     |  | <i>A. byzantina</i> Koch var. <i>solida</i> (Hauskn.) Malz.  | → <i>A. byzantina</i> Koch  |
| III | <i>A. barbata</i> Pot. subsp. <i>barbata</i> (Pot.) Thell. var. <i>typica</i> Malz.          | <i>A. strigosa</i> Schreb. s. str. subsp. <i>abyssinica</i> (Hochst) Thell. var. <i>solidiflora</i> (Thell.) Malz. | → <i>A. strigosa</i> Schreb. s. str. subsp. <i>abyssinica</i> (Hochst) Thell. |
|     |  | <i>A. barbata</i> Pot. subsp. <i>barbata</i> (Pot.) Thell. var. <i>subtypica</i> Malz.                             | → <i>A. strigosa</i> Schreb. s. str. subsp. <i>abyssinica</i> (Hochst) Thell. |
| IV  | <i>A. barbata</i> Pot. subsp. <i>hirtula</i> (Lag.) Malz. var. <i>Malzevii</i> Tab. Mor. (1) | <i>A. strigosa</i> Schreb. s. str. subsp. <i>strigosa</i> (Schreb.) Thell. var. <i>solida</i> (Hauskn.) Malz.      | → <i>A. strigosa</i> Schreb. s. str. subsp. <i>strigosa</i> (Schreb.) Thell.  |
|     |  | <i>A. barbata</i> Pot. subsp. <i>hirtula</i> (Lag.) Malz. var. <i>calva</i> Tab. Mor. (1)                          | → <i>A. strigosa</i> Schreb. s. str. subsp. <i>strigosa</i> (Schreb.) Thell.  |

(1) Variétés inédites qui sont dans la subsp. *hirtula* ce que les variétés *typica* Malz. et *subtypica* Malz. sont dans la subsp. *barbata* (Pot.).

même celui de la couleur, nous pensons qu'il y a plus de probabilités en faveur de l'évolution en partant d'*A. sterilis* L. s. str. var. *setosissima* Malz. qu'en partant d'*A. fatua*, tant dans la dérivation d'*A. sativa* L. que dans celle d'*A. byzantina* Koch, parce que seule *A. sterilis* L. s. str. présente des épillets aussi grands que ceux qu'on trouve soit chez *A. sativa* L., soit chez *A. byzantina* Koch. Ou bien si l'on considère la variabilité de la longueur et de la couleur chez *A. sativa* L. celle-ci pourrait avoir trouvé son origine aussi dans les produits de l'hybridation d'*A. fatua* L. s. str. avec *A. sterilis* L. s. str. (*A. Ludoviciana* Dur.).

Schématiquement :



Et de même on peut concevoir les espèces poligéniques. Il est exact qu'en regard de ces phénotypes auxquels nous pouvons faire correspondre des constitutions génotypiques diversifiées par mutation ou par croisement sexuel, on trouve des phénotypes semblable qui correspondent à des anomalies dans le comportement des chromosomes pendant la méiose.

Particulièrement, en ce qui concerne les phénotypes qui ont constitué la matière principale de cette étude —

ceux de l'hybridation d'*A. sativa* L. avec *A. sterilis* L. s. str.— nous avons vérifié qu'ils peuvent correspondre aussi (en dehors de la condition hexaploïde de  $6n=42$  commune aux quatre espèces et à leurs variétés, *A. sativa* L., *A. sterilis* L. s. str., *A. fatua* L. s. str., *A. byzantina* Koch) aux cariotypes suivants (Nishiyama, 1933):

*A. sativa* L., 41 chromosomes (40 + C sat)

*A. sterilis* L. s. str., 41 chromosomes (40 + C st)

*A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell. ou

*A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell., 40 chromosomes.

Cependant, si la connaissance de ces faits nous éclaire le chemin possible de l'évolution, son importance évolutive sera nulle ou très faible parce que dans les deux premiers cas on a affaire à des formes déséquilibrées et dans le troisième cas parce que, bien que numériquement équilibré, avec la perte du chromosome C ont disparu le ou les gènes qui y résident et qui président à l'appariement méiotique qui, de ce fait, devient très irrégulier ou presque nul, les plaques équatoriales ne montrant généralement que des univalents; les trois processus conduisent à des formes instables.

Et au fond, tous ces cas ne seront-ils pas une conséquence du défaut d'appariement du chromosome C dans les méioses des hybrides?

Envisageons le problème sous un autre aspect. Dans les espèces *A. sativa* L., *A. byzantina* Koch, *A. sterilis* L. s. str., *A. fatua* L. s. str. s'est constituée une série polyallélique (ou trois séries polyalléliques) du « complexe » facticiel qui conditionne l'organisation de l'épillet et qui, au point de vue de la dominance, se dispose de la manière suivante:

$$C \text{ sat} > C \text{ byz} > C \text{ ste} > C \text{ fat}$$

C'est à dire que si, dans ces espèces, les mutations successives se sont produites des dominants pour les récessifs, comme chez *Drosophila melanogaster* dans la série allélique de la couleur des yeux, nous devrions dire que la dérivation de ces espèces se serait fait dans le sens suivant:

$$A. \text{ sativa} \rightarrow A. \text{ byzantina} \rightarrow A. \text{ sterilis} \rightarrow A. \text{ fatua}$$



D'autre part, les travaux de Nishyama, 1933, ont montré que des facteurs conditionnant l'organisation de l'épillet n'existent pas seulement dans le chromosome C mais aussi que dans le caryotype tetraploïde de l'*A. arbata* Pot. et probablement dans autres polyploïdes, dis-je, un caryotype diploïde existe qui a, me semble-t-il, le génotype des Avoines de ce groupe.

Mais encore dans ce dernier groupe des Avoines diploïdes trouve-t-on des différences semblables dans l'organisation de l'épillet:

Hexaploïdes: *A. sativa* L.—*A. byzantina* Koch—*A. sterilis* L. s. str.—*A. fatua* L. s. str.

↓

↓

↓

Diploïdes: *A. strigosa* Schreb. s. str.— —*A. ventricosa* Bal.—*A. longiglumis* Dur.

Et aussi chez les tetraploïdes:

Hexaploïdes: *A. sativa* L.—*A. byzantina* Koch—*A. sterilis* L. s. str.—*A. fatua* L. s. str.

↓

↓

Tetraploïdes: *A. abyssinica* Hochst— — *A. barbata* Pot.

Alors on peut émettre les hypothèses suivantes, toutes d'égale valeur:

Ou bien les mutations factorielles du chromosome C sont apparues dans l'état diploïde, et des polyploïdes additionnels, indépendants les uns des autres, survenus par hybridation ou par quelque autre des processus connus, ont engendré des espèces hexaploïdes de telle forme qu'elles ont seulement entre elles la parenté lointaine de la condition diploïde, ou bien deux séries orthogénétiques ont coexisté et réalisé dans les divers groupes des variations semblables.

Voyons maintenant le sujet de l'origine des Fatuoïdes et des Steriloïdes.

Sur ces derniers (*A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell.) on a peu écrit peut être parce que les auteurs qui se sont le plus adonnés à l'étude de ces problèmes sont les Américains et ceux de l'Europe septentrionale, pays où l'on ne trouve pas *Avena sterilis* L. s. str., espèce circumméditerranéenne.

Mais le problème des Fatuoïdes (*A. fatua* L. s. str.

var. *glabrata* Peterm.) qui est avec certitude parfaitement parallèle au premier, a été très largement discuté de telle manière que les explications concernant l'un sont applicables à l'autre, et que les phénotypes et les génotypes qui se trouvent dans le deuxième comme intermédiaires entre *A. fatua* L. s. str. et *A. sativa* L. ont leur équivalents, dans le premier, entre *A. sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell. et la même *A. sativa* L.

Ainsi il ne sera peut-être pas inutile d'examiner le problème des Steriloïdes et d'appliquer les conclusions à l'autre, au moins d'une manière générale.

Outre l'origine hybride reconnue par l'expérience et par l'observation pour les phénotypes décrits p. 254 on peut lui en attribuer d'autres qui sans doute devront survenir dans la nature.

L'hybridation entre *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. et *A. sativa* L. devra donner un produit génotypiquement hétérozygotique, phénotypiquement semblable à *A. sativa* L., de la quelle n'est pas possible pratiquement de distinguer par un examen morphologique, puisque le « complexe » *sativa* est dominant sur le « complexe » *sterilis*.

Ainsi de la prétendue *A. sativa* L., hétérozygotique, on peut obtenir, dans une des générations plus ou moins éloignées de celle où s'est produite d'hybridation, une ségrégation vers la vraie *A. sativa* L., homozygotique, et *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. homozygotique aussi; c'est à dire que du phénotype d'*A. sativa* L. on voit apparaître brusquement sans passage par le type intermédiaire, une *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell., c'est à dire une Steriloïde

Dans ces conditions l'existence de l'hybridation explique non seulement l'apparition des formes intermédiaires, ainsi que la possibilité de son occurrence, par hasard, dans les prétendues lignées pures d'*Avena sativa* L. ou, semblablement, d'*A. byzantina* Koch.

Le phénomène inexplicable par l'hybridation serait celui de l'apparition d'*A. sativa* L. dans une lignée d'*A. ste-*

*rilis* L. s. str. garantie de la fécondation croisée par la protection des panicules pendant l'anthèse.

Je ne sache pas qu'il se soit montré.

Alors la conduite factorielle, soit du «complexe» *sativa*, soit du «complexe» *fatua*, soit du facteur conditionnant la pubescence ou la glabritie, est parfaitement semblable dans les deux hybrides *A. sativa* × *sterilis* Tab. Mor. et *A. fatua* × *sativa* Asch. et Graeb.

Par conséquent tout ce que nous avons dit des relations entre *A. sativa* L. et *A. sterilis* L. s. str. s'applique à *A. sativa* L. et à *A. fatua* L. s. str.

#### CONCLUSIONS ET RÉSUMÉ

Nous pouvons conclure :

Les hybrides *Avena sativa* × *sterilis* et *Avena fatua* × (*sativa* × *sterilis*) apparaissent naturellement et spontanément.

Les uns et les autres sont phénotypiquement presque semblables à *A. sativa* L., mais s'en distinguent, surtout et presque toujours, par la légère pubescence de la glumelle inférieure de la première fleur des épillets, et le deuxième par la couleur noire des glumelles.

Les hybrides ont subi la ségrégation mendélienne, mais après la génération F<sub>1</sub>, le premier, dans les expériences de l'auteur, s'est stabilisé conservant son phénotype dans les générations suivantes, comme si on avait affaire à des homozygotes.

Quelle est l'étendue de cette stabilisation ? Est-elle totale ou presque totale ? Quelques ségrégations, quoique dans un pourcentage différente de celle qui est attendue, continuent-elles à apparaître dans les générations successives ? Nous n'en sommes pas certains.

Dans les Avoines, on ne peut considérer avec quelque probabilité comme lignées pures que celles qui ont été suffisamment défendues de toute fécondation croisée par la protection des fleurs à l'anthèse, pendant plusieurs générations successives.

Hors ces conditions-là, l'hybridation peut survenir et après elle la ségrégation ferait apparaître des phénotypes intermédiaires entre ceux des parents, où se ressemblant à un d'eux.

Les Fatuoïdes et les Steriloïdes des généticiens, à part quelques cas sporadiques d'origine chromosomique, doivent certainement leur origine à ce procédé-là.

L'hybride *A. sativa* × *sterilis* var. *calvescens*, phénotypiquement semblable à *A. sativa* L., peut, par ségrégation, simuler des mutations d'*A. sativa* L. en produisant à nouveau *A. sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. (une Steriloïde); de même l'hybridation d'*A. fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. (Fatuoïde) par *A. sativa* L. doit produire un phénomène semblable d'apparition d'*A. fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. directement d'*A. sativa* L.

En généralisant, on peut, même au delà de ce que l'expérimentation a démontré, appliquer ces raisonnements à l'hybridation d'*A. sterilis* L. s. str. ou d'*A. fatua* L. s. str. avec *A. byzantina* Koch en vérifiant que les lignées phylogénétiques entre les deux espèces *A. fatua*, *A. sterilis* et les deux autres *A. sativa*, *A. byzantina* peuvent être, avec d'égales probabilités, très différentes, à travers l'hybridation, la mutation et les variations chromosomiques.

## BIBLIOGRAPHIE

- AASE, HANNAH C., 1935 — Cytology of cereals. *The Botanical Review*, 1 (12), 467.
- COFFMAN, F. A. and TAYLOR J. W., 1936 — Widespread occurrence and origin of Fatuoids in Fulghum oats. *Journal Agricultural Research*, 52 (2), 123.
- CRÉPIN, CH., 1920-1921 — Sur un hybride naturel entre *Avena fatua* et *Avena sativa* à glumelles jaunes. *Ann. École Nat. agr. Grignon*, t. VII.
- 1935 — Note sur l'*Avena*. *Comptes Rendus Hebdomadaires des séances de l'Académie d'Agriculture de France*, 36, 974-978.
- 1928 — Les Fausses Folles Avoines; Mutations ou Hybrides? *Supplementband I der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*.
- DARLINGTON, C. D., 1937 — Recent advances in Cytology.
- FLORELL, VICTOR H., 1932 — Inheritance of type of floret separation and other characters in interspecific crosses in oats. Reprinted from *Jour. Agricult. Research*, 43 (4), 365-386.

- FRASER, A. C., 1919 — The inheritance of the weak awn in certain *Avena* crosses and its relation to other characters of the oat grain. *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta., Mem.* 23.
- GARBER, R. J. and QUISENBERRY, K. S., 1927—Natural Crossing in Oats at Morgantown, West Virginia. *Jour. American Society of Agronomy*, 19 (2), 191.
- HARRINGTON, J. B., 1932 Natural Crossing in Wheat, Oats and Barley at Saskatoon, Saskatchewan. *Science Agriculture*, XII (8), 470.
- HAYES, HERBERT KENDALL and GARBER, RALPH JOHN, 1927—Breeding crop plants. 2d edit.
- HOOVER, M. M. and SNYDER, M. H., 1932 — Natural crossing in Oats at Morgantown, West Virginia. *Jour. American Society of Agronomy*, 24 (10), 784.
- HUSKINS, C. LEONARD, 1927 — On the Genetics and Cytology of Fatuoid or false Wild Oats. *Journ. of Genetics*, XVIII, 315.
- MALZEV, 1930 — Wild and Cultivated Oats Sectio *Euavena* Griseb. Suppl. 38th of the *Bull. of applied Botany of Genetics and plant breeding*, Leningrado.
- MATSUURA, HAJIME, 1931 — Genic analysis in *Avena*. A Monograph. *Jour. of the Faculty of Science Hokkaido Imperial University*, ser. V, I (2), 27.
- MÜNTZING, A., 1936 — The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas*, XXI (2,3), 263.
- NISHYAMA, ICHIZO, 1933 — The genetics and cytology of certain cereals V. On the occurrence of an unexpected diploid in the progeny of pentaploid *Avena* hybrids. *Cytologia*, 5 (1), 146.
- 1935—The genetics and cytology of certain cereals VII. Genetical significance of the C. chromosome in hexaploid *Avena* species. *Jap. Journ. Bot.*, 7, 453.
- 1936—Cytogenetical studies in *Avena*. I. Chromosome association in hybrids between *Avena barbata* Pott. and autotetraploids of *A. sativa* Schreb. *Cytologia*, 7, (1-2), 276.
- PHILP, JAMES, 1933—The genetics and cytology of some interspecific hybrids of *Avena*. *Journ. of Genetics*, XVII, 133.
- RAMANUJAN, S., 1937—Cytogenetical Studies in the Oryzae II. Cytological behaviour of an Autotriploid in rice (*Oryza sativa*). *Jour. Genetics*, 35 (2), 210.
- STANTON, T. R. and COFFMAN, F. A., 1924 — Natural Crossing in Oats at Akron, Colorado. *Jour. American Society of Agronomy*, 16 (10), 646.
- T. R., COFFMAN, F. A. and WIEBE, G. A., 1926 — Fatuoid or false wild formes in Fulghum and other oat varieties. *Jour. of Hereditas*, XVII (5), 153; (6), 213.
- TABORDA DE MORAIS, ARTUR, 1936 — Estudos nas Aveias I. As Aveias portuguesas da secção *Euavena* Griseb. *Bol. Soc. Brot.*, XI-II ser., 49.
- THELLUNG, A., 1928 — Die Übergangsformen vom Wildhafertypus (*Avenae agrestes*) zum Saathafertypus (*Avenae sativae*). *Rec. trav. bot. néerlandais*, XXV A, 416.
- TRABUT, 1910 — Contribution à l'étude de l'origine des Avoines cultivées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, N.º 10.

## PLANCHE

*Correction* — Il y a quelques erreurs d'orthographe qu'il ne vaut la peine d'en parler.

Cependant dans la page 254 on doit lire:

linhe 9 *six* par *si*

linhe 23 *Malz.* par *Theil.*

## PLANCHE I

Phénotypes survenus dans l'hybridation d'*Avena sativa* L.  
var. *subuniflora* (Trab.) Malz. avec *Avena sterilis* L. s. str.  
var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell.

En haut:

les parents (putatif celui de la droite).

Au milieu (F<sub>1</sub>):

*Avena sativa* × *sterilis* Tab. Mor. survenue en 1931-  
-932, en partant d'*Avena sativa* L. var. *subuni-  
flora* (Trab.) Malz.

En bas (F<sub>2</sub>), de la gauche à la droite:

*Avena sterilis* L. s. str. var. *scabriuscula* (Perez-  
-Lara) Thell.,

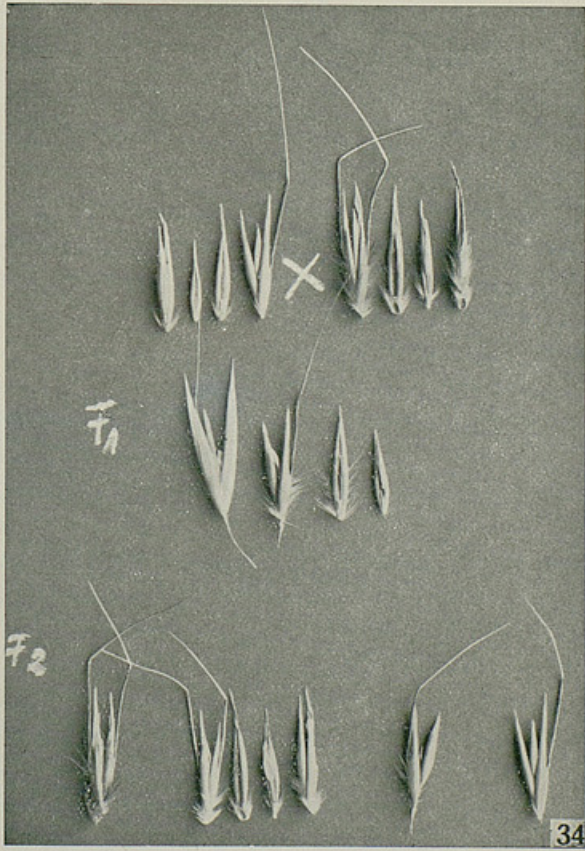
*Avena sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell.,

*Avena sativa* × *sterilis* Tab. Mor.,

*Avena sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Malz.,

tous les phénotypes survenus par ségrégation en  
1932-933 (voir Tableau IV, p. 266).

(Fotographie de l'auteur)







## BRÈVE DISCUSSION SUR LA GÉNÉTIQUE DES AVOINES

par

A. TABORDA DE MORAIS

Reçu le 31 Décembre 1937

**M.** L. Alabouvette et M.<sup>me</sup> R. Friedberg, 1936, p. 1-21, ont publié une étude sur l'origine des Avoines, ordinairement appelées Fatuoïdes par les généticiens. Dans cette étude, ils ont prétendu démontrer cette origine par mutation factorielle gamétique, considérant comme inacceptables les hypothèses possibles d'hybridation et de mutation chromosomique. Nous entendons faire des réserves essentielles à cet égard.

Mais résumons, d'abord, les faits présentés par les auteurs :

Chez diverses variétés culturales d'*Avena sativa* L. ils ont obtenu, subitement, dans les pépinières d'avoines de la Station d'Amélioration des Plantes des Versailles, des plantes se présentant, quant aux caractères des épillets, comme des Fatuoïdes homozygotiques (*Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm.; voir Taborda Morais, 1936, p. 57 Est. V fig. 25, Est. VI fig. 28). Parmi ces *Avenae fatuae* L. var. *glabrata* Peterm., certaines sont apparues dans des lignées de cultures pédiées depuis 1912; ces lignées proviennent d'un croisement (*Ligowo* × *Brie*) 141 × *Trifolium* effectué cette année-là et depuis lors, jusqu'en 1929, « une sélection continue dans la descendance avait permis de conserver la lignée la plus intéressante », (p. 13) et bien qu'elle parût déjà « homogène et stable » (p. 8) les auteurs ont prélevé, dans une lignée de 1929, 70 panicules qui examinées, « n'ont révélé aucune différence. Certaines panicules portant plus de 60 grains, il a pu être ensemencé, au printemps 1930, 128 lignes dont chacune ne renfermait que des grains issus d'une même panicule », (p. 8).

Dans une de ces lignées, et chez une seule plante, est apparue *Avena fatua* L. s. str. *glabrata* Peterm. qui, depuis, s'est montrée complètement stabilisée de même que les autres plantes de la même lignée.

Les auteurs supposent démontrée la stabilité de la lignée où *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. est apparue, la variété XXI<sub>2</sub>, par (p. 15):

1° La « similitude entre la plante fatuoïde et la variété XXI<sub>2</sub> pour tous les caractères, sauf la pilosité, l'articulation et les arêtes du grain, non seulement l'année de l'apparition, mais au cours des générations suivantes »;

2° La « constance du type fatuoïde sans aucune disjonction »;

3° La « constance du type *sativa* avec tous les caractères de la variété chez les autres plantes de la même lignée ».

Cependant ils admettent aussi (p. 14) qu'« un croisement naturel a pu avoir lieu dans les champs de Noisy-le-Roy » (ceux de la Station) où *Avena fatua* L. (var. *pilosissima* S. F. Gray ajoutons nous après examen de leur fig. 1) n'est pas rare. La reprise continue des lignés dans le but d'obtenir une bonne variété culturale devait éliminer de tels hybrides naturels. Si le croisement avait eu lieu seulement en 1929, année précédant l'apparition, le grain F<sub>1</sub> aurait donné en 1930, non pas une fatuoïde homozytique ressemblant en tout point à la variété XXI<sub>2</sub>, mais une plante ayant une forme intermédiaire pour tous les caractères distinguant une *A. fatua* de la variété XXI<sub>2</sub>.

Supposant tout de même qu'un croisement naturel ait eu lieu dans les années précédant l'apparition de la forme fatuoïde, il nous faut réfuter un autre argument de *Tschermak* qui croit à l'apparition possible de grains *fatua* à partir de grains *sativa*, par disjonction bifactorielle du croisement  $A. fatua \times A. sativa$ .

Tout considéré les auteurs croient que c'est (p. 16) « un changement brusque survenu en 1929 dans un seule fleur de la panicule qui, semée en 1930, a donné un type aberrant. Cette variation brusque aurait intéressé les 2 gamètes

mâle et femelle, sinon il y aurait eu production d'une fatuoïde hétérozygote qui se serait disjointe par la suite». Les fatuoïdes obtenues ont montré 42 chromosomes.

Voyons quelles sont les dernières conséquences de l'hypothèse de la mutation.

Les caractères différentiels, dans l'épillet, chez *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. par rapport à *Avena sativa* L., sont les suivants:

- a<sub>f</sub>) arêtes à toutes les fleurs
- b<sub>f</sub>) toutes les fleurs articulées
- c<sub>f</sub>) une pubescence particulière sur les rachéoles et à la base des épillets.

Cette avoine est une variété sauvage que l'on rencontre çà et là avec *Avena fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray, parfaitement stabilisée.

Cet ensemble de caractères a<sub>f</sub>), b<sub>f</sub>), c<sub>f</sub>) est récessif par rapport aux caractères correspondants d'*Avena sativa* L.:

- a<sub>s</sub>) une seule arête dans la fleur inférieure
- b<sub>s</sub>) articulation rudimentaire dans les deux premières fleurs,
- c<sub>s</sub>) pubescence seulement à la base de l'épillet, ou totalement glabre.

L'hypothèse de la mutation suppose le fait suivant:

Comme les études de Faser, 1919 (citation de Hayes et Garber, 1927, p. 189), l'ont montré par «*crossing-over*», les caractères

- a) condition des arêtes
- b) articulation de l'épillet
- c) pubescence du callus,

sont tous sous la dépendance de trois facteurs distincts, bien que situés sur le même chromosome, ce qui fait que les hybrides se conduisent à cet égard comme des monohybrides.

Si nous admettons la mutation à l'origine des Fatuoïdes homozygotiques, nous devons admettre nécessairement

que ce ne sont pas deux mutations parallèles qui se produisent, mais bien six mutations parallèles deux à deux !

Du point de vue théorique une semblable simultanéité, est très improbable, non seulement par le nombre, mais encore par la généralisation du phénomène, puisque les Fatuoïdes se trouvent partout, sous tous les climats, ainsi que les Steriloïdes où le problème est sans doute identique.

Il faudrait que, régulièrement, dans le temps et dans l'espace, trois facteurs dans chacun des gamètes qui vont se conjuguer, subissent des mutations parallèles. D'après ce que nous savons de la génétique, cette hypothèse nous semble antiscientifique.

Nous devons maintenant discuter l'hypothèse de l'hybridation.

Il nous faut montrer, pour que cette explication soit vraisemblable,

1° que la fécondation croisée est généralisée dans les Avoines;

2° qu'une Avoine que, phénotypiquement on doit classer comme étant une *Avena sativa* peut, simplement par le jeu de la dissociation factorielle, donner immédiatement des Fatuoïdes (ou des Steriloïdes);

3° que les lignées les plus soignées peuvent être encore hétérozygotiques.

Que l'hybridation naturelle soit un phénomène général dans les Avoines à été démontré par les résultats de plusieurs investigations: Rimpau (1883) et Jamieson (1897-99) [citation de Stanton and Coffman, 1924], Heribert-Nilsson (1920), Stanton and Coffman (1924), Griffée and Hayes (1925) [citation de Harrington, 1932], Garber and Quisenberry (1927), Garber and Hoover (1929), Coffman and Wiebe (1930) [citation de Harrington 1932], Harrington (1932), Hoover and Snyder (1932), Coffman and Taylor (1936), et les auteurs dont nous discutons les conclusions écrivent (p. 6): «Les croisements naturels entre ces types sauvages et les avoines cultivées sont si fréquents que dans certaines régions, on croit à la dégénérescence de l'avoine cultivée et à son retour progressif au type sauvage».

La seconde proposition, on la démontrera de la manière suivante:

Il a été reconnu expérimentalement (Florell, 1932) et par l'observation (Taborda de Morais, 1937) que, au cours de l'hybridation d'*Avena sativa* L. et d'*Avena fatua* L. s. str., chez cette dernière, les facteurs:

- a<sub>f</sub>) conditionnant la production des arêtes,
- b<sub>f</sub>) conditionnant l'articulation des fleurs,
- c<sub>f</sub>) conditionnant la pubescence du callus et de la rachéole,

sont tous récessifs des allèles d'*Avena sativa* L. et demeurant dans le même chromosome, se conduisent comme un seul facteur.

C'est ainsi que par l'hybridation d'*Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. avec *Avena sativa* L. on doit obtenir un produit qui n'est pas, phénotypiquement, possible de distinguer d'*Avena sativa* L. Et cependant cette *Avena sativa* L. se conduira comme un hybride ségrégeant des *Avenae sativae*, les unes homozygotiques, les autres hétérozygotiques, et des *Avenae fatuae* L. s. str. var. *glabrata* Peterm., qui sont notre Fatuoïde homozygotique!

Les auteurs en discussion l'ont fait avec d'autres et, on peut s'en rendre compte dans leur même planche III, les résultats sont ceux prévus: les hétérozygotiques (les deux figures du centre au bas de la planche et celle du milieu) sont de vraies *Avena sativae* (cf. fig. 2 de leur travail)!

L'erreur des auteurs dans leur raisonnement de la p. 14, que nous avons cité en haut, p. 288, a été de ne considérer que l'hybridation d'*Avena sativa* L. avec *Avena fatua* L. s. str. var. *pilosissima* S. F. Gray et non avec *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm ou var. *vilis* (Wallr.).

Dans le premier cas, on obtient vraiment une forme avec pubescence intermédiaire, caractérisée par l'existence de cette pubescence seulement à la glumelle inférieure de la première fleur (voir mon travail, 1936, p. 68), mais présentant les autres caractères a), b), c) pratiquement comme chez *Avena sativa* puisqu'ils sont dominants, bien que des auteurs,

Florell (1931) par exemple, aient déjà montré la variabilité de la pubescence de l'hybride.

Moi-même aussi, dans mes cultures, j'ai trouvé dans une même panicule de l'hybride *A. sativa* × *sterilis* en F<sub>2</sub> des épillets avec des poils au callus, à la glumelle inférieure du premier caryopse et une arête bien développée

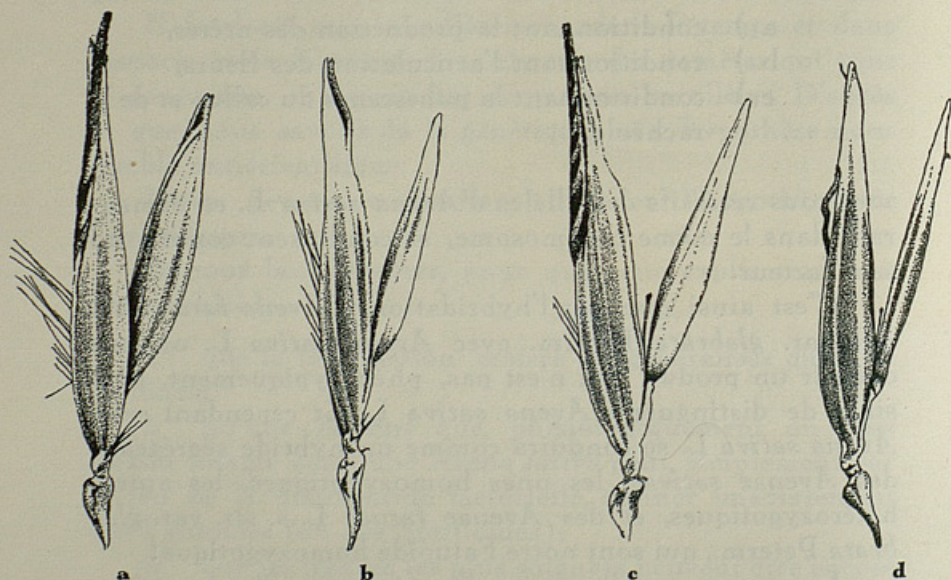


Fig. 1. — *Avena sativa* × *sterilis* Tab. Mor. en F<sub>2</sub>.  
Caryopses d'une même panicule. × 3.

(Dessins sur photographie de l'auteur)

(fig. 1 a); ou quelques poils au callus et à la glumelle inférieure du premier caryopse mais sans arête (fig. 1 b); ou sans poils au callus mais avec de très rares poils à la glumelle inférieure du premier caryopse et avec une arête bien développée (fig. 1 c); ou bien encore sans poils ni au callus ni à la glumelle inférieure du premier caryopse et une arête très irrégulière (fig. 1 d). Je dois dire cependant que dans la glumelle on pouvait voir à la loupe, à 20 diamètres, des marques de poils, sans qu'on pût dire si on avait à faire à des poils qui étaient tombés par suite de la sécheresse, ou à des poils qui ne s'étaient pas bien développés.

Ainsi si l'on admet la possibilité de l'existence de

l'hybride sans manifestations phénotypiques différentes de celles d'*Avena sativa* L., on ne peut pas toujours le reconnaître et quand nous supposons nous trouver en présence d'*Avena sativa* nous avons devant nous *Avena sativa* × *sterilis*. Mais si le croisement se produit entre *Avena sativa* L. et *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm., alors on ne peut pas distinguer l'hybride d'*Avena sativa* L. puisqu'il manque aux deux parents l'unique caractère — la pubescence — qui se montrerait intermédiaire! C'est le cas discuté plus haut et photographié sur la planche III des auteurs en discussion, probablement (en classant par la figure) avec *Avena fatua* L. s. str. var. *vilis* (Wallr.) en substitution de la variété *glabrata* Peterm., ce qui conduit à la même chose.

Et nous avons ainsi démontré le second point de notre réfutation à savoir: qu'il est possible d'obtenir immédiatement des grains *fatua*, en partant de grains *sativa*, comme le voulait Tshermak et que, par conséquent, la pureté de la lignée n'est pas démontrée par l'examen morphologique des grains ensemencés dans l'année qui a précédé celle où les Fatuoïdes se sont montrés.

On peut bien encore opposer à l'hybridation, outre l'examen morphologique, la «constance du type *sativa* avec tous les caractères de la variété chez les autres plantes de la même lignée».

En effet, les auteurs ont semé, au printemps de 1930, 128 lignes, chacune avec des graines provenant d'une seule panicule.

Pour que cette année-là, une plante — la plante B de la ligne 94 — se soit présentée comme *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. (fatuoïde), c'est à dire avec les caractères récessifs, il fallait que la graine qui lui a donné naissance eût été produit en 1929 par une autre plante A, hybride d'*Avena sativa* L. et d'*Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm., dont le croisement se serait produit au cours d'une quelconque génération précédente, et que, morphologiquement, nous le répétons, il est impossible de reconnaître entre les autres *Avenae sativae*.

On aurait pu s'attendre à ce que les autres graines de



la plante semées dans la ligne 94 donnassent en outre quelques *Avena fatuae* L. s. str. var. *glabrata* Peterm. pour cadrer avec la proportion mendélienne de:

- 1 *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm.
- 3 *Avena sativa* L.

C'est là simple question de statistique, qui dépend du nombre de graines semées dans la ligne 94 et que nous ignorons.

Par contre, les graines de quelques-unes des autres plantes de la ligne 94 auraient dû dans les années suivantes, montrer à nouveau la ségrégation des récessifs. Cependant les auteurs assurent (p. 8) que «la descendance de la ligne 94 n'a pas présenté de nouvelles anomalies» et ils nous certifient aussi la stabilisation des descendants de la plante B. La stabilisation de cette dernière, c'est la règle dans l'hybridation; c'est dans les autres qu'on devrait voir apparaître de nouvelles disjonctions. Dans mon travail de 1937, j'ai parlé de la stabilisation des hybrides des avoines avec phénotype de la première génération et donné son explication hypothétique. Il n'est pas difficile de concevoir que cette stabilisation-là n'est pas absolue et que étant données certaines conditions, par le processus que nous avons exposé, il peut se produire une réversion de l'appariement des chromosomes et leur ségrégation accidentelle.

Mais il est encore possible en nous basant sur mon étude de 1937, p. 272, de concevoir que dans l'hybride stabilisé dont y parle, *Avena sativa* × *sterilis* Tab. Mor., la fécondation par *Avena sativa* L. soit l'origine d'un déséquilibre de la garniture chromosomique qui aurait pour conséquence la réapparition d'*Avena sterilis* L. s. str. var. *setosissima* Malz., ou, si c'est le croisement *Avena sativa* × *sterilis* var. *calvescens*, la réapparition d'*Avena sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. (une Steriloïde).

Et si dans ce deuxième cas nous substituons à *Avena sterilis* L. s. str. var. *calvescens* Trab. et Thell. l'*Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm., l'hybride *Avena fatua* var. *glabrata* × *sativa* pourrait par le même mécanisme donner *Avena fatua* L. s. str. var. *glabrata* Peterm., une Fatuoïde.

## RÉSUMÉ

Nous avons discuté l'opinion de M. L. Alabouvette et M.<sup>me</sup> R. Friedberg (1936) sur l'origine mutationnelle des Fatuoïdes avec 42 chromosomes, et comme conclusion de cette critique, émis l'idée que l'hybridation est une explication plus probable de leur apparition.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALABOUVETE, L., et FRIEDBERG, M.<sup>me</sup> R., 1936. Étude de quelques avoines fatuoïdes. *Ann. des Epiphytées et de Phyto-génétique*, **1**, 1-21.
- COFFMAN, F. A. and TAYLOR, J. W., 1936. Widespread occurrence and origin of Fatuoids in Fulghum Oats. *Journ. Agric. Research*, **52** (2), 123-131.
- COFFMAN, F. A. and WIEBE, G. A., 1930. Unusual crossing in oats at Aberdeen, Idaho. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, **22**, 245-250.
- FLORELL, VICTOR H., 1932. Inheritance of type of floret separation and other characters in interspecific crosses oats. Reprinted from *Journ. Agricult. Research*, **43** (4), 365-386.
- FRASER, A. C. 1919. The inheritance of the weak awn in certain *Avena* crosses and its relations to other characters of the oat grain. *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta.*, Mem. 23.
- CARBER, F. A. and HOOVER, M. M., 1929. Natural crossing between oat plants of hybrid origin. *Journ. Agric. Research*, **38**, 647-648.
- GARBER, R. J. and QUISENBERRY, K. S., 1927. Natural Crossing in Oats et Morgantown, West Virginia. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, **19** (2), 191-197.
- GRIFFEE, FRED and HAYES, H. K., 1925. Natural crossing Oats. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, **17**, 545-549.
- HARRINGTON, J. B., 1932. Natural crossing in wheat, oats and barley at Saskatoon, Saskatchewan. *Scientific Agriculture*, **12** (8), 470-483.
- HAYES and GARBER, 1927. *Breeding Crop Plants*, sec. edit.
- HERIBERT-NILSSON, H. N., 1920. Etl. försök med urval inom pedigreesorter av haore. Résumé à *Bot. Abstract*, **5**, 52.
- HOOVER, M. M. and SNYDER, M. H., 1932. Natural Crossing in Oats at Morgantown, West Virginia. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, **24** (10), 784-786.
- JAMIESON, T., 1897-99. Natural cross-fertilization of oats and change of seed. *Proc. Agr. Research Assoc.*, Scotland, 1897, **31**, **50**; 1898, **7**, **31**; 1899, **6**, **19**.
- RIMPAU, W., 1883. Züchtung auf dem Gebiete der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. *Mentzel und v. Lengerke's Landw. Kelender*, **2** (33), 92.
- STANTON, T. R. and COFFMAN, F. A., 1924. Natural Crossing in Oats et Akron, Colorado. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, **16** (10), 646-659.
- TABORDA DE MORAIS, A., 1936. Estudos nas Aveias I. As Aveias portuguesas da Secção *Euavena* Griseb. *Bol. Soc. Brot.* **11**, 49-86.
- 1937. Les hybrides naturels d'*Avena sativa* L. *Bol. Soc. Brot.*, **12**, 253-286.

RESUME

Vous avez décrit l'origine de M. L. A. en 1952. M. R. F. (1953) a fait une étude plus approfondie de l'origine de ce chromosome et nous proposons cette origine, ainsi que l'hybridation en nos expériences. Les principes de leur application.

BIBLIOGRAPHIE

BRIDGES, C. B. (1925) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 10: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1928) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 13: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1931) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 16: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1935) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 20: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1938) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 23: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1941) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 26: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1944) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 29: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1947) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 32: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1950) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 37: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1953) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 42: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1956) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 51: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1959) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 56: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1962) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 61: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1965) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 68: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1968) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 71: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1971) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 74: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1974) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 77: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1977) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 80: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1980) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 83: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1983) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 86: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1986) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 89: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1989) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 92: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1992) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 95: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1995) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 98: 1-16.

BRIDGES, C. B. (1998) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 101: 1-16.

BRIDGES, C. B. (2001) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 104: 1-16.

BRIDGES, C. B. (2004) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 107: 1-16.

BRIDGES, C. B. (2007) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 110: 1-16.

BRIDGES, C. B. (2010) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 113: 1-16.

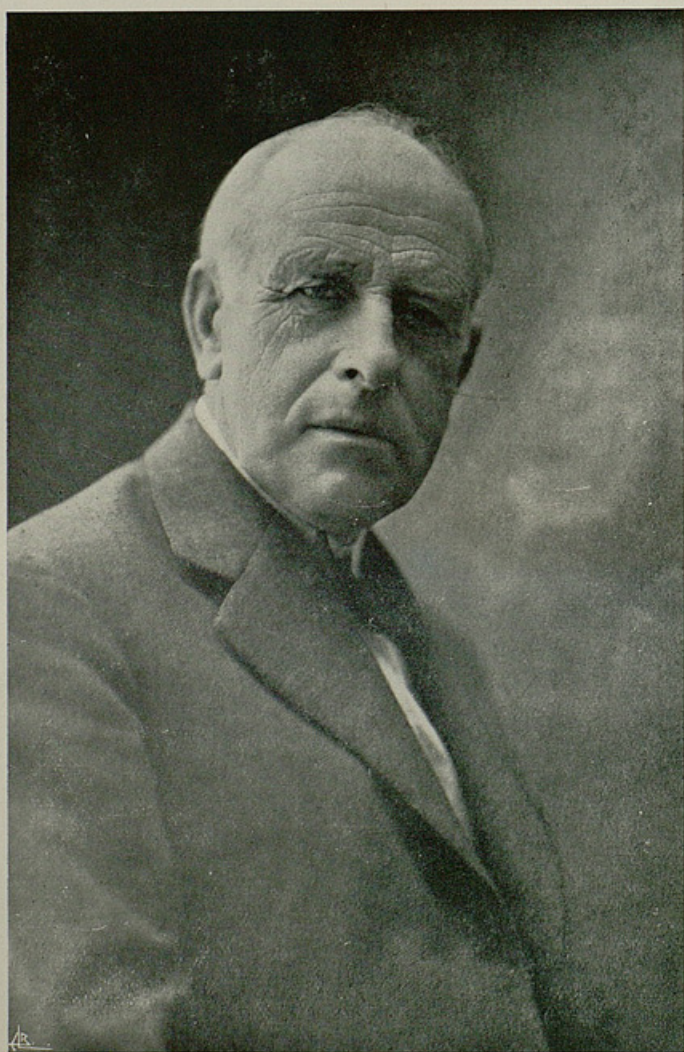
BRIDGES, C. B. (2013) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 116: 1-16.

BRIDGES, C. B. (2016) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 119: 1-16.

BRIDGES, C. B. (2019) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 122: 1-16.

BRIDGES, C. B. (2022) The inheritance of the sex chromosomes in Drosophila melanogaster. *Genetics* 125: 1-16.





*Gonçalo Campaio*

*Fotogravura gentilmente cedida pelo  
Ex.<sup>mo</sup> Sr. Prof. Dr. A. Pires de Lima*

## NOTÍCIA SÔBRE A VIDA E A OBRA DO PROF. GONÇALO SAMPAIO

por

A. TABORDA DE MORAIS

*Prof. aux. de Botânica*

**E**M 27 de Julho dêste ano finou-se no Pôrto, com 72 anos de idade o Prof. GONÇALO SAMPAIO que foi entre os nossos botânicos de todos os tempos um dos mais dedicados ao estudo da flora portuguesa, no conhecimento da qual se tornou, sem dúvida, dos melhores. Publicou sôbre ela dezenas de trabalhos, muitos inseridos no nosso Boletim que o houve, dêste modo, entre os seus colaboradores de maior valia.

Na dupla qualidade, pois, de botânico eminente e de colaborador valioso, lhe dedicamos esta breve notícia em que vamos procurar interpretar muito levemente, é certo, alguma coisa do seu pensamento científico, avaliar e determinar a sua actividade de investigador.

### A SUA VIDA

Nasceu o Prof. GONÇALO ANTÓNIO DA SILVA FERREIRA SAMPAIO na freguesia de S. Gens de Calvos, concelho de Póvoa de Lanhoso, em 29 de Março de 1865. Foram seus pais GONÇALO ANTÓNIO DA SILVA e D. LIBANIA FERREIRA SAMPAIO; a mãe morreu-lhe aos cinco anos e o pai aos vinte e um.

Pobre e sem recursos fez com dificuldade o curso dos liceus em Viana do Castelo e em Braga, não sem que tivesse de o interromper a certa altura para se matricular na Escola Normal Primária do Pôrto que em breve houve de abandonar também por se encontrar envolvido num motim académico, sendo só então que foi completar o seu curso do liceu, depois do que entrou na Universidade de Coimbra,

no ano lectivo de 1889-1890, para freqüentar Álgebra Superior e Geometria Analítica, tendo-se no ano seguinte matriculado na Academia Politécnica do Pôrto onde cursou Química Mineral, Botânica e Zoologia.

Foram êstes os seus estudos literários e científicos; simultâneamente e duma maneira precária, mais valendo o seu autodidatismo do que os mestres que teve, estudou música. Na música e na botânica se vai polarisar tôda a sua vida mental, à parte uns pequenos e acidentais desvios para o jornalismo, que praticou ainda aluno do liceu e mais tarde na direcção dum quotidiano — o «Diário Nacional».

A sua actividade de botânico começou com o trabalho de 1895 em que tratou um assunto por onde geralmente se acaba: a elaboração de chaves dicotómicas! Isso lhe valeu talvez o ser chamado para a organização de um herbário destinado à Escola Politécnica e de ser nomeado dentro de pouco, 1901, naturalista adjunto de Botânica e em 1902 encarregado de dirigir os trabalhos práticos da Cadeira de Botânica. Em 1910 por doença do respectivo professor foi-lhe atribuída a regência temporária da mesma Cadeira, e a breve trecho nomeado, por distinção, professor de Botânica na Faculdade de Ciências da nóvel Universidade do Pôrto (1912); no ano seguinte era director do Gabinete de Botânica e mais tarde, em 1931, do Instituto de Investigação Científica, criado nos têrmos do decreto n.º 19.026, hoje denominado, em homenagem à sua memória, Instituto de Botânica Dr. Gonçalo Sampaio.

Num estágio em Genebra junto do grande botânico suíço Robert Chodat trabalhou em histologia e a convite da «Junta para Ampliación de Estudios e Investigaciones Científicas» estudou em 1927 a flora liqueno ógica galega.

Foi também nos últimos anos da sua vida, durante perto de 55 meses, bolseiro da Junta de Educação Nacional no país para a elaboração duma flora portuguesa, que no entanto não pode, infelizmente, acabar.

Igual a si próprio, soube ser sempre em tôdas as circunstâncias um cientista no mais elevado grau e com o mais absoluto desinteresse.

Republicano com a Monarquia e monárquico com a República de tal modo que ao ser esta implantada teve de emigrar, não impediu este facto que dentro dela lhe dirigissem a breve trecho convite para a regência da Cadeira de Botânica na qual foi de facto provido. No entanto acusado de actividade política durante a implantação da Monarquia no norte do País, em 1919, foi preso e ainda desta vez restituído ao exercício da sua actividade docente e científica.

#### A SUA OBRA

Era o Prof. GONÇALO SAMPAIO um florista na mais extreme acepção do termo, quere dizer, o naturalista para quem a tôdas as preocupações da ciência que professava sobrelevou sempre a da distinção das formas. Pode mesmo afirmar-se que dentro da botânica nenhum outro campo abordou nas suas investigações. Primeiro nas Vasculares e depois nos Líquenes, era aí que o seu espírito se exercitava em plena pujança e que tôdas as faculdades analíticas se lhe desdobravam, mostrando-se muitas vezes arguto e original, numa independência de critério e raciocínio pouco vulgares.

A sua educação de naturalista, feita principalmente em observações de campo, percorrendo o País que conhecia admiravelmente e servida por uma memória poderosa, vincou-lhe os traços mais característicos da sua mentalidade de botânico investigador: a originalidade, a independência, a viveza de critério, e um quási desprêso pela planta morta e sêca. São poucos os seus trabalhos em que se faz menção de espécimenes em herbário; quando falava das plantas era por citações corográficas, parece que focando-as sobretudo na memória. Aconteceu mesmo que em qualquer discussão se reservou na resposta até visitar certa «bouça» onde estudara a forma em discussão e onde iria tirar as dúvidas que surgiram.

O País era o seu herbário!

É certo que esta atitude não o foi sem graves inconvenientes quais sejam os das pequenas possibilidades de



no futuro rastrear as suas determinações pelo confronto dos exemplares tipos.

Convidado a estudar a flora de Moçambique pelo antigo Governador Geral da Província—Dr. Alfredo de Magalhães, recusou-se e confinou-se para tódta a vida dentro da flora da Lusitânia; nunca quiz estender mais longe, no espaço, as suas herborizações, à parte a pequena incursão na Galiza. Tal facto se lhe tirou, talvez, a perfeita noção da impossibilidade individual de se abrangerem todos os grupos taxonómicos com segurança, mesmo sem sair das Fanerogâmicas, e a necessidade cada vez mais imperiosa de colaboração, a que êle parecia avesso, deu-lhe em compensação o conhecimento como a poucos da nossa flora continental.

Em dois grupos de plantas se exerceu quási exclusivamente a sua actividade de taxonomista: o das Vasculares e o dos Líquenes; fora daqui apenas publicou um trabalho, ainda de florística, sôbre as Desmidiáceas, em 1920.

Particularmente o longo espaço de tempo decorrido entre o seu primeiro trabalho de 1895 e o derradeiro de 1937 pode dividir-se em três períodos caracterizados pelo predomínio de determinada actividade. O primeiro de aplicação exclusiva ao estudo da florística das Vasculares termina em 1915 com a publicação do seu «Manual da Flora Portuguesa» que inexplicavelmente deixou incompleta, ainda que haja na Universidade do Pôrto em dactilografia a parte não publicada e pela qual os seus alunos de botânica se orientavam; o segundo período vai desde aquela data até 1923 e foi especialmente dedicado ao estudo dos Líquenes; o terceiro prolonga-se daí até ao fim da vida e caracteriza-se, como obra de idade madura, pelo predomínio de apreciações críticas, onde revelou largo e seguro conhecimento dos clássicos da fitografia, para o estudo dos quais reünira no Instituto Botânico da Universidade do Pôrto uma valiosa colecção das primeiras obras da botânica descritiva.

De espírito vivo e contundente, provàvelmente o seu antigo espírito de jornalista político, era na discussão duro e agressivo, explodindo em cólera mais intimamente. Os escritos do seu último período abundam na documentação

do facto: «Estas afirmações do professor italiano são no entanto absolutamente gratuitas e, além disso, menos exactas.», «...e outras fantasias específicas com que o mesmo professor resolveu enriquecer a flora hispânica» (1931, p. 122).

Mas também se encontram idênticas manifestações num dos escritos do primeiro período, 1905e, o que revela outro aspecto da sua personalidade: o de se apresentar desde início vincada, bem definida e poderosa de originalidade, como se mostrou depois através de tódã a sua carreira científica.

Devemos porém reconhecer que com igual espontaneidade e franqueza reconhecia os seus erros quando deles se convencia: «Esta interessante planta que eu referi erroneamente (1905e, p. 19), «...e não idêntico a ela como eu havia suposto» (1931, p. 129), etc.

De pensamento claro, observando com sagacidade, deduzindo com talento, escrevendo com elegância, só lhe faltou para que as suas razões pudessem ter sido sempre sólidas, que os fundamentos primeiros da argumentação repousassem no exame imediato dos factos acumulados em herbário; a própria virtuosidade da sua memória excelente possivelmente o prejudicou por vezes, buscando nela o que devia procurar no exame repetido dos espécimenes.

E realmente parece que a ideia dos espécimenes tipos nunca lhe foi muito grata, chegando mesmo a afirmar que aquilo que um autor escreve vale mais do que o que o seu herbário possa mostrar, porque êste corre o risco de ter sido alterado por estranhos e só os escritos se tornarão a tradução fiel do seu pensamento.

Assim seria sem dúvida se houvéssemos de lidar com razões subjectivas e não eminentemente objectivas como são as que se referem à morfologia dos seres, e se não nos cercássemos também na consulta dos herbários das devidas cautelas informadas por são critério.

O que é certo é que foi precisamente esta conduta que há-de ter tornado de futuro muito delicada e por vezes impossível àqueles que procurarem estudar-lhe a obra, a consulta do seu herbário existente na Universidade do Pôrto.



Mas o que convém como elemento importante para a compreensão dessa obra e vamos procurar fazer é a análise dos seus conceitos dos grupos taxonómicos que abrangia nas designações nomenclaturais de *espécies, raças, variedades e formas*.

Definiu assim a espécie:

«... não posso, contudo, conceder demasiada importância a uma certa ordem de caracteres que, *embora fixos por vezes, se revelam como inteiramente destituídos de tendência associativa* com outros. É pelo conjuncto da organização ou pela fixidez do aspecto geral — que é sempre o resultado da associação permanente de pequenos caracteres — aliada pelo menos a um caracter bem nitido e permanente, que morphologicamente se me define uma especie. Para baixo d'isto apenas vejo raças, variedades, fórmias estacionaes ou individuos, segundo o maior ou menor valor dos caracteres differenciaes, em fixidez e transmissão hereditaria.» (1904c, p. 150).

Esta definição é clássica; a exigência dum bloco de caracteres definidores significa a aceitação do critério da discontinuidade para a determinação dos limites específicos; a dissociação de um ou outro caracter isoladamente, por mais que avulte, apenas confere distinção a grupos intra-específicos.

Mas já para êstes temperou a definição puramente morfológica com considerações de distribuição formulando um critério morfológico-geográfico a que hoje, com os progressos da Geobotânica, mais largamente se recorre.

Expressiu-se êle assim:

«*Raças, ou variedades «regionaes» hereditariamente fixas, diferindo nitidamente do typo por um caracter ou pequeno conjuncto de caracteres permanentes, mas de não accentuada importancia. São, por assim dizer, especies de segunda ordem que se ligam ao typo pelo aspecto e pela identidade de caracteres geraes.*» (1904c, p. 151).

E ainda:

«*Variedades ou fórmias «locaes» salientes, isto é, que apparecem em differentes logares, dominando estações diver-*

sas, tendendo a fixar-se mas ainda não separadas por caracteres bem permanentes e seguros».

«Fórmulas «estacionaes» isto é, fórmulas mais ou menos distintas do typo, próprias das estações onde vegetam, mas que se ligam a elle por exemplares intermedios, que habitam locais tambem respectivamente intermedios». (1904c, p. 151).

A sua «Raça» é a «Subespécie» dos modernos taxonomistas dominados por considerações fitogeográficas; forma definida genéticamente, por consequência genéticamente estabilisada, avulta-lhe a importância a distribuição regional.

As outras duas porém — a «Variedade» e a «Forma» opõem-se claramente às primeiras — a «Espécie» e a «Raça», pela sua concepção predominantemente ecológica. São fenótipos, somatórios de variações a traduzir as influências «locaes», de ordem climática na «Variedade», microclimática ou edáficas na «Forma», plásticas bastante para acompanhar as próprias modificações locais ou estacionais.

Segundo parece, nele, as duas últimas unidades «tendendo a fixar-se» seriam o começo duma individualização específica dentro duma evolução eivada de lamarquismo.

Não é de admirar; estava-se em 1904, sendo embora certo que nos seus «Programas descritivos de Botânica geral», 3.<sup>a</sup> ed. de 1935, se encontra ainda esta rubrica: «Fixação das variações e transmissão dos caracteres por herança» (p. 53).

Tinha fundamental utilidade verificar-se agora se estas definições e concepções foram sempre respeitadas ao longo de toda a sua obra, ou se, pouco profundamente arreigadas, sofreram as deformações do tempo e das circunstâncias.

Um exemplo. No seu trabalho de 1905 e, p. 65-67, ao estudar o *Quercus humilis* Lamk. escreveu: «... pude verificar após alguns dias de observação sobre exemplares vivos d'estas duas plantas (*Quercus lusitanica* e *Quercus humilis*) — ali abundantes — que na realidade ellas não passam de formas de uma unica especie assombrosamente polymorpha, ligando-se entre si por numerosos intermedios e — o que é deveras interessante — algumas vezes sobre um mesmo individuo. Por mais inesperadas que sejam as minhas afirmações é certo que são absolutamente verdadeiras, pois

assentam em exames numerosos e acurados, feitos sobre uma porção muito consideravel de exemplares.»

Depois destas afirmações não se devia atribuir, cremos, individualidade taxonómica ao *Quercus humilis*; no entanto no seu Manual (1909-1914) p. 123, esta designação aparece para uma variedade do *Quercus faginea* Lamk.: *Q. faginea*, Lamk. var. *humilis* (Lamk.).

Evidentemente não constituem estas curtíssimas observações o estudo da sua obra, mas apenas uns breves comentários atinentes à sua melhor interpretação.

Tarefa de florista, o tempo há de ser o seu melhor juiz e só elle nos revelará a solidez das suas concepções taxonómicas.

Não me referi nesta notícia às suas ideias de professor. É que não tendo sido seu aluno só podia avaliá-las particularmente pelos seus «Programas descritivos...» (1911-1935) e êsses, na sua síntese, dizem por si o que eu próprio poderia dizer.

ÍNDICE ANALÍTICO  
E CRONOLÓGICO DAS PUBLICAÇÕES BOTÂNICAS  
DO PROF. GONÇALO SAMPAIO

1895 — Flora vascular portugueza. Quadro dichotomico para a determinação das famílias. Pôrto.

Pequeno folheto que mais tarde, em 1913, refundiu.

1896 — Estudos de flora local. Vasculares do Porto.  
*Rev. Sc. Nat. e Sociaes* (Pôrto), Vol. IV, p. 150-158 e 195-202.

1897 — Estudos de flora local. Vasculares do Porto (continuação).

*Rev. Sc. Nat. e Sociaes* (Pôrto), Vol. V, p. 62-42 e 122-138.

Faz a história das herborizações nos arredores do Pôrto, dá indicações sobre a distribuição ecológica das espécies, assinala as introduzidas, e termina com a lista de herborização.

1899 — Estudos sobre a flora dos arredores do Porto. I. *Primulaceae*, Vent.

*Annaes Sc. Nat.* (Pôrto), Vol. VI, p. 51-62.

Estudo descritivo e crítico dos géneros e espécies da família, terminado por chaves dicotómicas.

1899b — Plantas novas para a flora de Portugal.

*Annaes Sc. Nat.* (Pôrto), Vol. VI, p. 67-78 e 141-151.

1900 — Plantas novas para a flora de Portugal (continuação).

*Annaes Sc. Nat.* (Pôrto), Vol. VII, p. 7-14 e 111-121.

Lista compreendendo (com as da rúbrica anterior) 74 espécies de Vasculares, acompanhada de notas sobre a distribuição e os caracteres taxonómicos, com diagnoses de algumas espécies e variedades novas.

1900b — Especies do genero *Echium* do norte de Portugal.

*O Lusitano*, N.º 5, p. 6-9.

Estudo com chaves dicotómicas.

1901 — Um passeio botanico ao Torrão.

*Bol. Soc. Brot.*, Vol. XVIII, p. 47-79.

Lista de 222 espécies de Vasculares do Torrão, vila alentejana.

- b1901—Nota sobre as espécies do género *Mentha* dos arredores do Porto.

*Bol. Soc. Brot.*, Vol. XVIII, p. 126-136.

Estudo com descrições e chaves dicotómicas.

- 1902 — Herbario Português da Academia Politechnica.

*Annuario Acad. Politech. do Porto*, Ano 25, p. 81-171.

Lista por ordem alfabética das espécies de Criptogâmicas representadas, à data, no Herb. da Acad. Politécnica do Porto (77 espécies de Fungos, 151 de Algas, 213 de Líquenes, 54 de Hepáticas, 143 de Musgos e 32 de Pteridófitas).

- (\*) 1903 — Plantas novas para a flora de Portugal, (2.<sup>a</sup> série).  
*Annaes Sc. Nat. (Pôrto)*, Vol. VIII, p. 5-16 e 115-122.

Lista anotada de 27 espécies, algumas novas para a ciência.

- 1904 — Alguns *Rubus* novos para a flora portuguesa.

*A Revista (Pôrto)*, n.º 3, p. 31-44; n.º 4, p. 54-57.

Diagnose de algumas espécies novas para a botânica e indicação de outras novas para o país.

- 1904b—*Rubus* portugueses. Contribuições para o seu estudo.

*Annaes Sc. Nat. (Pôrto)*, Vol. IX, p. . . .

Monografia das espécies conhecidas em Portugal com descrições e indicação da distribuição geral no mundo e em Portugal (32 espécies e 33 híbridos). Tem chaves dicotómicas para as espécies.

- 1904c—Estudos sobre a flora dos arredores do Porto.

*Annuario Acad. Polytech. do Porto*, 27º Ano, p. 147-171.

Estudo taxonómico e crítico das espécies do género *Spergularia* Camb., terminado por chaves dicotómicas das espécies. Num breve introito o autor define a sua compreensão dos grupos taxonómicos espécie, raça, variedade e formas estacionais.

- 1905 — Contribuições para o estudo da flora portuguesa.

Gen. *Romulea*.

*Bol. Soc. Brot.*, Vol. XXI, p. 3-15.

Estuda a organografia do género, faz a descrição com notas críticas das espécies e dá chaves dicotómicas.

- (\*) 1905b—Notas à Centuria XVII.

*Bol. Soc. Brot.*, Vol. XXI, p. 175-178.

Observações críticas a algumas plantas distribuídas na referida Centúria pela Sociedade Broteriana.

- 1905c—Contribuições para o estudo da flora portuguesa.  
*Epilobiaceae.*

*Bol. Soc. Brot.*, Vol. XXI, p. 182-208.

Estudo descritivo das espécies com indicação de espécimes e chaves dicotómicas.

- 1905d—Duas espécies novas de *Digitalis*.

*A Revista*, N.º 2, Ano 3.º, p.

Diagnose das *D. Amandiana* Samp. e *D. miniana* Samp. com o quadro analítico das espécies portuguesas.

- 1905e—Notas críticas sobre a flora portuguesa.

*Annaes Sc. Nat. (Pôrto)*, Vol. X, p....

Lista de 113 espécies acompanhada de notas críticas, informações sobre a distribuição no país e diagnoses de algumas espécies ou variedades novas.

- 1906 — Nota ao N.º 1189<sup>a</sup> (da «Flora Lusitanica Exsiccata»).

*Bol. Soc. Brot.*, Vol. XXII, p. 225-226.

Breve crítica sobre a identidade do *Allium gaditanum* Perez Lara com o *Allium involucreatum* P. Cout.

- 1907 — Note sur *Ranunculus gregarius*, Brot.

*Bull. Soc. Port. Sc. Nat. (Lisboa)*, Vol. I (2), p. 34-47.

Discute o problema da individualidade deste endemismo ibérico.

- 1908-1909 — Flora vascular de Odemira.

*Bol. Soc. Brot.*, Vol. XXIV, p. 7-132.

Lista de 891 espécies de Vasculares da flora de Odemira.

- ⊕ 1909 — Pródromo da flora portuguesa.

*Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto*, Vol. IV (1), p. 36-64; Vol. IV (2), p. 116-128; Vol. V (1), p. 44-64.

Lista ordenada por famílias e géneros de 409 espécies com a indicação da distribuição no país.

- 1909b—A respeito da flora de Chaves.

*Ilustração Transmontana*, p. 41-42.

Diagnose dum *Rubus* novo.

- 1909-1914—Manual da Flora Portuguesa. 1 vol. 416 p.  
Pôrto.

Estudo incompleto (115 famílias) da flora vascular do país com chaves dicotómicas para os 534 géneros e 1.809 espécies tratados.

Como esta obra apareceu em fascículos, tem interesse nomenclatural o conhecimento das datas de publicação de cada um deles, datas que constam dum exemplar de uso do autor onde foram



lançadas pela sua mão, e que se encontra arquivado no Instituto Botânico da Universidade do Pôrto, onde me foi permitido consultá-lo.

São elas:

## PÁGINAS

- 1 — 16: Julho, 1909;  
 17 — 32: Agosto, 1909;  
 33 — 48: Dezembro, 1909;  
 49 — 176: Janeiro a Maio, 1910;  
 177 — 208: ? 1910;  
 209 — 320: Janeiro a Dezembro, 1911;

## PÁGINAS

- 321 — 336: Janeiro, 1912;  
 337 — 353: Novembro (?), 1912;  
 354 — 368: Dezembro, 1912;  
 369 — 384: Novembro, 1913;  
 385 — 400: Novembro, 1914;  
 401 — 416: Dezembro, 1914.



1910 — Plantas novas para a flora portugueza.

*Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto*, Vol. V (3), p. 157-165.

Lista de 15 espécies com indicação da sua distribuição no país.

1910b — Nota a proposito dos *Quercus lusitanica*, Lamk., *Q. humilis*, Lamk. e *Q. fagínea* Lamk.

*Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto*, Vol. V (3), p. 161-165.

Discute a nomenclatura e sinonímia de espécies de *Quercus*.



1910c — Lista das plantas vasculares das lagoas

*Boletim da Direcção Geral de Agricultura* n.º 7.



1911 — Pródromo da flora portugueza (continuação).

*Annaes sc. Acad. Politech. do Porto*, Vol. VI (1), p. 39-57.

Lista em continuação da indicada em 1909; mais 138 espécies.

Este trabalho ficou incompleto.

1911b — Programma do curso de Microscopia Vegetal. 1 folh. 13 p. Pôrto.

É a exposição das técnicas dos «Trabalhos praticos de botânica» de que o autor era então chefe na Universidade do Pôrto.

1911c — Programas descritivos de botânica geral. 1 folh. 70 p. Pôrto, 1.ª ed.; 2.ª ed., 1920; 3.ª ed., 1935.

Exposição resumida das matérias constituintes do curso pelo autor regido na Universidade do Pôrto.



1912 — Estudos botânicos — Especies novas e nomes novos.

*Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto*, Vol. VII, (1), p. 51-54.

Estudo crítico e nomenclatural de sete espécies.

- 1912b—Nota sobre o *Juncus echinuloïdes*, Brot.  
*A Águia* (Pôrto), Vol. II, 2.<sup>a</sup> série, p. 182.  
 Restabelece este bínome na flora portuguesa.
- 1913 — Duas plantas críticas.  
*Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto*, Vol. VIII  
 (2), p. 79-82.  
 Discute a existência no país dos *Plantago radicata* Hoffgg. et Link e *Plantago bracteosa* (Willk.) Samp.
- 1913b—Quadro analítico para a determinação das famílias da flora portuguesa. 1 folh. 31 p., 1.<sup>a</sup> ed., Pôrto; 2.<sup>a</sup> ed., Braga, 1922; 3.<sup>a</sup> ed., Pôrto, 1926; 4.<sup>a</sup> ed., Pôrto, 1 30.  
 Chaves dicotômicas para a determinação das famílias.
- \* 1013c—Lista das espécies representadas no Herbário Português. Pteridófitas e Spermáfitas. 1 vol. 148 p. Pôrto.  
 Nesta rúbrica e as três seguintes compreende-se a lista inventário das espécies de Vasculares da flora portuguesa no herbário da Universidade do Pôrto, com notas infra paginais de sinonímia e de discussão crítica. O autor afasta-se nalguns pontos que menciona das Regras de Nomenclatura do Congresso de Viena de 1905
- \* 1914 — Apêndice à lista das espécies representadas no Herbário Português. 1 folh. 13 p. Pôrto.
- \* 1914b—Segundo apêndice à lista das espécies representadas no Herbário Português. 1 folh. 11 p. Pôrto.
- \* 1914c—Terceiro apêndice à lista das espécies representadas no Herbário Português. 1 folheto 19 p. Pôrto.
- \* 1915 — Plantas novas para a flora portuguesa.  
*Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto*, Vol. X  
 (2), p. 123-124.  
 Menção de 5 espécies, uma das quais nova para a ciência.
- 1916 — Três líquenes novos.  
*Nova Revista dos Estudantes da Universidade do Pôrto*. Ano 1.<sup>o</sup>, N.<sup>o</sup> 2, p. 37-39.  
 Diagnoses de três líquenes da sua autoria.
- 1916b—Líquenes novos para a flora portuguesa (1.<sup>a</sup> série).  
*Broteria, Serie Botan.*, Vol XIV (II), p. 65-84.  
 Menção de 50 espécies umas novas para o país e outras para a ciência, e indicação de mais 100 introduzidas no Herbário da Universidade do Pôrto.

- 1916c—*Centaurea Luisieri* (sp. n.)  
*Broteria, Serie Botan.*, Vol. XIV (II), p. 104-105.  
 Diagnose desta espécie.
- 1917 — Os líquenes espanhoes do herbarium Willkomm.  
*Asocic. Españ. para el Progreso de las Ciencias—Congreso de Sevilla. Sección 4.<sup>a</sup>—Ciencias Naturales*, p. 135-145.  
 Estudo das 87 espécies de líquenes existentes no Herbário de Willkomm de posse do Instituto Botânico da Universidade de Coimbra.
- 1917b—Espécies novas de Líquenes  
*Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto*, Vol. XII (1), p. 47-50.  
 Diagnoses de 7 novas espécies.
- 1917c—Líquenes novos para a flora portuguesa (2.<sup>a</sup> série).  
*Broteria, Serie Botan.*, Vol. XV (I), p. 12-29.  
 Menção de mais 50 espécies (em continuação das primeiras 50 a que se refere a rúbrica 1916b) novas para o país e indicação de mais 30 introduzidas no Herbário da Universidade do Pôrto.
- 1917d—Líquenes novos para a flora portuguesa (3.<sup>a</sup> série).  
*Broteria, Serie Botan.*, Vol. XV (III), p. 128-145.  
 Adição à lista indicada na rúbrica anterior de mais 50 espécies, algumas novas para a ciência. Refere também 12 espécies novas para o Herbário da Universidade do Pôrto.
- 1918 — Contribuições para o estudo dos Líquenes portugueses.  
*Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto*, Vol. XIII (1), p. 24-38.  
 Descrição de 56 espécies novas para o país, algumas para a ciência.
- 1918b—*Psorotichia Henriquesi* (n. sp.)  
*O Instituto (Coimbra)*, Vol. 65.<sup>o</sup>, p. 245-246.  
 Diagnose da espécie colhida nos calcáreos dos arredores de Coimbra.
- 1919 — A obra científica do Dr. Júlio Henriques. (Conferência realizada na sala dos Actos grandes da Universidade de Coimbra). 1 folh. 12 p. Coimbra.  
 Glorificação da obra científica do homenageado.
- 1920 — Líquenes inéditos. 1 folh. 8 p. Pôrto.  
 Diagnose de oito novas espécies.

1920b—«Líquenes» das regiões de Paredes de Coura.

*Bol. Soc. Brot.*, Vol. XXVIII, p. 91-94.

Lista de 118 espécies.

1920c—Subsídios para o estudo das «Desmidiáceas» portuguesas.

*Bol. Soc. Brot.*, Vol. XXVIII, p. 151-163.

Descrição de 55 espécies dos arredores da Póvoa de Lanhoso e Gerez, pela maior parte novas para o país e 5 novas para a ciência.

1921 — Revisão das regras de nomenclatura botânica.

*Asociac. Españ. para el Progreso de las Ciencias—Congreso de Oporto*. Tomo I, p. 77-89.

(Discurso inaugural de la Sección 4.<sup>a</sup>, Ciencias Naturales).

Faz uma breve história de alguns factos salientes da nomenclatura e reivindica a adopção de determinados princípios, particularmente o da autoria prelineana e o da escolha da sinonímia genérica pela prioridade do uso em binomia.

1921b—Novas contribuições para o estudo dos Líquenes portugueses.

*Broteria, Serie Botan.*, Vol. XIX (I), p. 12-35.

Descrição de 74 espécies, pela maior parte novas para o país e algumas para a ciência.

\* 1921c—Observações sobre algumas plantas

*Annaes sc. Acad. Polytech. do Porto*, Vol. XIV (3), p. 142-164.

Lista de 70 espécies com as diagnoses de algumas novas, observações críticas de morfologia e nomenclatura com informações sobre a distribuição no país.

1922 — Apontamentos sobre a flora portuguesa.

*Bol. Soc. Brot.* Vol. I (II série), p. 124-136.

Notas críticas com sinonímia de 36 espécies de Fanerogâmicas.

1922b—Materiais para a Liquenologia portuguesa.

*Broteria, Serie Botan.*, Vol. XX (III), p. 147-163.

Menção ou descrição de 60 espécies.

1922c—Voto da Subsecção de Ciências Biológicas.

(Edição do Instituto Botânico da Faculdade de Ciências do Pôrto).

É o texto com as modificações às regras de nomenclatura botânica do Congresso de Viena de 1905, propostas por Gonçalo Sampaio e aprovadas pelo Congresso Luso-Espânico do Pôrto em sessão de 1 de Julho de 1921.

1923 — Flora de Ponte do Lima.

*Almanaque de Ponte do Lima*, 5.º ano, p. 256.

1923b—*Carlosia* Samp. (novo género de Líquenes).

(Nota apresentada ao Congresso de Salamanca em Junho de 1923).

Diagnose do género e da espécie *C. lusitanica* Samp.

1923c—Novos materiais para a Liquenologia portuguesa (Datado de Março de 1924).

*Bol. Soc. Brct.*, Vol. II (II série), p. 161-179.

Estuda 56 espécies quasi tôdas novas para o país e muitas para a ciência.

1924 — Revisão das «Ulicíneas» portuguesas.

*Broteria, Serie Botan.*, Vol. XXI (III), p. 142-168.

Estudo dos géneros *Ulex* L. e *Stauracanthus* Link com descrição das espécies, distribuição, menção de especímenes e chaves dicotómicas.

1927 — Líquenes de la provincia de Pontevedra (em colaboração com o Prof. Luis Crespi).

*Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, Tomo XXVII, p. 136-151.

Lista de 218 espécies.

1931 — Adições e correcções à flora portuguesa.

*Bol. Soc. Brot.*, Vol. VII (II série), p. 111-168, 351-355.

Notas críticas de morfologia e taxonomia de 92 espécies de Vasculares com diagnoses de algumas formas novas.

1931b—Apontamentos sôbre alguns géneros de plantas.

*Anais Fac. Ciências do Porto*, Vol. XVII (1), p. 43-51.

Discussão sôbre a nomenclatura de 16 géneros de Vasculares segundo os princípios próprios do autor.

1934-35—Flora vascular de Caldelas.

*Anais Fac. Ciências do Pôrto*, Vol. XIX (2), p. 65-96 (3), p. 177-182.

Lista de 330 espécies de Vasculares.

1935 — Novas adições e correcções à flora portuguesa.

*Bol. Soc. Brot.*, Vol. X (II série), p. 216-248.

Notas críticas de taxonomia e morfologia de 60 espécies de Vasculares, com diagnoses de algumas variedades e uma espécie novas.

1936 — *Iberis* de Port gal.

*Bol. Soc. Brot.*, Vol. XI (II série), p. 17-26.

Estudo taxonómico das espécies do género com chaves dicotómicas.

1936b — Flora vascular de Trancoso.

*Anais Fac. Ciências do Pôrto*, Vol. XX (3), p. 129-154; (4), p. 209-223.

Lista de 405 espécies de Vasculares.

1937 — Breves notas sobre algumas plantas.

*Anais Fac. Ciências do Pôrto*, Vol. XXII (1), p. 42-52. (A separata com êste estudo saíu em 1936).

Notas críticas com sinonímia de 22 espécies de Fanerogâmicas da flora portuguesa.

#### INÉDITOS

- Iconografia Selecta da Flora Portuguesa (incompleta).
- Manual da Flora Portuguesa (incompleto na última família das *Asteraceae*).
- Epítome da Flora Portuguesa (incompleto na última família das *Asteraceae*).

#### EXSICCATA

Três centúrias de Líquenes.

NOTA — Era meu desejo fazer acompanhar esta lista bibliográfica do índice nomenclatural e sinonímico de toda a obra do Prof. Gonçalo Sampaio; porém ainda que elaborado na sua maior parte houve que desistir dessa publicação neste momento e neste lugar. Vai no entanto organizada a lista bibliográfica, de maneira conveniente à elaboração das referências dêsse índice que espero ainda publicar.

Devo os meus melhores agradecimentos que aqui deixo consignados aos Ex.<sup>mos</sup> Senhores Dr. A. Pires de Lima illustre director do Instituto de Botânica Dr. Gonçalo Sampaio,



pela gentileza do empréstimo da bela fotografura que adorna este trabalho e dos esclarecimentos que teve a bondade de me dar no seu Instituto; Dr. Arnaldo Roseira, Joaquim Ferreira Sampaio e António Augusto Alves de Carvalho, todos do referido Instituto pelas muitas informações que também benèvolmente me prestaram, principalmente o último.