

41. **Dáucus breviaculeatus** Calestani.
var. **rubescens** nob. Fructus ovatus, demum atrovioláceus. — Bordas do mar, ao fundo da Costa da Gandra, em Montedor (Viana do Castelo).

Em 11 de agosto de 1931 colhi no lugar citado, onde era muito abundante, esta variedade do *Dáucus breviaculeatus*, que no meu entender é espécie muito distinta, muito bem definida, com caracteres permanentes e sem formas de transição para outras. Dou a descrição, a seguir, do interessante *Dáucus* da Gandra:

Planta baixa, com 9-22 cent. de altura, geralmente ramosa desde a base, mais ou menos pubescente, ou quasi glabrá; fôlhas não carnosas nem luzidias, estreitas, compostas, recompostas, ou tricompuestas, com os últimos segmentos pequenos e lanceolados, às vezes lineares, principalmente nas fôlhas superiores; umbelas floríferas pequenas, com 1-2 cent. de diâmetro, com involucro de brácteas lineares e trifido-cuspidadas, não mais longas que os raios, com involucros de bractéolas inteiras e muito agudas, e com flores branco-rosadas ou acentuadamente róseas, não acompanhadas de uma flor central estéril e atropurpúrea, tendo as da periferia as pétalas exteriores muito maiores; umbelas frutíferas em pedúnculos um tanto engrossados, áspero-escabrosos e geralmente mais longos que os caules, todas por fim com os raios acrescidos e mais ou menos convergentes, bastante densas, mas com a superfície superior convexa, plana, ou ligeiramente côncava, nunca em forma de ninho de ave; frutos ovóides, com 2-2,5 mm. de longo, tornando-se intensamente atrovioláceos, sempre inermes ou com acúleos reduzidos a pequenos dentes.

O *Dáucus breviaculeatus* Calest. é uma espécie nova para a flora portuguesa.

42. **Dáucus Gingídium** Lin. (1753); *Gingídium*, Mathiolo tab. 378; Boccone mus. tab. 20; *Dáucus gummifer* Lamk. (1785).
var. **decipiens**, nob.; Brácteas involucrais lineares, de pontas cúspidas; umbelas com uma flor central estéril e atropurpúrea. Litoral, para norte da foz do Leça.

Tem sido compreendido de modos diferentes o *Dáucus Gingídium* Lin., mas não se pode duvidar de que esta espécie foi

constituída fundamentalmente com o *Gingidium* de Mathiolo, planta cujo nome Linneu adoptou como sobrenome da sua espécie e cuja estampa não deixou de citar devidamente. É certo que entre os sinónimos que Linneu adscrive à sua planta há o de «*Pastinaca tenuif. marina fol. obscure virentibus et quasi lucida*» de Magnol, que realmente lhe não pertence, porque se refere a uma espécie diferente; mas isso pouco importa, porque depois de ser estabelecido em 1773 o *Dáucus hispânicus* Gou., a que pertence a umbelífera de Magnol, ficou o binome *Dáucus Gingidium* a designar apenas, e conformemente às regras, a planta de Mathiolo e suas variedades.

Sem dúvida alguma, é também esta mesma planta aquela que Lamarck descreveu em 1785 com a designação de *D. gummifer*. Vê-se isto pelas próprias palavras d'este botânico, o qual diz que a sua espécie não é o *D. hispânicus* de Gouan, e lhe adscrive alguns caracteres que realmente se não adaptam a êste, e lhe dá como sinónimo a «*Pastinaca tenuifolia lucida gummi manans*» Bocc. musc. tab. 20 (1).

43. ***Dáucus hispânicus*** Gou. (1773); «*Pastinaca tenuifolia umbella radiis longioribus*, Moris. sec. 9, tab. 13, fig. 4»; *Dáucus lúcidus* Lin. fil. (1781).

var. ***halóphilus*** nob.; *Dáucus halóphilus* Brot. (1827)—Fô-lhas não ou pouco lustrosas por cima; flores marginaes das umbelas com as pétalas externas muito maiores do que as outras.

Não pode haver a menor dúvida sôbre o que seja o verdadeiro *Dáucus hispânicus*, porque a figura dada por Morison, e citada por Gouan, nos permite reconhecer com a maior segurança a planta a que êste botânico se refere. Não obstante, alguns autores têm identificado o *D. hispânicus* com o *D. Gingidium*, mas esta identificação é inadmissível, porque nem a figura de Morison é citada por Linneu para a sua espécie nem ela lhe convém, de passo que a estampa de Mathiolo, com fôlhas alongadas, não triangulares, também não pode representar, de modo algum, o *D. hispânicus* Gou.

(1) Note-se que Gouan, enganadamente, também mencionou esta planta de Boccon entre os sinónimos do seu *D. hispânicus*, mas não o fez sem observar: «*Sed icon ad Daucum gingidium se melius accomodat*».

As principais diferenças entre estas duas espécies, ambas litorais e com fôlhas mais ou menos carnosas, são as seguintes:

- Umbelas muito contraídas na frutificação, tornando-se então muito côncavas, em forma de ninho de ave; fôlhas carnosas, de contôrno triangular. **D. hispânicus** Gou.
- Umbelas menos contraídas na frutificação, planas ou levemente côncavas por cima, mas nunca em ninho de ave; fôlhas carnósulas, não triangulares. **D. Gingídium** Lin.

44. **Dánaa cornubiensis** Samp. (1912) in «Man. Fl. Port.» pág. 350; *Ligústicum cornubiense* Lin. (1756); *Dánaa aquilegifólia* All. (1785); *Physospermum aquilegifólium* Koch. (1824).

O género que Cusson denominou «Physospermum» foi estabelecido por êle só em 1787, isto é, quando êsse mesmo género já estava fundado desde 1785 por Allioni, com a designação de «Dánaa», que é válida.

O nome «Physospermum» não passa, portanto, de um *mort-né* regeitável, que alguns botânicos ainda empregam, sem razão alguma.

Não se esqueça que sôbre êste caso particular as próprias regras internacionais de nomenclatura, formuladas no Congresso de Viena, esclarecem no art. 35.º: «Cusson a annoncé la creation du genre *Physospermum* dans un memoire lu à la Societé des sciénces de Montpellier, en 1773, puis en 1782 ou 1783 à la Societé de médecine de Paris, mais il n'a été valablement publié qu'en 1787 dans les *Mémoires de la Soc. roy. de médecine* de Paris, vol. V, I.^{re} partie. La publication valable du genre *Physospermum* se rapporte donc à l'année 1787».

O nome «Dánaa» também possui prioridade de emprêgo em nomenclatura binária.

45. **Heracleum sphondylium** Lin.
var. **marítimum** nob.; Planta marítima, parece viscida, caule sólido, non fistuloso. — Montedor: Costa da Gandra, nos rochedos marítimos.

Esta variedade do extremo litoral é geralmente de pequena altura, não tomando nunca o desenvolvimento normal das formas do interior. Tem o caule maciço, um pouco glanduloso-viscoso, e as fôlhas são um tantinho espessas, mais claras por baixo, com

os dentes subcaloso-esbranquiçados. As fôlhas primordiais, por vezes já destruídas no tempo da floração, podem ser muito pequenas e palmatilobadas, como aparecem também em alguns exemplares do tipo específico.

46. **Selinum Broteri** Hoff. & Link (1820 — ?); *Selinum carvifolia* Brot. (1804) non Lin. (1762).

É uma espécie que tem sido indicada apenas em Trás-dos-Montes, Beiras e Estremadura, mas que se encontra também na província do Minho, onde a colhi pela primeira vez, há já muitos anos, entre o Pôrto e Vila-de-Conde (nos pinheirais de Pedras-Rubras). Ultimamente foi encontrada em abundância na freguesia de Rôças, concelho de Vieira, pelo sr. Carlos Teixeira, estudante distinto da Faculdade de Ciências do Pôrto.

Como já o demonstrou o falecido e grande naturalista Dr. Joaquim Mariz, é espécie autónoma, bastante diferente do *Selinum carvifolia* Lin. pelo caule pouco folhoso (só com 1-3 fôlhas) e, principalmente, pelas fôlhas bifformes: as inferiores com pínulas pinatífidas, as outras com lacineas lineares, estreitas e longas. Difere ainda da planta linneana pelas umbelas com 6-14 raios acentuadamente desiguais em comprimento, e pelos estiletos muito mais curtos.

47. **Plumbago europaea** Lin.

var. *glandulosa* Cout. (1913) — Miranda do Douro, junto dos muros da cidade.

Sobre espécimes de Miranda-do-Douro, colhidos por mim, estabeleceu o sr. P. Coutinho esta variedade *glandulosa*.

Tenho visto numerosos exemplares da *Plumbago europaea*, provenientes de vários países, e todos êles são mais ou menos glandulosos. Nuns a glandulosidade limita-se aos cálices, noutros estende-se também às brácteas e noutros, ainda, desce até às próprias fôlhas inferiores; mas plantas como as de Miranda-do-Douro, com glândulas também nos caules, é que não vi nenhuma.

Parece-me, em tais circunstâncias, que a esta variedade mirandesa melhor caberia a denominação de «glandulosíssima»,

que se não lhe pode agora dar, visto ser isso contrário às regras de nomenclatura vigentes.

48. **Cúscuta triumvirati** Lge. (1881) — Miranda-do-Douro, próximo da azenha de St.^a Catarina, sôbre a *Caronilla mínima*, sôbre o *Aphyllantes monspeliensis* e sôbre outras plantas.

No volume XVI do «Boletim da Sociedade Broteriana» relativo a 1899 foi publicada uma lista de plantas determinadas por J. Freyn e colhidas nos arredores do Pôrto pelo dr. O. Buchtien, que tinha exercido durante os anos de 1890 e 1891 o ensino livre num colégio desta cidade. Muito incompleta relativamente ao grande número de plantas que Buchtien herborizou aqui, e contendo alguns equívocos de classificação, a referida lista menciona, no entanto, algumas espécies interessantes, como seja a *Cúscuta triumvirati* de Lange, que não era conhecida em Portugal.

Foi debalde, porém, que depois e durante anos sucessivos eu e o falecido E. Johnston procurámos nos arredores do Pôrto esta curiosa *Cúscuta* (1) da Serra Nevada, chegando por fim ao convencimento de que a sua menção na mesma lista era devida, unicamente, a um simples engano de Freyn.

Mas ultimamente, examinando algumas plantas que o sr. P.^e Miranda Lopes me enviou, colhidas por êle em 2 de Julho do ano corrente (1932) em Miranda-do-Douro, tive o prazer de encontrar a *Cúscuta triumvirati* parasita sôbre diferentes vegetais da margem do rio. A ausência completa de escamas hipostamíneas, character seu muito notável, e a finura especial dos caules distinguem-na imediatamente da vulgaríssima *C. epithimum* e das suas numerosas variedades.

No herbário do Instituto Botânico de investigação científica, da Faculdade de Ciências do Pôrto, ficam arquivados os exemplares da planta enviados pelo sr. P.^e Miranda Lopes.

49. **Cúscuta barbúvea** Samp. (1913) in «Man. Fl. Port.» pág. 384; *C. europaea barbúvea* Brot. (1827) in «Plyt. Lusit.» II, pág. 192, tab. 165 — Nos cachos de uvas.

(1) Os dicionários prosódicos portugueses indicam inadvertidamente a pronúncia *Cuscuta*, em vez de *Cúscuta*, que é termo de pura origem popular na Espanha e na Itália, como já informou o botânico prelinneano Lobélius, tendo sido adoptado e introduzido na ciência por Tragus, como nome de género.

Não se conhece actualmente esta planta, de que Brotero deu uma estampa e uma larga descrição, indicando-a sobre os cachos das uvas, nos arredores da capital. Segundo a diagnose do nosso eminente botânico, a *C. barbúvea* distingue-se pelos caules esverdeados, capilares, pendentes e providos nas bifurcações de escamas ovais e membranáceas, assim como pelos glomérulos florais raros e paucifloros, pelas corolas brancas, com escamas hipostamíneas lineares e bifidas, e pelos estames inclusos. As flores são rentes, com os lóbulos da corola não mais longos que o tubo e com os dois estigmas lineares.

Como Brotero não inventou esta curiosa planta, eu chamo para ela a atenção dos botânicos que na época própria estejam em condições de a procurar nos arredores de Lisboa, sobre os cachos da vide.

50. *Cúscuta epliinum* Weihe (1824) — Vimioso: Argozelo, sobre o *Linum usitatissimum* frutificado.

Em Julho do ano corrente (1932) recebi bons exemplares frescos desta espécie de *Cúscuta*, colhidos pelo sr. prior de Argoselo, P.^e José Manuel Miranda Lopes, meu estimado amigo.

A *Cúscuta epilinum* Weihe é mais uma planta nova para o catálogo da flora portuguesa.

51. *Linária pygmaea* Samp. (1915) in «An. Acad. Polyt. Pôrto» vol. X, pág. 124; *Linária Munbyana* var. *pygmaea* Samp. (1922) in «Bol. Soc. Brot.» vol. I (2.^a série); *L. Munbyana* Cout. (1926) non Bois. & Reut. (1852) — Difere da verdadeira *L. Munbyana* Bois. & Reut. principalmente pelas fôlhas carnosas, pelo cacho paucifloro e acentuadamente piloso-glanduloso, bem como pelas sementes de aza fina e escariosa, lisas no disco.

Em 1922 considerei esta *Linária* dos areais marítimos do Algarve como simples variedade da *Linária Munbyana* Bois. & Reut., cujo aspecto é semelhante; mas não reparei então num caracter fundamental, que separa decisivamente as duas plantas como espécies distintas, isto é, não reparei em que uma tem as sementes com aza grossa, como na *L. amethytea* Hoff. & Link e na *L. multipunctata* Hoff. & Link, ao passo que a outra as tem com aza membranácea, muita fina, como na *L. caesia* DC. e na *L. supina* Chaz. Sabe-se que êstes caracteres são conside-

rados, no género *Linária*, como caracteres específicos dos mais valiosos.

Portanto reponho a *Linária pygmaea* nob. na sua primitiva categoria de espécie própria, bem distinta da *L. Munbyana* Bois. & Reut. pelas diferenças acima apontadas.

52. **Ballota cinérea** Briq. (1897) in Engl. & Prant; *Marrúbium hispânicum* Lin. (1753); *Marrúbium cinéreum* Desr. (1789) in Lamk.; *Beringéria hispânica* Neck. (1790); *Ballota hirsuta* Benth. (1834); *Ballota hispânica* Lacaíta (1925) non Benth. (1834).

O binome *Ballota hispânica*, proposto por Lacaíta em 1925 para o *Marrúbium hispânicum* de Linneu, não se pode adoptar, por ter sido anteriormente creado e empregado por Bentham, em 1834, para uma espécie diferente.

53. **Téucrium Pólium** Lin. (1753); «*Pólium montanum luteum*» Bauh.; *Pólium lúteum* Mill. (1768); *Téucrium áureum* Schreb. (1774).

raç. **album** nob.; *Téucrium Pólium* β . Lin. (1753); «*Pólium montanum album*» Bauh.; *Pólium album* Mill. (1768); *Teucrium album* Poir. (1811); *T. gnaphalodes* Fic. (1875) non Vahl. (1790); *T. vincentinum* Rouy (1882).

raç. **lusitânicum** nob.; *Téucrium lusitânicum* Schreb. (1774); *Teucrium Pólium Lusitânicum* Brot. (1827).

raç. **capitatum** nob.; *Teucrium capitatum* Lin. (1753); *T. lusitânicum* Hoff. & Link (1809) non Schreb. (1774); *T. capitatum Lusitânicum* Brot. (1827).

Como tipo do seu *Teucrium Polium* indicou Linneu, em 1753, o «*Pólium montanum luteum*» de G. Bauhino, planta que não existe na flora portuguesa. Com o «*Pólium montanum album*», também de Bauhino, criou êle a variedade β . da mesma espécie.

Sabido isto, não se deve fazer o que têm feito alguns botânicos, que arbitrariamente invertem as coisas, pondo como tipo do *T. Pólium* o que Linneu poz como variedade, e pondo como variedade o que Linneu poz como forma típica da espécie.

54. *Échium gaditanum* Bois. (1839-45); *É. rosulatum* Lge. (1845); *É. astúricum* Lacaíta? (1928) — Todo o país.
var. *Davaei* nob.; *Échium Davaei* Rouy (1882) — Ilhas Berlengas.

No herbário de Willkomm, existente no Instituto Botânico da Universidade de Coimbra, encontram-se dois exemplares etiquetados como *Échium gaditanum*: um colhido por E. Bourgeau nos areais do Pôrto-de-Santa-Maria (Andaluzia), outro colhido também pelo mesmo Bourgeau perto de Cangas-de-Tineo (Astúrias), onde a planta aparece pelas bordas dos caminhos. O primeiro tem o caule florífero inserto no rizoma, por baixo de uma roseta de fôlhas basilares, e apresenta todos os outros caracteres específicos do *Échium rosulatum*; o segundo pertence, sem a menor dúvida, à forma «campestre» desta mesma espécie, forma que é muito abundante no Minho e na Galiza. Esclareço que o exemplar asturiano tem uma etiqueta com o nome de «*Échium angustifolium* Lamk.?» substituído com letra de Willkomm por *Ech. gaditanum* Bois.

A identidade entre o *Échium* de Lange e o *Échium* de Boissier, verificada no herbário de Willkomm, era muito de presumir, atendendo a que na extensa diagnose original do *Ech. gaditanum* não se menciona qualquer caracter que seja estranho ao *Ech. rosulatum* e, além disso, atendendo também a que a área conhecida dêste último (desde a Galiza ao Algarve) está inteiramente compreendida entre as regiões ocupadas por aquele (Astúrias e sul da Andaluzia), separando-as inexplicavelmente. O facto de ser o *Ech. gaditanum* indicado como bisanual não inutiliza a sua identificação como o *Ech. rosulatum*, que se diz vivaz mas que, segundo as minhas observações, também se comporta muitas vezes como bisanual.

Perez Lara, referindo-se ao *Ech. gaditanum*, diz a pág. 294 da sua FLORULA GADITANA: «Planta quod staturam, indumentum foliorum figurum corollarum magnitudine, glabritatem v. villi copiam filamentorum valde variabilis.» Ora estas palavras applicam-se igualmente e com a maior exactidão ao *Ech. rosulatum*, cujo extremo polimorfismo é bem conhecido dos botânicos portugueses.

Eu nunca vi espécimes do *Échium astúricum*, descrito em

1928 no vol. I da CAVANILLESIA, pág. 8; mas, pelos termos da sua diagnose, parece-me que também não é planta estranha à forma «campestre» do *Ech. rosulatum* Lge.

55. **Aspérula hirsuta** Desf. (1798).

var. **repens** nob.; *Asperula repens* Brot. (1800). — Planta de caules remontantes ou prostrados, mais finos, acinzentada ou densamente hirsuta na parte inferior. Algarve.

A nossa planta tem sido identificada com a *Asp. hirsuta* Desf. e com a *Asp. rupestris* Tin. (1827), mas a verdade é que se distingue de qualquer destas por um aspecto particular, devido aos seus caules prostrados ou remontantes, mais finos, mais elançados, e à pubescência abundante, que a torna acentuadamente cinzenta na parte inferior.

56. **Valeriana dioica** Lin. — Gondarém, nos salgueirais (rara).

Foi descoberta esta espécie, como nova para a nossa flora, pelo sr. P.^e Clemente Lourenço Pereira, de Paredes de Coura, que a menciona no seu último trabalho «Flora vascular da bacia do Minho».

Os exemplares que êste meu apreciado amigo me enviou não tinham flores, mas, pelo aspecto geral da planta e pelos caracteres das suas fôlhas, não me fica dúvida de que ela pertence, realmente, como na etiqueta se indicava, à *Valeriana dioica* de Linneu.

57. **Centáurea fraylensis** Schultz-Bip. (in herb. ex Nym. an. 1878-82); *Cent. vincentina* Welw. in herb. (ex Mariz in «Bol. Soc. Brot. vol. X, pág. 223, tab. II an. 1892).

O binome *Cent. fraylensis* Schultz-Bip. foi publicado por Nyman sem descrição alguma da espécie correspondente, ao passo que o binome *Cent. vincentina* Welw. foi publicado mais tarde, por Mariz, com uma estampa e uma boa diagnose da respectiva planta.

Nestas condições, o binome de Schultz-Bipontinus, embora mais antigo em publicidade, deve ser regeitado pelos botânicos que não adoptam os nomes nús, isto é, os nomes publicados sem qualquer menção de caracteres da planta ou sem referências

a uma forma já válidamente descrita e válidamente publicada.

58. **Anthemis fuscata** Brot. (1800) in «Phyt. Lusit.» fasc. I pág. 31 edic. 1.^a); *Anthemis praecox* Link (1800?) in «Jour. für die Botanik» de Schader, vol. II, fasc. 2.^o pág. 304.

Como já disse no n.^o 8 deste trabalho, a 1.^a edição do fasc. I da «Phytographia» de Brotero foi publicada em 1800, e o 2.^o fascículo do jornal botânico de Schrader, apesar de ter no rôsto a data de 1799, também se não publicou antes de 1800, visto que insere artigos e cartas com a data de 1800. A prioridade do binome de Link sôbre o de Brotero não se pode estabelecer, portanto, tendo êste último preferência por ser mais conhecido, por ter aparecido com uma diagnose mais completa e, por haver certeza sôbre o ano da sua publicação.

59. **Reichárdia tingitana** Roth (1787); *Scorzonera tingitana* Lin. (1753); *Sonchus tingitanus* Lamk. (1791); *Picridium tingitanum* Desf. (1799); *Picridium gaditanum* Willk. (1870); *Reichardia gaditana* Samp. (1808-9) in «Bol. Soc. Brot.» vol. XXIV, pág. 68; *Pic. tingitanum* var. *gaditanum* Lara (1886).

Está verificado que o *Picridium gaditanum* de Willkomm corresponde exactamente à *Scorzonera tingitana* de Linneu (= *Picridium tingitanum* Desf.), não constituindo, portanto, uma espécie meramente peninsular, diferente da planta africana, nem tão pouco uma sua variedade.

A verdadeira *Scorzonera tingitana* não tem o caule fistuloso, como afirma Willkomm, pois o tem sólido e apenas fistuloso no cimo, como expressamente o diz Morison ao descrever o seu *Sonchus africanus*, espécie que constitui a *Scorzonera tingitana* de Linneu, segundo é deposto por êste próprio botânico a pág. 385 do seu «Hortus cliffortianus».

60. **Reichárdia intermédia** Samp. (1908-9) in «Bol. Soc. Brot.» vol. XXIV, pág. 68; *Sonchus picroides* Brot. (1804) non Lamk. (1791); *Picridium intermedium* Schultz-Bip. (1840) in Webb; *Reichardia picroides* var. *intermédia* Fiori (1903-4) — Desde a Beira-Alta ao Algarve.

var. **grácilis** nob.; *Picridium intermedium* var. *grácile* Sch.-Bip. — Barca-Dalva.

Considero a *Reichardia intermédia* como espécie muito distinta e não como forma subordinada à *Reich. picroides* Roth, da qual difere profundamente não só por caracteres invariáveis mas também, na maior parte dos casos, por um aspecto particular.

A var. **gracilis** nob., encontrada por mim no Alto-Douro, é nova para Portugal.

Porto, 1932.

Les satellites chez *Narcissus reflexus* Brot. et *N. triandrus* L.

I. Les satellites des métaphases somatiques

par

ABÍLIO FERNANDES

INTRODUCTION

Ce travail a été fait dans le but d'élucider les points suivants:

I— En étudiant les chromosomes somatiques de *Galtonia candicans* et *Muscari tenuiflorum*, s. NAWACHINE (1912) a constaté chez ces plantes l'existence d'un dimorphisme nucléaire, dimorphisme se traduisant par l'apparition d'une race symétrique, pourvue de satellites de même taille, et d'une race asymétrique, pourvue d'un grand satellite (aussi grand que celui de la première race) et d'un autre plus petit. Pour expliquer l'apparition de la race asymétrique, l'auteur suppose qu'elle est issue de l'hybridation d'individus appartenant à des races symétriques, pourvues respectivement de grands et de petits satellites. S'il en était ainsi, on devrait voir apparaître, dans la descendance de ces hybrides, des individus symétriques possédant deux petits satellites. *Galtonia candicans* serait donc trimorphe au lieu d'être dimorphe. Cependant, s. NAWACHINE n'a pas trouvé de plantes pourvues de deux petits satellites; il en a donc conclu que cette combinaison homozygotique n'était pas viable.

M. NAWACHINE (1926) trouve, chez *Crepis Dioscoridis*, les trois races théoriquement attendues, qu'il désigne par les symboles ++, +- et --. Quant à l'origine des races asymétriques, il fait sienne l'opinion de s. NAWACHINE.

Contrairement à ce qui se passe chez *Galtonia*, M. NAWACHINE a trouvé les trois races, mais, comme les plantes ont été étudiées à l'état de germination, l'auteur croit possible qu'une de ces trois races soit incapable d'arriver à l'état adulte. C'est pourquoi, *Crepis Dioscoridis* n'aurait, à l'état adulte, que deux races comme *Galtonia candicans*.

Au cours de nos recherches antérieures sur les narcisses, (FERNANDES 1934), nous avons rencontré un exemplaire de *Narcissus reflexus* possédant une garniture chromosomique

remarquable au point de vue de la taille des satellites de la paire Pp'. En effet, alors que l'un des satellites n'était qu'une petite granulation, à peine perceptible, l'autre était un corpuscule assez gros, d'un diamètre à peu près égal à la moitié de celui du chromosome porteur. Cette plante appartenait donc à une race asymétrique. Cette découverte nous a conduit à rechercher s'il existe, chez *N. reflexus* et *N. triandrus*, à l'état adulte, les trois races théoriquement attendues ou deux seulement comme chez *Galtonia candicans*.

II — *N. reflexus* et *N. triandrus* présentent une hétérostylie trimorphe. Chez *N. reflexus*, les trois formes hétérostylées se trouvent, à l'état spontané, dans la proportion numérique suivante: 1 brévistylée: 2 longistylées: 1 médiostylée. L'examen de 175 plantes de *Crepis Dioscoridis* a permis à M. NAWACHINE de vérifier que 43 de ces plantes possédaient la constitution ++, 90 la constitution +- et 42 la constitution --, ce qui s'accorde très bien avec la proportion 1: 2: 1.

Comme la plante que nous avons étudiée était longistylée et de la constitution +-, nous étions enclin à penser qu'il existe peut-être une relation entre l'hétérostylie et la constitution nucléaire, c'est-à-dire que les formes longistylées possèderaient la constitution +- et les autres les deux autres constitutions. S'il en était ainsi, l'hétérostylie aurait, chez *N. reflexus* et *N. triandrus*, une base morphologique et les chromosomes satellitaires de ces plantes seraient comparables aux chromosomes sexuels des plantes à sexes séparés.

En est-il ainsi dans la réalité? C'est le deuxième point que nous nous proposons d'élucider.

III — Les satellites sont très fréquents chez les plantes, plus fréquents même qu'on ne le croyait autrefois. Malgré cela, leur rôle dans la physiologie nucléaire est encore peu connu. Ne pourrions-nous pas, d'après nos observations, obtenir quelques données permettant de résoudre cette question?

MATERIEL ET TECHNIQUE

Tout le matériel étudié est d'origine spontanée. *Narcissus reflexus* a été récolté dans plusieurs localités: Serra do Gerez, Póvoa de Lanhoso, Serra da Estrêla, Oliveira do Conde, Oliveira do Hospital et Quinta do Prado. Nous avons fait une

étude plus approfondie du matériel provenant de cette dernière localité. *N. triandrus* a été récolté à la Serra da Louzã.

Après triage des plantes longistylées, brévistylées et médiostylées, les bulbes ont été mis en pots au Jardin Botanique. L'année suivante, ils nous ont fourni des pointes végétatives de racines et des grains de pollen, sur lesquels nous avons effectué nos observations.

Pour obtenir des préparations de pointes végétatives de racines, nous avons employé, comme fixateurs, les liquides de NAWACHINE (modification de BRUUN), BENDA (formule donnée par LA COUR 1931) et LA COUR 2 BE. Tous ces fixateurs nous ont donné de bons résultats. Cependant, nous avons employé plus fréquemment le liquide de NAWACHINE, bien moins coûteux que les autres.

Les coupes transversales ou longitudinales, d'une épaisseur de 12-15 μ , ont été colorées à l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN et au violet de gentiane de NEWTON. Cette dernière coloration a été faite suivant la technique décrite par LA COUR (1931).

La coloration au violet de gentiane présente quelques avantages sur celle à l'hématoxyline. D'abord, cette coloration est plus rapide, puisqu'elle peut être faite en quelques heures. D'autre part, avec une différenciation bien réussie, on peut obtenir une décoloration complète du cytoplasme; les chromosomes apparaissent alors colorés en violet sur un fond clair, ce qui rend les figures plus nettes. Grâce à la transparence du colorant, l'interprétation des figures est plus aisée; on peut ainsi distinguer les satellites dans des figures qui, colorées à l'hématoxyline, ne les révéleraient plus. Le violet de gentiane donne aussi une bonne définition des constriction.

Pour l'étude des métaphases de la première division du noyau des grains de pollen, nous avons employé les trois techniques suivantes:

1 — *Fixation et coloration au carmin-acétique*:— Cette méthode est très simple: on place, sur une lame, une ou deux anthères dans une goutte de carmin-acétique. Avec deux aiguilles, on dissocie les anthères dans le carmin-acétique; les grains de pollen se dispersent dans le liquide où ils sont vite fixés et colorés. Quelques minutes après on applique une lamelle sur la goutte de carmin-acétique. Pour rendre les grains de pollen immobiles



et pour éviter l'évaporation rapide du carmin-acétique, nous avons luté les préparations, après dessiccation des bords de la lamelle, avec de la paraffine. De cette façon, les préparations se conservent en bon état deux ou trois jours. Pour obtenir une coloration plus intense des chromosomes, nous avons chauffé doucement la préparation, après application de la lamelle, en la faisant passer deux ou trois fois au-dessus de la flamme d'une allumette.

2 — *Frottis de grains de pollen*: — À l'aide du carmin-acétique, on recherche les fleurs qui ont des anthères à l'état désiré. Avec un scalpel et une aiguille, on ouvre les sacs polliniques sur une lame en faisant sortir doucement les grains de pollen. Ceux-ci sont étalés, avec le scalpel, sur la lame que l'on plonge immédiatement dans le fixateur. Comme milieu de fixation nous avons employé les liquides de NAWACHINE (modification de BRUUN) et LA COUR 2BE sans aucune modification et ces mêmes liquides dilués aux $\frac{2}{3}$ avec de l'eau distillée. Les meilleurs résultats ont été obtenus avec les fixateurs dilués.

Les frottis ont été colorés au violet de gentiane, mais la coloration n'a bien réussi qu'après un séjour très prolongé dans les alcools à 95° et absolu.

3 — *Méthode par inclusion à la paraffine*: — Nous avons également employé la méthode d'inclusion pour obtenir des mitoses dans les grains de pollen. Les meilleurs résultats ont été obtenus après emploi du fixateur 2BE de LA COUR. Comme colorants nous avons employé le violet de gentiane ou l'hématoxyline ferrique.

I — Les chromosomes somatiques de *N. reflexus* Brot. et de *N. triandrus* L.

Au cours de nos recherches antérieures (FERNANDES 1931, 1934), nous avons établi que le nombre chromosomique diploïde de *N. reflexus* était 14. Nos observations actuelles, tout en confirmant ce nombre, nous ont permis de pousser un peu plus avant l'analyse de la garniture chromosomique, ainsi que le montre la description suivante:

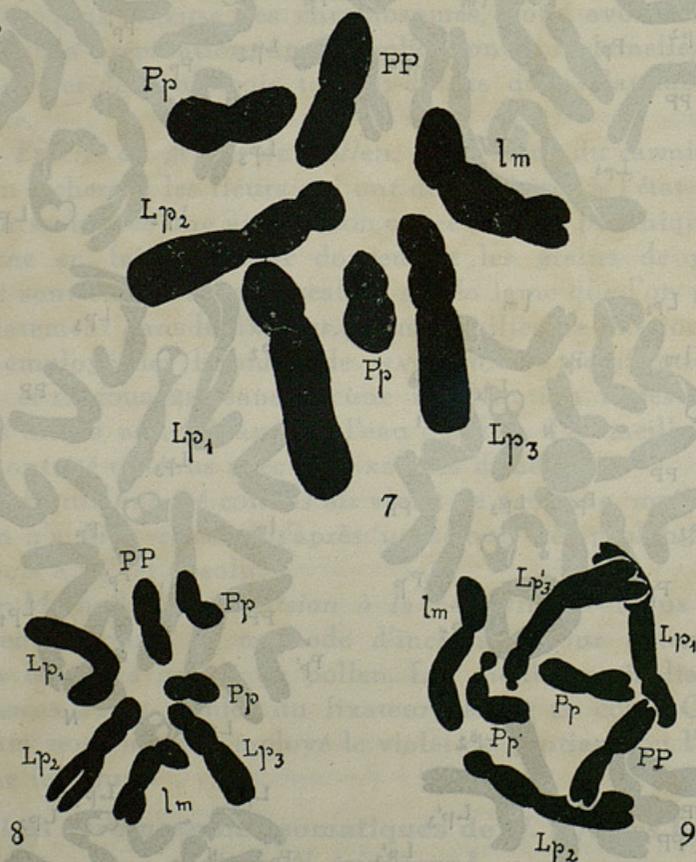
1 — Une paire du type L_p, ayant la branche courte plus longue que celle des autres chromosomes du même type. La branche L a une constriction acinétique, peu prononcée, sub-



Figs. 1-6 — *Narcissus reflexus* Brot. Plaques équatoriales dans des cellules du méristème racinaire. 1, plante longistylée de la Serra do Gerez; 2, plante longistylée de la Quinta do Prado (racine n.º 4); 3, plante longistylée de la Quinta do Prado (racine n.º 5); 4, plante médiostylée de la Quinta do Prado (racine n.º 3); 5, plante brévistylée de la Quinta do Prado (racine n.º 3); 6, plante brévistylée de la Quinta do Prado (racine n.º 4). Les chromosomes sont indiqués par les symboles respectifs. N, reste du nucléole. Nawachine (Bruun). $\times 3000$.

-médiane. Un des éléments de cette paire porte, chez quelques plantes, un satellite à l'extrémité distale (Lp_1 , figs. 1-6).

2 — Une paire du type Lp , dépourvue de satellites. La branche L a une longueur à peu près égale à celle de la même branche de

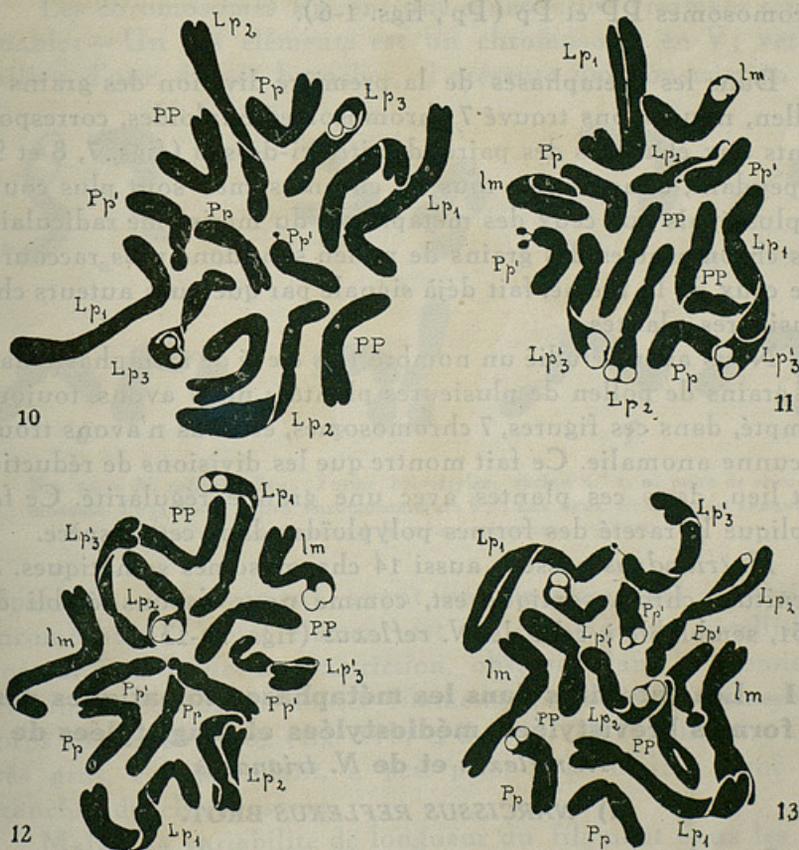


Figs. 7-9 — *Narcissus reflexus* Brot. Quinta do Prado. Métaphases dans les grains de pollen. Les chromosomes sont indiqués par les symboles respectifs. Les satellites ne sont visibles que dans la fig. 9. Carmin-acétique. Fig. 7 $\times 3600$. Figs. 8 et 9 $\times 2200$.

la paire Lp_1 , mais possède une constriction acinétique, très prononcée, localisée plus près de la constriction cinétique (Lp_2 , figs. 1-6).

3 — Une paire du type Lp , pourvue, chez quelques plantes, de satellites à l'extrémité proximale. La branche L a une longueur moindre que celle de la même branche des paires Lp_1 et

Lp_2 . Cette branche possède aussi une constriction acinétique très prononcée, localisée un peu plus près de la constriction cinétique que celle de la paire Lp_2 (Lp_3 , figs. 1-6). Lorsque la paire



Figs. 10-13 — *Narcissus triandrus* L. Serra da Louzã. Plaques équatoriales dans des cellules du méristème racinaire. **10**, plante médiostylée (racine n.° 2); **11**, plante brevistylée (racine n.° 2); **12**, plante brevistylée (racine n.° 1); **13**, plante brevistylée (racine n.° 1). Nawachine (Bruun). $\times 3000$

Lp_3 ne porte pas de satellites, il est très difficile de faire la distinction entre les paires Lp_2 et Lp_3 . C'est pourquoi, nous n'avons pu réussir à faire cette distinction dans la plupart des figures.

4 — Une paire du type lm ; la branche l possède une constriction secondaire médiane qui nous avait échappé dans nos recherches antérieures (lm , figs. 1-6).

5 — Une paire PP (PP , figs. 1-6).

6 — Une paire Pp (Pp, figs. 1-6.)

7 — Une paire Pp, ayant un satellite à l'extrémité de la branche p; la branche P est plus petite que la même branche des chromosomes PP et Pp (Pp', figs. 1-6).

Dans les métaphases de la première division des grains de pollen, nous avons trouvé 7 chromosomes haploïdes, correspondants aux éléments des paires décrites ci-dessus (figs. 7, 8 et 9). Cependant, dans ce cas, tous les chromosomes sont plus courts et plus épais que ceux des métaphases du méristème radicaire. Les chromosomes des grains de pollen sont donc plus raccourcis que ceux de la racine, fait déjà signalé par quelques auteurs chez plusieurs plantes.

Nous avons étudié un nombre très élevé de métaphases dans les grains de pollen de plusieurs plantes; nous avons toujours compté, dans ces figures, 7 chromosomes, et nous n'avons trouvé aucune anomalie. Ce fait montre que les divisions de réduction ont lieu, dans ces plantes, avec une grande régularité. Ce fait explique la rareté des formes polyploïdes dans cette espèce.

N. triandrus possède aussi 14 chromosomes somatiques. Sa garniture chromosomique est, comme nous l'avons établi dès 1931, semblable à celle de *N. reflexus* (figs. 10-13).

II — Les satellites dans les métaphases somatiques des formes brévistylées, médiostylées et longistylées de *N. reflexus* et de *N. triandrus*

1) *NARCISSUS REFLEXUS* BROT.

Les observations exposées ci-dessous concernent principalement le comportement des satellites de la paire Pp' dans les métaphases du méristème radicaire des formes brévistylées, médiostylées et longistylées.

Voici, en résumé, les résultats de nos recherches:

a) Formes brévistylées (1)

Racine n.º 1. — Dans les métaphases et anaphases nous n'avons pas trouvé de satellites à l'extrémité distale des éléments

(1) La plupart des racines étudiées ont été fournies par les plantes de la Quinta do Prado. Lorsque le matériel a une autre origine, nous le signalons, en indiquant sa provenance.

de la paire Lp_1 . Les deux chromosomes de la paire Lp_3 portent, dans quelques figures, des satellites très petits, égaux à l'extrémité proximale (fig. 14 a).

Les chromosomes Pp' ont une constitution vraiment remarquable:— Un des éléments est un chromosome en V; vers le milieu d'une de ses branches, il présente une constriction qui



Fig. 14 — *N. reflexus* Brot. Forme brévistylée; racine n.° 1. a, paire de chromosome Lp_3 ; b-f, paires chromosomiques Pp' . Les deux éléments de chaque paire appartiennent à la même métaphase. $\times 3600$.

sépare un gros segment, ayant un diamètre égal à celui du chromosome. L'autre élément est un chromosome satellitifère normal dans lequel la constriction, observée dans le premier, a été remplacée par un mince filament, qui relie le segment au corps chromosomique (fig. 14b, c, d et e). Le satellite est ainsi très gros, correspondant, à peu près, à la moitié d'une des branches du chromosome.

Malgré la variabilité de longueur du filament dans les différentes métaphases, l'aspect des deux chromosomes de la paire Pp' est, dans la plupart des figures, celui que nous venons de décrire. La différence existant entre eux ne peut pas être attribuée à l'action du fixateur, parce que nous avons constaté cette différence dans plusieurs plaques équatoriales, où les deux chromosomes étaient placés l'un à côté de l'autre. En outre, nous n'avons rencontré aucune figure dans laquelle les deux satellites fussent dépourvus de filaments, ainsi que cela aurait dû être si la différence mentionnée était provoquée par la fixation. Cette différence pourra, peut-être, s'expliquer par l'amphiplastie, phénomène découvert par NAWACHINE chez quelques hybrides d'espèces

du genre *Crepis*. Pour expliquer ce phénomène, McCLINTOCK (1934) a émis l'hypothèse suivante: Les «nucleolar-organizing bodies» des chromosomes satellitifères des deux espèces qui ont engendré l'hybride ne possèdent pas une activité analogue. Un de ces corpuscules pourra être plus actif que l'autre dans l'organisation du nucléole. De cette façon, le «nucleolar-organizing body» le plus actif emploiera rapidement la substance nucléolaire en formant un nucléole, alors que le moins actif aura peu de chance de fonctionner sinon même aucune. Ainsi, le dernier «nucleolar-organizing body» ne formera pas de nucléole ou n'en formera qu'un très petit. Dans le dernier chromosome, le satellite restera adjacent au corpuscule qu'organise le nucléole et aucun filament n'existera. L'autre chromosome, qui a produit un gros nucléole, présentera un filament satellitifère normalement développé.

Comme l'on voit, cette hypothèse pourrait expliquer aussi le comportement de la paire Pp' de cette racine.

Nous avons trouvé une métaphase (fig. 14 f) dans laquelle les deux chromosomes de la paire Pp' étaient pourvus de filaments; un de ces filaments était, cependant, plus court que l'autre. Ce fait s'explique aussi au moyen de cette hypothèse, en supposant que, dans cette cellule, le «nucleolar-organizing body» moins actif a élaboré aussi un nucléole, plus petit que celui qui a été produit par l'autre chromosome.

Le seul fait qui milite contre cette manière de concevoir les choses est celui de l'origine du matériel, parce que la plante qui a fourni cette racine ne provient pas de l'hybridation de deux espèces différentes, comme les plantes étudiées par NAWACHINE. Il n'est cependant pas improbable qu'il existe, chez l'espèce *N. reflexus* Brot., des races différentes au point de vue de l'activité des «nucleolar-organizing bodies».

Dans les figures les plus favorables à l'observation, nous avons toujours identifié les satellites; nous n'avons jamais observé ces corpuscules détachés des chromosomes respectifs en formant des fragments.

Le comportement de la paire de chromosomes Pp' de cette racine rappelle beaucoup le comportement d'un autre chromosome observé par FRANCINI (1934) chez *Paphiopedilum villosum* Pfitzer et le *Paphiopedilum barbatum* Pfitzer avec la seule différence

que, chez *Narcissus reflexus*, les segments ne sont pas détachés des chromosomes et ne constituent pas des fragments.

Racine n.° 2. — Un petit satellite a été observé à l'extrémité distale d'un des éléments de la paire Lp_1 (fig. 15 a et b). La paire Lp_3 nous semble en être dépourvue. Quant à la paire Pp' , nous avons vérifié qu'un des chromosomes est toujours dépourvu



Fig. 15 — *Narcissus reflexus* Brot. Forme brévistylée; racine n.° 2. **a**, extrémité distale du chromosome métaphasique Lp_1 en montrant le satellite; **b**, extrémité distale du même chromosome anaphasique; **c-f**, paires de chromosomes Pp' . Explication dans le texte. $\times 3600$.

de satellite; l'autre en possède un qui a, dans quelques figures, la forme d'une toute petite boule reliée au corps chromosomique par un filament très mince (fig. 15 c).

Quelquefois le satellite est soudé au corps du chromosome en formant un petit mamelon (fig. 15 d) à l'extrémité de la branche; en d'autres cas, il a l'aspect d'un filament court, plus épais que les filaments qui normalement relient le satellite au chromosome (fig. 15 e). Enfin, dans certaines figures, nous n'avons observé aucun de ces éléments (fig. 15 f).

Racine n.° 3. — Cette racine offre une constitution remarquable au point de vue des dimensions des chromosomes. En effet, quoique nous n'ayons pas effectué de mensurations, toutes les figures, situées à n'importe quelle région de la racine, présentent des chromosomes visiblement plus courts et plus épais que ceux des autres racines étudiées (fig. 5). Les constrictionnements sont très bien marqués et les chromosomes rappellent, par leur aspect, ceux des métaphases de la première division des grains de pollen. Cette différence de dimensions des chromosomes ne peut pas être attribuée à l'action de la température ni du fixa-

teur, parce que les autres racines (racines n.^{os} 4 et 5), fixées avec le contenu du même flacon et ayant subi un traitement analogue, ont des chromosomes normaux, semblables à ceux de toutes les autres. D'après les résultats obtenus par quelques auteurs, le degré de contraction linéaire des chromosomes somatiques et méiotiques est contrôlé génétiquement. D'après cette



Fig. 16 — *Narcissus reflexus* Brot. Forme brévistylée; racine n.^o 3. Figures illustrant le comportement de la paire Pp'. $\times 3600$.

opinion, la plante étudiée pourrait avoir pris naissance par mutation du gène qui contrôle le degré de contraction des chromosomes somatiques. Il serait très important de chercher à vérifier cette hypothèse en hybridant des plantes à chromosomes raccourcis et des plantes à chromosomes normaux. Il serait important aussi d'analyser les chromosomes méiotiques chez la plante que nous avons observée.

En ce qui concerne les satellites, cette racine présente le comportement suivant:

Paire Lp_1 dépourvue de satellites;

Paire Lp_3 pourvue de satellites petits, égaux; les filaments ont été, probablement, raccourcis au minimum, et les satellites sont soudés au corps chromosomique (fig. 5);

Paire Pp' pourvue de satellites petits et égaux; dans la plupart des figures, les filaments se présentent raccourcis comme ceux de la paire Lp_3 (fig. 5 et 16a); sur quelques figures nous n'avons observé qu'un de ces éléments (fig. 16f); nous avons rarement trouvé des figures dans lesquelles un des satellites présente un filament (fig. 16 b, c, d) et plus rarement encore des figures où tous deux montrent un filament (fig. 16 e).

Racine n.^o 4. — La paire Lp_1 est, peut-être, dépourvue de

satellites. La paire Lp_3 en possède qui sont de la même taille que ceux de la racine n.° 1 (fig. 6). Le comportement de la paire Pp' est représenté par la figure 17. Dans quelques figures, nous



Fig. 17 — *N. reflexus* Brot. Forme brévistylée; racine n.° 4. a-d, figures illustrant le comportement de la paire Pp' . $\times 3600$.

avons vu les deux satellites (fig. 17 b); en d'autres, un chromosome porte un satellite et l'autre seulement le filament (fig. 17 c, d); souvent, un chromosome est dépourvu de toute formation satellitifère (fig. 17 a).



Fig. 18 — *N. reflexus* Brot. Forme brévistylée; racine n.° 5. Comportement de la paire Pp' dans les métaphases. $\times 3600$.

Racine n.° 5.— Nous n'avons pas observé de satellites dans les paires Lp_1 et Lp_3 . La figure 18 montre le comportement de la paire Pp' .

Racine n.° 6.— Les chromosomes Lp_1 et Lp_3 n'ont pas été étudiés. La paire Pp' possède des satellites très inégaux et présente un comportement remarquable, car elle nous montre,



Fig. 19 — *N. Reflexus* Brot. Forme brévistylée; racine n.° 6. Explication dans le texte. $\times 3600$.

d'une façon frappante, que la taille des satellites n'est pas constante dans toutes les cellules de la même racine. Dans quelques figures, un des satellites est très gros ayant la taille de ceux de la racine n.° 1. Par contre, dans d'autres figures, ce même satellite est bien plus petit (fig. 19).

Racine n.° 7.— Les chromosomes Lp_1 et Lp_3 n'ont montré aucun satellite. Le comportement de la paire Pp' est représenté par la figure 20.



Fig. 20 — *N. reflexus* Brot. Forme brévistylée; racine n.° 7. Figures illustrant le comportement de la paire Pp' . $\times 3600$.

Racine n.° 8.— Les chromosomes Lp_1 et Lp_3 n'ont pas été

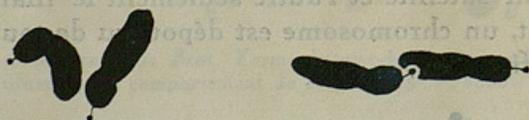


Fig. 21 — *N. reflexus* Brot. Forme brévistylée; racine n.° 8. Explication dans le texte. $\times 3600$.

étudiés. La paire Pp' est pourvue de satellites très petits, égaux (fig. 21).

b) Formes médiostylées

Racine n.° 1.— Les chromosomes Lp_1 et Lp_3 ne nous ont pas montré de satellites. La paire Pp' présente le comportement suivant:

Dans la plupart des plaques équatoriales un chromosome



Fig. 22 — *N. reflexus* Brot. Forme médiostylée; racine n.° 1. Explication dans le texte. $\times 3600$.

est dépourvu de satellite; l'autre en possède un très petit (fig. 22 a, b, c). Dans quelques figures les deux chromosomes ne portent pas de satellites (fig. 22 e). Une métaphase nous a montré

deux satellites égaux, plus petits que celui qui a été observé très fréquemment (fig. 22 d).



Fig. 23 — *N. reflexus* Brot. Forme médiostylée; racine n.° 2. **a, b**, chromosomes métaphasiques Lp_1 montrant un satellite très petit à l'extrémité distale. **c-f**, paires Pp' . Explication dans le texte. $\times 3600$.

Racine n.° 2.— Un des éléments de la paire Lp_1 possède un satellite très petit, plus petit même que celui qui a été observé dans la racine n.° 2 des formes brévistylées (fig. 23 a, b). La paire Lp_3 n'a pas été soigneusement étudiée. La paire Pp' a des



Fig. 24 — *N. reflexus* Brot. Forme médiostylée; racine n. 3.° **a-c**, chromosomes Lp_1 ; **d-g**, paires Pp' . Remarquer la variation dans la taille des satellites. Explication dans le texte. $\times 3600$.

satellites inégaux. Parfois, le plus petit satellite est réduit au filament (fig. 23 e). Dans d'autres figures, le filament n'est pas visible (fig. 23 f). Nous n'avons pas vérifié l'existence d'une variation sensible de la taille du plus grand satellite.



Fig 25 — *N. reflexus* Brot. Forme médiostylée; racine n.° 4. Figures représentant le comportement de la paire Pp'. $\times 3600$.

Racine n.° 3.— Un des chromosomes de la paire Lp_1 porte, comme la racine n.° 2, un satellite à l'extrémité distale. Dans cette racine nous avons remarqué une variation très nette de la taille de cet élément (fig. 24 a, b, c). La paire Lp_3 est seulement pourvue de filaments (fig. 4). La paire Pp' a des satellites fort inégaux, ainsi que la figure 24, d-g le représente. Nous avons observé une variation sensible de la taille du grand et du petit satellite. La variation de la taille du petit satellite est assez nette, comme le montre la figure 24.



Fig. 26 — *N. reflexus* Brot. Forme médiostylée; racine n.° 5. Paire Lp_3 possédant des satellites plus gros que ceux qui ont été trouvés chez les autres racines. $\times 3600$.

Racine n.° 4.— Les chromosomes Lp_1 et Lp_3 n'ont pas été étudiés. La fig. 25 représente le comportement de la paire Pp'.

Racine n.° 5.— Les chromosomes Lp_1 n'ont pas été examinés. La paire Lp_3 présente des satellites égaux, plus gros que ceux observés dans les autres racines (fig. 26). La paire Pp' n'a pas été étudiée.

c) Formes longystilées

Racine n.° 1.— Nous n'avons observé aucun satellite dans la paire Lp_1 . Dans quelques figures, les chromosomes Lp_3 étaient pourvus de ces éléments (fig. 27 a). Pour analyser le comporte-

ment de la paire Pp' , nous avons étudié soigneusement 50 plaques équatoriales très nettes. Nous avons vérifié qu'un des chromosomes est toujours dépourvu de satellite; l'autre en possède un



Fig. 27 — *N. reflexus* Brot. Forme longistylée; racine n.° 1. a, paire Lp_3 ; b-k, paires Pp' . Explication dans le texte. $\times 3600$.



Fig. 28 — *N. reflexus* Brot. Forme longistylée; racine n.° 2. Comportement, au point de vue satellitifère, de la paire Pp' . $\times 3600$.

qui se présente comme une toute petite boule, plus ou moins grande, ou comme un simple filament (fig. 27 b-k).

Racine n.° 2. — La paire Pp' a été seule étudiée: les satellites

sont inégaux et se comportent de la façon représentée dans la figure 28.

Racine n.º 3.— Comme dans la racine antérieure, la paire Pp' a été la seule étudiée. Les satellites sont inégaux et présen-



Fig. 29— *N. reflexus* Brot. Forme longistylée; racine n.º 3. Plusieurs aspects de la paire Pp'. Remarquer la variation de la taille des deux satellites. $\times 3600$.

tent, tous les deux, une variation sensible de grandeur dans les diverses plaques étudiées (fig. 29).



Fig. 30— *N. reflexus* Brot. Forme longistylée; racine n.º 6. Explication dans le texte. $\times 3600$.

Fig. 31— *N. reflexus* Brot. Forme longistylée; racine n.º 7. Explication dans le texte. $\times 3600$.

Fig. 32— *N. reflexus* Brot. Serra da Estrêla; forme longistylée; racine n.º 9. Paire Pp'. $\times 3600$.

Racine n.º 4.— Nous n'avons observé des satellites que sur la paire Pp'. Ces éléments sont fort inégaux (fig. 2).

Racine n.º 5.— Le comportement dans cette racine est représenté par la figure 3.

Racine n.º 6.— Satellites de la paire Pp' de grandeur moyenne, inégaux (fig. 30).

Racine n.º 7.— Satellites de la paire Pp' petits, inégaux (fig. 31).



Fig. 33 — *N. reflexus* Brot. Serra da Estrêla; forme longistylée; racine n.º 10. Quelques aspects de la paire Pp'. $\times 3600$.

Racine n.º 8.— En tout comparable à la racine précédente.

Racine n.º 9 (Serra da Estrêla).— Satellites de la paire Pp' petits, égaux ou presque (fig. 32).

Racine n.º 10 (Serra da Estrêla).— Le comportement de la paire Pp' est représenté dans la figure 33.

Racine n.º 11 (Serra do Gerez).— Nous n'avons pas observé de satellites dans les paires Lp₁ et Lp₃. Les chromosomes Pp' en possèdent fort inégaux (fig. 1).

2) *NARCISSUS TRIANDRUS* L.

Nous n'avons étudié que cinq individus. Les observations concernent, principalement, la paire Pp'.



Fig. 34 — *N. triandrus* L. Forme brévistylée; racine n.º 1. Paire Pp'. Remarquer la variation du petit satellite. $\times 3600$.

a) Formes brévistylées

Racine n.º 1.—Satellites de la paire Pp' très inégaux; leur comportement est représenté dans la figure 34.

Racine n.º 2.—Un des éléments de la paire Lp₁ porte un petit satellite (fig. 35 a). La paire Pp' est pourvue de satellites inégaux (fig. 35 b-d).



Fig. 35—*N. triandrus* L. Forme brévistylée; racine n.º 2. a, chromosome Lp₁; b-d, paires Pp'. × 3600.



Fig. 36—*N. triandrus* L. Forme médiostylée; racine n.º 1. Paire Pp'. × 3600.

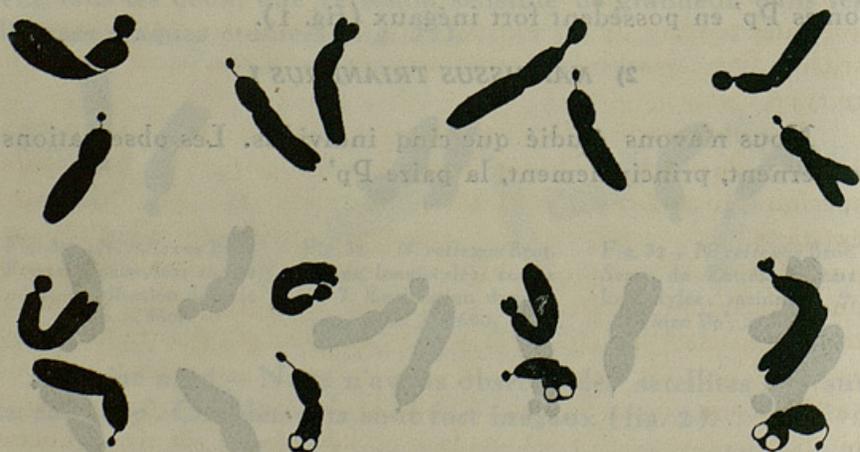


Fig. 37—*N. triandrus* L. Forme médiostylée; racine n.º 2. Explication dans le texte. × 3600.

b) Formes médiostylées

Racine n.° 1.— Satellites petits, inégaux (fig. 36).



Fig. 38 — *N. triandrus* L. Forme longistylée; racine n.° 1. $\times 3600$.

Racine n.° 2.— Satellites très inégaux. Le grand satellite présente une variation de taille très nette (fig. 37).

c) Formes longistylées

Racine n.° 1.— Satellites très grands, égaux (fig. 38).

DISCUSSION

Plusieurs caryologistes ont pensé que les garnitures chromosomiques diploïdes comportaient une seule paire de chromosomes satellitifères. Nos observations sur *N. reflexus* Brot. et *N. triandrus* L. ne s'accordent pas avec cette supposition, car quelques plantes de ces espèces, tout en étant des diploïdes, possèdent, dans leurs garnitures chromosomiques, trois paires de ce type.

Les observations de McCLINTOCK (1934) sur le *Zea mays* ont montré que les nucléoles sont formés par des corpuscules spéciaux, intensément colorables, morphologiquement distincts, existant dans certains chromosomes. L'auteur dénomme ces corpuscules «nucleolar-organizing bodies». D'après ces observations, on comprend facilement l'origine des satellites et des constriction secondaires. Ainsi, lorsque le «nucleolar-organizing body» est situé près de l'extrémité d'une branche chromosomique, un satellite sera formé par suite de la croissance du nucléole entre le «nucleolar-organizing body» et l'extrémité de la branche. Dans le cas où le «nucleolar-organizing body» occupe une position médiane, une constriction secondaire se formera de la même

séparés, et les satellites ne seront pas les porteurs des gènes de l'hétérostylie.

Dans ce qui concerne à d'autres caractères caryologiques, hors les satellites, nous n'avons rencontré aussi aucune différence entre les trois formes hétérostylées. Nous pouvons donc conclure qu'il n'existe pas, chez *N. reflexus* et *N. triandrus*, une base morphologique de l'hétérostylie.

Les observations que nous venons d'exposer montrent, d'une façon assez nette, que les satellites, chez *N. reflexus* et *N. triandrus*, ne sont pas des formations à grandeur constante. Nos observations montrent l'existence, parmi les individus d'une même espèce, d'une grande variabilité dans la taille des satellites. Cette variation a été constatée dans les trois paires satellitifères; en ce qui concerne la paire Pp', que nous avons étudié plus en détail, nous avons vérifié qu'il y existe tous les degrés de transition, depuis les formations dont la grandeur est à peu près égale à la moitié d'une branche chromosomique jusqu'aux simples filaments et même jusqu'à l'absence complète de ces derniers (fig. 39).

Un comportement semblable à celui que nous venons de signaler a été remarqué par GEITLER (1929) chez *Crepis blattarioides*, bien que, dans ce matériel, la série des formes de transition ne soit pas aussi complète que la nôtre.

Outre cette variabilité constatée dans les racines d'individus différents, nous avons vérifié aussi, avec certitude, que la taille des satellites n'est pas constante dans les différentes cellules d'un même individu. Ce fait est bien mis en évidence par le comportement de plusieurs racines (voir la partie descriptive).

SMITH (1933) a aussi observé, chez *Galtonia candicans*, que la taille des satellites n'est pas la même dans les différentes cellules d'un même individu. Cependant, cet auteur croit que les diffé-



Fig. 39 — *N. reflexus* Brot. Figure montrant la variation de la taille du satellite de la paire Pp'.

rences observées peuvent être attribuées à une variation de l'intensité de la coloration. Ce n'est point le cas dans notre matériel, car, les différences dans la taille sont parfois si considérables qu'elles ne sauraient être attribuées à des différences de coloration (voir particulièrement la racine n.º 6, fig. 19).

Ces observations, tout en montrant que la grandeur des satellites peut varier dans les différentes cellules d'un même individu, confirment la supposition de GEITLER (1929).

Les faits que nous venons de mentionner montrent, en accord avec GEITLER et en opposition avec M. NAWACHINE, que *les satellites ne sont pas des formations constantes, ontogénétiquement et phylogénétiquement invariables.*

Étant donné la variabilité mentionnée ci-dessus, nous pouvons dire qu'il n'y a pas, chez *N. reflexus* et *N. triandrus*, trois races différentes au point de vue de la constitution des chromosomes satellitifères. Au contraire, nous pourrions dire qu'il existe une infinité de races symétriques et asymétriques. À vrai dire, nous ne pouvons même pas parler de races symétriques et asymétriques, car, étant donné la variabilité des satellites dans les cellules d'un même individu, une plante quelconque pourvue, par exemple, de satellites égaux au début de son développement, pourra ultérieurement devenir asymétrique ou, même, se constituer d'une mosaïque, plus ou moins complexe, de cellules symétriques et asymétriques. L'apparition de plantes asymétriques n'est donc pas seulement provoquée, comme S. NAWACHINE et M. NAWACHINE le croient, par l'hybridation d'individus symétriques de deux races différentes.

En étudiant quelques races de *Zea mays*, McCLINTOK (1934) a vérifié que le point de la plus grande activité du «nucleolar-organizing body» n'est pas toujours le même. Ainsi, dans quelques races, ce point est localisé à l'extrémité adjacente au filament du satellite. Dans d'autres, il est situé vers le milieu du «nucleolar-organizing body» et dans d'autres, enfin, il est situé à son extrémité proximale (extrémité opposée à celle où s'insère le satellite). Dans le premier cas, le nucléole sera organisé entre le «nucleolar-organizing body» et le satellite, et ce corpuscule aura un aspect normal dans les stades plus avancés de la prophase et dans la métaphase. Dans le deuxième cas, le nucléole sera formé vers le milieu du «nucleolar-organizing body», et,

dans les derniers stades de la prophase et dans la métaphase, apparaîtra un satellite plus gros, formé par la moitié du «nucleolar-organizing body» attachée au satellite. Dans le troisième cas, il résultera un satellite encore plus volumineux, formé par le «nucleolar-organizing body» et par le satellite lui même. En supposant que le «nucleolar-organizing body» soit très volumineux et que la localisation du point de la plus grande activité varie chez les diverses races et se trouve à toutes les positions possibles, nous pourrions expliquer facilement la variation de la taille des satellites. Cependant, une telle explication ne peut s'appliquer à nos observations, particulièrement en ce qui concerne la paire chromosomique Pp', pour les deux raisons suivantes:

1) La branche p a une longueur à peu près constante dans tous les chromosomes. Cela ne devrait pas se produire dans le cas où la taille des satellites varierait pour la raison indiquée ci-dessus. Pour que cette hypothèse fût correcte, il faudrait que nous ayons constaté que la branche p est plus courte chez les chromosomes à grands satellites que chez ceux à petits satellites. Dans le cas de satellites très petits, le chromosome devrait être isobrachial et son satellite situé à l'extrémité de la branche. Ce n'est pas le cas, car, ainsi que nous l'avons dit, la longueur de la branche est la même dans tous les types satellitifères, sans aucune relation avec la grandeur des satellites.

2) Si nous admettons cette hypothèse, nous ne pourrions pas expliquer la variabilité de la grandeur des satellites dans les cellules d'un même individu, sauf si nous admettons que la position du point de plus grande activité du «nucleolar-organizing body» est aussi variable dans les diverses cellules d'un même individu. Cette supposition, cependant, n'est pas en accord avec les observations de McCLINTOCK.

Dans un travail précédent (FERNANDES 1934), nous avons émis l'hypothèse suivante pour expliquer l'apparition des grands satellites: ils ont été engendrés soit par la translocation de toute ou presque toute la chromatine d'un des satellites dans le satellite homologue, soit par la translocation, dans un des satellites, de la chromatine provenant d'une partie quelconque des autres chromosomes.

Cependant, cette dernière interprétation ne s'accorde guère avec l'existence de tous les degrés de transition entre les plus

grands et les plus petits satellites. L'apparition d'une telle série justifie plutôt l'idée que la variabilité de la grandeur doit être causée par la perte lente et graduelle de la substance des satellites ainsi que l'a supposé M. NAWACHINE (1926). Ce processus pourra expliquer la variabilité que nous avons constatée. Il est possible que la substance des satellites soit déversée dans le nucléole et éliminée, ultérieurement, au cours des derniers stades de la prophase, lorsque le nucléole se dissout.

Ainsi, le comportement des satellites dans les méristèmes radiculaires de *N. reflexus* et de *N. triandrus* justifie la conclusion suivante: *Les satellites, dans ces deux espèces, ne sont que des segments chromosomiques en voie d'élimination.*

GEITLER (1929) a trouvé, chez *Crepis rubra*, des plantes possédant des satellites très grands et égaux. Au point de vue des caractères de la morphologie externe, ces plantes ne différaient pas du type normal de l'espèce, pourvu de satellites plus petits. Cette observation permet de croire que les satellites sont peut-être dépourvus de gènes, ou en possèdent d'une forme inactive. De nouvelles recherches s'imposent pour éclaircir ce point.

La perte de la substance des satellites a lieu, dans les tissus somatiques, d'une façon lente et graduelle, comme le montre le comportement de quelques racines. Par ce processus, un chromosome primitivement isobrachial PP a été converti en chromosome hétérobrachial Pp. Nous pouvons supposer que les chromosomes hétérobrachiaux peuvent, par ce même processus, être transformés en chromosomes céphalobrachiaux. La théorie de la transformation de M. NAWACHINE se trouve ici amplement confirmée. Cette perte de chromatine pourrait, peut-être, comme le croit M. NAWACHINE, provoquer l'apparition d'espèces nouvelles.

Si les satellites prennent naissance en même temps sur les deux chromosomes homologues et si la perte de la substance des deux satellites se produit avec la même intensité, le nombre de plantes à satellites inégaux devra être égal à celui des plantes à satellites égaux (grands et petits). Cependant, nos observations montrent que les plantes à satellites inégaux sont très fréquentes; leur nombre est plus de deux fois supérieur à celui des plantes à satellites égaux. Ce fait montre donc que la perte de la matière des deux satellites n'a pas lieu simultanément avec la même intensité.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nos observations sur les satellites des métaphases somatiques de plusieurs individus de *Narcissus reflexus* Brot. et *N. triandrus* L. peuvent être ainsi résumées:

I. — Nos observations ne concordent pas avec l'hypothèse de l'existence d'une seule paire de chromosomes satellitifères dans les garnitures diploïdes. En effet, nous avons rencontré quelques plantes, dont les garnitures diploïdes étaient pourvues de trois paires de ce type.

II. — Les deux espèces étudiées sont très polymorphes au point de vue de la taille des satellites, leur présence ou leur absence. Particulièrement net est le polymorphisme de la paire Pp', où nous avons constaté l'existence de tous les degrés de transition depuis les formations dont la grandeur est à peu près égale à la moitié d'une branche chromosomique jusqu'à de simples filaments et même jusqu'à l'absence de ces derniers.

III. — Étant donné la grande variabilité de la taille des satellites, nous ne pouvons pas admettre, chez *N. reflexus* et *N. triandrus*, l'existence de races symétriques et asymétriques au point de vue de la grandeur des satellites.

IV. — Il n'existe, chez *N. reflexus* et *N. triandrus*, aucune relation entre la constitution satellitifère de la paire Pp' et l'hétérostylie. Comme les trois formes hétérostylées ne diffèrent pas aussi dans d'autres caractères caryologiques, nous pouvons dire qu'il n'existe pas, chez ces deux espèces, une base morphologique de l'hétérostylie.

V. — La taille des satellites n'est pas constante chez les différents individus. Elle varie également dans les cellules d'un même individu. Ainsi, les satellites ne sont pas des formations ontogénétiquement et phylogénétiquement invariables, comme le croit M. NAWACHINE.

VI. — La variabilité de la taille des satellites ne peut s'expliquer par l'hypothèse de l'existence de races différentes quant à la localisation du point de plus grande activité du «nucleolar-organizing body». Les faits parlent plutôt dans le sens d'une perte lente et graduelle subie par la substance des satellites. Ceux-ci ne seraient donc, chez *N. reflexus* et *N. triandrus*, que des segments chromosomiques en voie d'élimination.

VII. — La perte de la substance des satellites a lieu, d'une façon lente, dans les mitoses somatiques.

VIII. — Par perte de chromatine, un chromosome isobrachial PP a été converti en chromosome hétérobrachial Pp, fait en accord parfait avec les idées de M. NAWACHINE.

IX. — La perte de substance des satellites homologues n'a pas lieu simultanément avec la même intensité.

X. — Un cas probable d'amphiplastie a été observé dans une racine de *N. reflexus*. S'il en est bien ainsi, cette observation montre l'existence, parmi les individus d'une même espèce, de races différentes quant à l'activité des «nucleolar-organizing bodies».

XI. — Chez *N. reflexus*, nous avons trouvé une plante à chromosomes raccourcis. Cette plante offre donc un nouvel exemple de l'apparition, parmi les individus d'une même espèce, de races caractérisées par une plus grande contraction linéaire des chromosomes.

BIBLIOGRAPHIE

- BARANOV, P., 1926. — Cytologische und embryologische Untersuchungen an *Drimiopsis maculata* Lindl. *Zeitschr. f. Zellf. und mikrosk. Anat.* 3, 131-148.
- BRIUN, H. G., 1932. — A theory on the cytologically irregular species *Viola canina* L. *Hereditas*, 26, 63-72.
- DARLINGTON, C. D., 1932. — Recent advances in cytology. *J. & A. Churchill. London.*
- DELAUNAY, L. N., 1929. — Kern und Art. Typische Chromosomenformen. *Planta*, 7, 100-112.
- FERNANDES, A., 1931. — Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas. *Bol. Soc. Brot.*, 7 (II sér.), 1-122.
- 1934. — Nouvelles études caryologiques sur le genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Brot.*, 9 (II sér.), 1-201.
- FRANCINI, E., 1934. — Ibridazione interspecifica nel genere *Paphiopedilum*. *Cariologia di Paphiopedilum villosum* Pfitz., *Paph. barbatum* Pfitz. e *Paph. Harrisianum* (*Paph. villosum* ♀ x *Paph. barbatum* ♂). *Nuovo Giornale Botanico Italiano (nuova serie)*, 41, 189-237.
- GEITLER, L., 1929. — Zur Cytologie von *Crepis*. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.* 9, 287-296.
- HEITZ, E., 1928. — Das heterochromatin der Moose I. *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, 69, 762-818.
- 1931 a. — Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nukleolen. *Planta*, 12, 775-844.
- 1931 b. — Nukleolen und chromosomen in der Gattung *Vicia*. *Planta*, 15, 495-505.
- LA COUR, L., 1931. — Improvements in everyday technique in plant cytology. *J. Roy. Micr. Soc.*, 51, 119-126.

- McCLINTOCK, B., 1934. — The relation of a particular chromosomal element to the development of the nucleoli in *Zea mays*. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.*, 21, 294-328.
- NAWASCHIN, M., 1926. — Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in bezug auf die Artbildung. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.*, 4, 171-215.
- 1934. — Chromosome alterations caused by hybridization and their bearing upon certain general genetic problems. *Cytologia*, 5, 169-203.
- NAWASCHIN, S., 1927. — Zellkerndimorphismus bei *Galtonia candicans* Des. und einigen verwandten Monokotylen. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 45, 415-428.
- SENJANINOVA, M., 1926. — Das Verhalten des Nukleolus und der Trabanten während der somatischen Mitosen und den Reifeteilung bei *Ranunculus acer* L. *Zeitschr. f. Zellf. u. mikrosk. Anat.*, 3, 417-427.
- SMITH, F. H., 1933. — The relation of the stellites to the nucleolus in *Galtonia candicans*. *Amer. J. Bot.*, 20, 188-195.
- SOROKIN, H., 1929. — Idiograms, nucleoli and satellites of certain *Ranunculaceae*. *Amer. J. Bot.*, 16, 407-420.
- SPRUMONT, G., 1928. — Chromosomes et satellites dans quelques espèces d'*Ornithogalum*. *La Cellule*, 38, 271-292.

REMARQUE SUR L'HÉTÉROSTYLIE DE *NARCISSUS TRIANDRUS* L. ET DE *N. REFLEXUS* BROT.

par

ABÍLIO FERNANDES

INTRODUCTION

L'EXISTENCE d'une hétérostylie trimorphe chez quelques espèces du genre *Narcissus* (*N. triandrus* L., *N. calathinus* L. = *N. reflexus* Brot. et *N. scaberulus* Henriq.) a été signalée par JÚLIO HENRIQUES en 1887 et 1888. Les observations de l'auteur portugais sont passées inaperçues aux yeux de ses successeurs, puisqu'ils se bornent à indiquer les familles des *Oxalidaceae*, *Geraniaceae*, *Lythraceae* et *Pontederiaceae* comme étant les seules où a été observé un tel trimorphisme. À ces familles, nous devons donc ajouter celle des *Amaryllidaceae* où, tout au moins dans le genre *Narcissus*, se rencontre aussi une hétérostylie trimorphe.

Nous avons pu confirmer les observations de JÚLIO HENRIQUES relatives aux espèces ci-dessus mentionnées. Nous n'avons pas encore étudié, de ce même point de vue, les autres espèces du genre; cependant, nous croyons que d'autres encore se comportent de la même façon. Nous espérons pouvoir faire cette étude l'an prochain.

L'étude de la génétique de l'hétérostylie trimorphe a été poursuivie seulement chez le *Lythrum salicaria* et chez quelques espèces d'*Oxalis*, les autres groupes n'ayant pas encore retenu l'attention des chercheurs. L'état actuel de nos connaissances, dans ce domaine, a été exposé par v. UBISCH (1925) et par LEHMANN (1928). Le résumé qui suit a été rédigé d'après la publication de LEHMANN (1928).

Les premières observations datent de DARWIN; cet auteur a vérifié que, par autofécondation, chez *Lythrum salicaria* et chez quelques espèces d'*Oxalis*, les formes longistylées donnent exclusivement des formes de même type; que les formes médiostylées, par autopolinisation également, donnent des formes longistylées et médiostylées; et que les formes brévistylées, toujours par

autofécondation, donnent des formes longistylées et brévistylées.

Plus tard, nous trouvons les travaux de BARLOW. Les résultats obtenus par cet auteur, avec *Lythrum salicaria*, ont été résumés par LEHMANN (1928) de la façon suivante :

Les plantes longistylées donnent exclusivement, par autopollinisation, des plantes longistylées. Le caractère style long est donc pur récessif, comme chez les *Primulas* à hétérostylie dimorphe.

Les plantes longistylées croisées avec les formes médiostylées donnent seulement les deux formes parentes.

Le croisement longistylée \times brévistylée a donné aussi, sauf une exception, les deux formes parentes.

Le croisement médiostylée \times brévistylée donne les trois formes en rapport non défini.

Pour expliquer les résultats de BARLOW, v. UBISCH (1925) a émis l'interprétation factorielle suivante :

Les formes longistylées sont pures récessives en ce qui concerne deux paires de facteurs, et ont ainsi la formule aabb.

Le caractère style moyen est produit par le facteur B. Les formes médiostylées possèdent ainsi la constitution aaBb¹ et aaBB; cependant, les plantes du premier type sont les plus fréquentes.

Le caractère style court est produit par un facteur A, plus actif que B; toutes les formes qui ont les facteurs A et B sont donc brévistylées. Ces formes pourront avoir les constitutions suivantes: Aabb, AaBb, AaBB, AABb et AAbb.

Cependant, les résultats obtenus par BARLOW ne concordent pas tous avec l'interprétation de v. UBISCH.

Plus récemment, EAST (cité par LEHMANN), voulant interpréter les résultats qu'il avait obtenus avec *Lythrum salicaria*, a émis une hypothèse encore plus complexe que celle de v. UBISCH. Voici cette hypothèse, transcrite par LEHMANN (1928). «Long-styled flowers are the ultimate recessive. Short-styled flowers are determined by a factor A and may or may not carry Mid. Mid-styled flowers are conditioned by duplicate factors Ma and Mb in the same linkage group. There is about 10 per cent crossing-over in both the male and the female gametes, though there appears to be slightly less crossing-over in the females than there is in the males. The presence of either or both of the factors condi-

tioning Mid in the homozigous condition produces lethal effect.»

Comme l'on voit par le résumé ci-dessus, le problème de l'hérédité de l'hétérostylie de *Lythrum salicaria* est très complexe et, nous semble-t-il, pas encore complètement éclairé. Il en est de même pour les espèces d'*Oxalis*.

Le présent travail n'est qu'une contribution préliminaire à l'étude de ce problème chez *N. triandrus* et *N. reflexus*. D'après les rapports numériques des formes longistylées, brévistylées et médiostylées que nous avons trouvées dans la nature, nous espérons pouvoir montrer, dans la suite de ce travail, que l'hérédité de l'hétérostylie trimorphe, chez ces deux espèces, a lieu différemment que chez les autres espèces déjà étudiées. Cependant, l'interprétation que nous donnons des faits observés n'est que provisoire, car elle est uniquement basée sur la proportion numérique des trois formes que nous avons rencontrées à l'état spontané. Nous essaierons plus tard de formuler une interprétation définitive par l'analyse de la descendance de croisements convenables. Comme le développement des narcisses est très lent et que nos observations sur les populations sauvages nous semblent présenter dès maintenant quelque intérêt, nous nous sommes décidé à en publier les résultats avant même de connaître les résultats des croisements.

OBSERVATIONS

1) *Narcissus triandrus* L. — Au mois de Mars de 1935, nous avons récolté, dans une station au voisinage de Penacova, 620 exemplaires de *N. triandrus*. La récolte a été faite, au hasard, par trois personnes. Les plantes ont été transportées au Laboratoire, où nous avons effectué la numération et la séparation des formes brévistylées, longistylées et médiostylées. Les résultats obtenus sont résumés dans le tableau I.

La proportion trouvée (1,17:3,93:0,9) a été calculée de la façon suivante: on divise par 6 le nombre total d'individus observés (620); on divise ensuite par le quotient obtenu (103,33) le nombre de plantes de chacune des classes. L'erreur probable a été calculée en employant la formule:

$$E_n = \pm 0,6745 \sqrt{\frac{N(K-N)}{n}}$$

où N représente un des termes de la proportion mendélienne, K la somme de ces termes et n le nombre total d'observations.

Comme l'on voit, la proportion trouvée s'accorde très bien avec la proportion théorique 1B:4L:1M.

Tableau I

N. triandrus. — Formes brévistylées, longistylées et médiostylées trouvées dans la population sauvage de Penacova.

Formes	Nombres trouvés	Nombres théoriquement attendus	Proportion trouvée	Proportion théorique	Écarts	Erreur probable
Brévistylées	121	103,3	1,17	1	0,17	± 0,061
Longistylées	406	413,3	3,93	4	0,07	± 0,076
Médiostylées	93	103,3	0,9	1	0,1	± 0,001
Total	620	620	6	6		

2) *Narcissus reflexus* Brot. — Pour cette espèce, nous avons étudié, au mois d'Avril de 1933, une population sauvage à Lomba, Quinta do Prado. Nous avons effectué deux séries d'observations, dont les résultats se trouvent dans le tableau II. Ce tableau résume aussi les résultats de l'ensemble de ces deux examens.

Dans ce tableau, les proportions trouvées et les erreurs probables ont été calculées en suivant la méthode indiquée pour le tableau I. On voit que les nombres que nous avons trouvés (1,03B:1,97L:0,99M) révèlent une correspondance presque parfaite avec la proportion théorique 1M:2L:1B. D'après les tableaux I et II, nous voyons que les proportions trouvées sont différentes pour les deux espèces: 1:4:1 pour *N. triandrus* et 1:2:1 pour *N. reflexus*.

Ces nombres sont très différents de ceux qui ont été obtenus pour le *Lythrum salicaria*, comme il ressort de l'analyse du tableau III, reproduit d'après v. UBISCH (1925).

Tabela II

N. reflexus Brot. — Formes brévistylées, longistylées et médiostylées trouvées dans la population sauvage de Lomba, Quinta do Prado.

1. ^{er} examen						
Formes	Nombres trouvés	Nombres théorique-ment attendus	Proportion trouvée	Proportion théorique	Écartss	Erreur probable
Brévistylées	133	125	1,06	1	0,06	± 0,052
Longistylées	240	250	1,92	2	0,08	± 0,060
Médiostylées	127	125	1,01	1	0,01	± 0,052
Total	500	500	3,99	4		
2. ^{ème} examen						
Brévistylées	79	80,25	0,98	1	0,02	± 0,065
Longistylées	165	161,5	2,05	2	0,05	± 0,076
Médiostylées	77	80,25	0,96	1	0,04	± 0,065
Total	321	321,00	4,00	4		
Total des deux examens						
Brévistylées	212	205,25	1,03	1	0,03	± 0,040
Longistylées	405	410,5	1,97	2	0,03	± 0,047
Médiostylées	204	205,25	0,99	1	0,01	± 0,040
Total	821	821,00	3,99	4		

Tableau III

Lytrum salicaria. — Formes brévistylées, longistylées et médiostylées trouvées dans quelques populations sauvages.

Auteur	Localité	Bré. : Long. : Méd.
Darwin	North-Wales	72 : 95 : 97
»	Hampshire	38 : 53 : 38
H. Kappert	Sorau N-L	44 : 64 : 36
G. v. Ubisch	Lichterfelde	35 : 31 : 21
»	»	31 : 115 : 119
»	Potsdam	43 : 15 : 51

DISCUSSION

Les résultats que nous avons obtenus pour *N. triandrus* s'expliquent facilement : — On sait, depuis DARWIN, que, dans les formes hétérostylées, les fécondations légitimes, c'est à dire celles qui ont lieu entre les pistils et les étamines du même étage, sont les seules fertiles ou à peu près. Les fécondations illégitimes restent stériles, ou ne produisent qu'un très petit nombre de graines. Par ailleurs, on sait que, dans la nature, les pollinisations légitimes ont principalement lieu parce que les insectes touchent, avec la même partie de leur corps, les organes situés à la même hauteur. Ainsi, nous aurons, dans les formes à hétérostylie trimorphe six combinaisons légitimes, comme le montre le schéma de la fig. 1.

De ce qui précède, on peut expliquer l'hérédité de l'hétérostylie de *N. triandrus* par l'hypothèse suivante: Le caractère médiostylé est produit par un facteur M et les formes médiostylées sont homozygotiques de la constitution MM. Le caractère brévistylé est produit par un facteur B et les formes brévistylées sont aussi homozygotiques de la constitution BB. La combinaison des deux facteurs MB engendre les formes longistylées, qui sont ainsi hétérozygotiques (cette supposition est rendue très probable grâce au nombre très élevé de plantes longistylées

existantes). Ainsi, en considérant les trois croisements différents (1, 2 et 3, fig. 1; les autres 1', 2' et 3' sont les réciproques et donnent le même résultat que 1, 2 et 3), nous aurons:

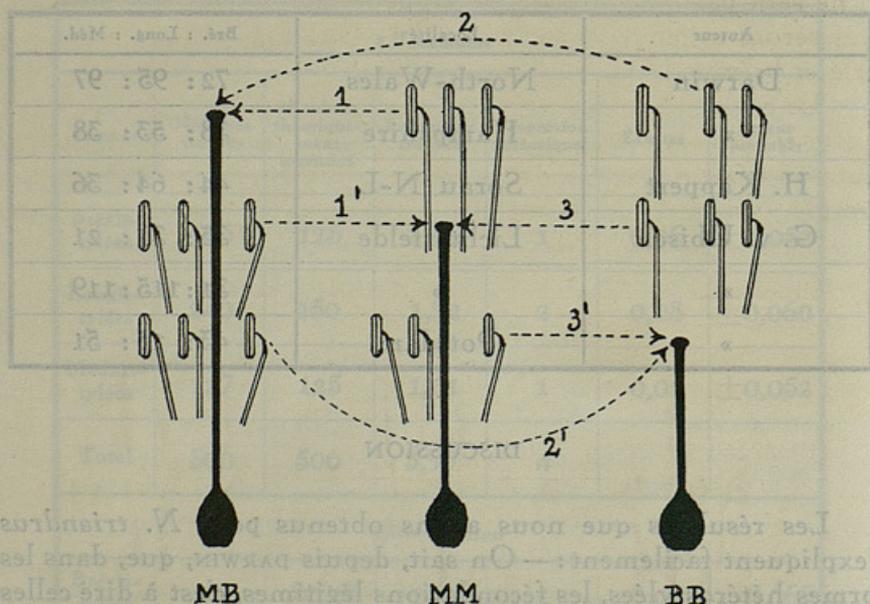


Fig. 1 — Schéma montrant les trois types de fleurs et les six combinaisons légitimes dans *N. triandrus* L.

1	2	3																		
$MB \times MM$	$MB \times BB$	$MM \times BB$																		
M B	M B	M M																		
<table border="1" style="border-collapse: collapse; width: 60px; height: 60px;"> <tr><td style="padding: 2px;">M</td><td style="padding: 2px;">MM</td><td style="padding: 2px;">MB</td></tr> <tr><td style="padding: 2px;">M</td><td style="padding: 2px;">MM</td><td style="padding: 2px;">MB</td></tr> </table>	M	MM	MB	M	MM	MB	<table border="1" style="border-collapse: collapse; width: 60px; height: 60px;"> <tr><td style="padding: 2px;">B</td><td style="padding: 2px;">MB</td><td style="padding: 2px;">BB</td></tr> <tr><td style="padding: 2px;">B</td><td style="padding: 2px;">MB</td><td style="padding: 2px;">BB</td></tr> </table>	B	MB	BB	B	MB	BB	<table border="1" style="border-collapse: collapse; width: 60px; height: 60px;"> <tr><td style="padding: 2px;">B</td><td style="padding: 2px;">MB</td><td style="padding: 2px;">MB</td></tr> <tr><td style="padding: 2px;">B</td><td style="padding: 2px;">MB</td><td style="padding: 2px;">MB</td></tr> </table>	B	MB	MB	B	MB	MB
M	MM	MB																		
M	MM	MB																		
B	MB	BB																		
B	MB	BB																		
B	MB	MB																		
B	MB	MB																		
$2M : 2L$	$2L : 2B$	$4L$																		

Le résultat total sera:

$2MM:8MB:2BB$, c'est à dire $1MM:4MB:1BB$,
ou encore $1M:4L:1B$.

L'hypothèse que nous venons de formuler explique donc parfaitement les nombres que nous avons obtenus. Les formes

longistylées, contrairement à ce qui a lieu chez *Lythrum salicaria* et chez les espèces d'*Oxalis*, seront hétérozygotiques, tandis que les formes brévistylées et médiostylées seront homozygotiques. Il ne sera pas sans intérêt de rappeler que les formes longistylées seront engendrées par la combinaison des caractères médiostylé et brévistylé.

Le cas de *N. reflexus* est d'une interprétation plus difficile. Cette espèce est tout-à-fait voisine du *N. triandrus* L.; quelques auteurs (BAKER, SAMPAIO, etc.) la considèrent même comme une simple variété de *N. triandrus*. Cette analogie parle, par consé-

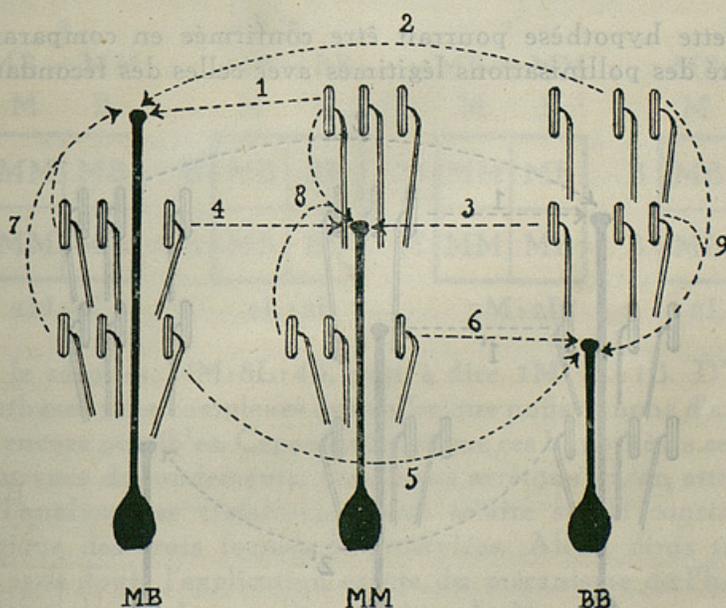


Fig. 2 — Schéma montrant les neuf fécondations possibles chez les fleurs de *N. reflexus*. 1, 2, 3, 4, 5 et 6, combinaisons légitimes; 7, 8 et 9, fécondations illégitimes.

quent, en faveur de l'existence d'un mécanisme analogue quant à l'hérédité de l'hétérostylie. Alors, en supposant, comme pour *N. triandrus*, que les formes longistylées, médiostylées et brévistylées ont respectivement les constitutions MB, MM et BB, nous pourrions expliquer la proportion 1M:2L:1B, en supposant que toutes les fécondations légitimes et illégitimes sont également fertiles (fig. 2).

Ainsi, nous aurons:

Fécondations légitimes
(1, 2, 3, 4, 5 et 6) 4MM:16MB:4BB

Fécondations illégitimes
(7, 8 et 9) 5MM: 2MB:5BB

Total 9MM:18MB:9BB

ou

1MM: 2MB:1BB,

ou encore

1M:2L:1B.

Cette hypothèse pourrait être confirmée en comparant la fertilité des pollinisations légitimes avec celles des fécondations

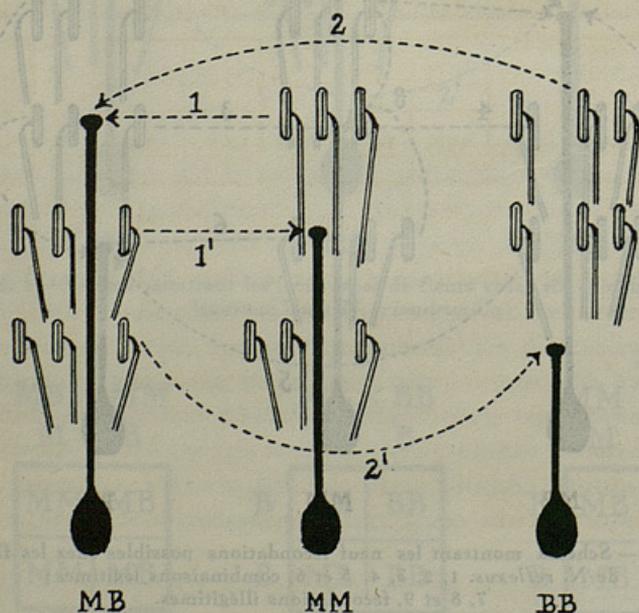


Fig. 3 — Schéma montrant le défaut des deux fécondations légitimes entre les formes médiostylées et brevistylées.

illégitimes. Malheureusement, nous n'avons pas eu à notre disposition, cette année, un nombre de plantes suffisamment élevé, ce qui nous a empêché de résoudre ce problème. En tout cas, deux plantes longistylées ont donné, par autofécondation, respectivement 4 (1 capsule) et 14 (5 capsules) graines. Ce résul-

tat montre déjà que la fertilité des autofécondations ne doit pas être aussi élevée que celle des pollinisations légitimes, ce qui rend cette hypothèse très improbable. Cependant, il est nécessaire de poursuivre encore ces recherches.

Une autre hypothèse, au moyen de laquelle nous pourrions expliquer aussi la proportion 1M:2L:1B, consiste à supposer que chez *N. reflexus*, faute d'insectes convenables ou pour une autre cause encore inconnue, les fécondations légitimes entre les formes médiostylées et brévistylées n'ont pas lieu. De cette façon, nous n'aurions que les quatre combinaisons suivantes (fig. 3)

	1	2	1'	2'
	MB × MM	MB × BB	MB × MM	MB × BB
	M B	M B	M B	M B
M	MM MB	B	MM MB	B
M	MM MB	MB BB	MM MB	MB BB
	2M:2L	2L:2B	2M:2L	2L:2B

avec le résultat: 4M:8L:4B, c'est à dire 1M:2L:1B. D'autres hypothèses plus complexes que celles que nous venons d'exposer sont encore possibles. Cependant, comme ces hypothèses seraient dépourvues de fondements, nous nous arrêtons ici, en attendant que l'analyse des croisements nous éclaire sur la constitution génétique des trois formes hétérostylées. Alors, nous trouverons sans doute l'explication exacte du mécanisme de l'hérédité de l'hétérostylie chez ces deux espèces de Narcisses.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Dans le but d'élucider le mécanisme de l'hérédité de l'hétérostylie chez *N. triandrus* et *N. reflexus*, nous avons examiné, au point de vue du rapport numérique des trois formes hétérostylées, deux populations sauvages de ces deux espèces. Les résultats obtenus sont les suivants:

1. — Chez *N. triandrus*, les trois formes hétérostylées se trouvent dans la proportion 1M:4L:1M. Cette proportion ne

peut pas s'expliquer au moyen de l'interprétation factorielle que v. UBISCH a donné pour *Lythrum salicaria* et les espèces d'*Oxalis*. Par contre, elle s'explique très bien en supposant que les formes médiostylées et brévistylées sont homozygotiques, ayant respectivement les constitutions MM et BB et que les formes longistylées sont hétérozygotiques de constitution MB.

2. — Chez *N. reflexus*, les trois formes hétérostylées se trouvent dans la proportion 1M:2L:1B. Étant données les analogies de cette espèce avec le *N. triandrus*, nous avons suggéré que les deux espèces doivent avoir un comportement semblable en ce qui concerne l'hérédité de l'hétérostylie. Pour expliquer l'apparition d'une proportion différente nous avons émis deux hypothèses: 1.^{er} Chez *N. reflexus* toutes les fécondations légitimes et illégitimes sont également fertiles; 2.^{ème} Chez *N. reflexus*, sur six fécondations légitimes possibles, les deux fécondations entre forme médiostylée et forme brévistylée n'ont pas lieu, soit à défaut d'insectes convenables, soit pour tout autre raison encore inconnue. La première hypothèse est rendue peu probable parce que deux autopollinisations que nous avons faites se sont montrées peu fertiles. La deuxième reste encore sans aucune base expérimentale.

BIBLIOGRAPHIE

- BAKER, J. G., 1888. — Handbook of the Amaryllideae. London.
- BARLOW, N., 1923. — Inheritance of the three forms in trimorphic species. *J. Genet.*, 13, 133-146.
- HENRIQUES, J. A., 1887. — Amaryllideas de Portugal. *Bol. Soc. Brot.*, 5 (1 série), 159-174.
- 1888. — Additamento ao catálogo das Amaryllideas de Portugal. *Bol. Soc. Brot.* 6 (1 série), 45-47.
- LEHMANN, E., 1928. — Selbststerilität, Heterostylie. *Handbuch der Vererbungswissenschaft*, 2, 1-43.
- SAMPAIO, G., — Manual da Flora Portuguesa. Pôrto.
- VUBISCH, G., 1925. — Genetisch-physiologische Analyse der Heterostylie. *Bibliographia Genetica*, 2, 287-342.
- 1934. — Das Fertilitätsproblem im Pflanzenreiche. *Zeit. f. Ind. Abst. Vererb.* 67, 225-241.

CYTOLOGIE ET GÉNÉTIQUE DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES HYMÉNOMYCÈTES

par

A. QUINTANILHA

INTRODUCTION

LES botanistes qui s'intéressent aux problèmes de biologie expérimentale ont toujours eu une préférence toute particulière pour les Coprins. Grâce à des facilités de culture, de germination des spores, d'analyse de tétrades, etc., le genre *Coprinus*, et particulièrement *Coprinus fimetarius*, est devenu pour les botanistes une sorte de *Drosophila*. On le considère aujourd'hui comme un sujet classique, non seulement pour l'investigation, mais aussi pour les démonstrations de laboratoire. Malheureusement la petitesse de ses noyaux a découragé les investigateurs et empêché jusqu'à présent de poursuivre parallèlement les côtés génétique et cytologique des problèmes qui se posent.

Malgré cette grande difficulté nous avons cru cependant utile d'attaquer le problème de la détermination et de l'hérédité du sexe, chez ce groupe de champignons, simultanément par des méthodes génétiques et cytologiques.

Dans un mémoire précédent (1) nous avons fait une mise au point et une étude critique de ce qu'il y avait paru à ce moment-là de plus important sur la question. Nous avons continué entretemps nos investigations et croyons pouvoir affirmer que nous avons réussi dans la résolution de quelques questions bien précises et qui contribueront puissamment à une plus claire compréhension de ces phénomènes si embrouillés de la sexualité chez les Basidiomycètes.

Le but de ce travail a été surtout l'étude des copulations illégitimes et de leur descendance; le problème des anses dans ses

(1) Quintanilha, 1933 b, «Le problème de la Sexualité chez les Champignons», Bol. Soc. Broteriana, vol. VIII (II série).

relations avec les divisions nucléaires; la génétique et la cytologie des fructifications haploïdes.

Ces investigations ont été encore réalisées à l'Institut Botanique de l'Université de Coimbra, dont le Directeur, Mons. le Prof. Carrisso, s'est toujours efforcé de nous procurer toute sorte de facilités. Un subside de la «Junta de Educação Nacional», accordé pendant six mois, et un autre du Fonds «Sá Pinto», destiné à l'acquisition de matériel scientifique, ont facilité considérablement l'exécution du travail.

Notre confrère Mons. Vieira Natividade a bien voulu nous prêter son précieux concours pour le travail de microphotographie. Mons. Cabral, notre ancien préparateur, nous a donné une collaboration sans laquelle il aurait été impossible la réalisation de telle besogne dans un si court délai.

Nous nous faisons un agréable devoir de témoigner ici notre reconnaissance à tous ceux qui ont bien voulu contribuer à la réussite de nos investigations.

CHAPITRE I

Cycle évolutif normal de *Coprinus fimetarius*

Les spores de *C. fimetarius* germent très régulièrement dans une décoction de crottin de cheval. (Fig. 1, Planche I) À une température de 22° ils germent tous, sept heures après l'ensemencement. Chaque spore donne origine à un mycélium primaire, qui ne passe jamais spontanément à l'état de mycélium secondaire. Malgré les affirmations contraires de plusieurs auteurs nous n'avons jamais vu, depuis les sept années que nous nous occupons de ces études, une production normale de fructifications haploïdes. Les mycéliums primaires ne produisent que de toutes petites ébauches de carpophores qui avortent toujours de bonne heure. Si ces fructifications arrivent à la maturation alors c'est qu'il y a eu une mutation. Nous aurons plus loin l'occasion de parler de ces fructifications haploïdes.

Pour obtenir des mycéliums secondaires il faut croiser des mycéliums primaires complémentaires. Des anastomoses se forment et, quelques jours plus tard, un mycélium à anses régulières et à divisions conjuguées commence à se développer (Fig. 1). Dans un délai de dix à quinze jours ces mycéliums fructifient

(Fig. 2 à 5, Pl. I). Les cellules hyméniales sont toutes binucléées. Dans celles qui vont donner origine aux basides, et rien que dans celles-ci, il y a une caryogamie (Fig. 6, Pl. I). Le noyau diploïde

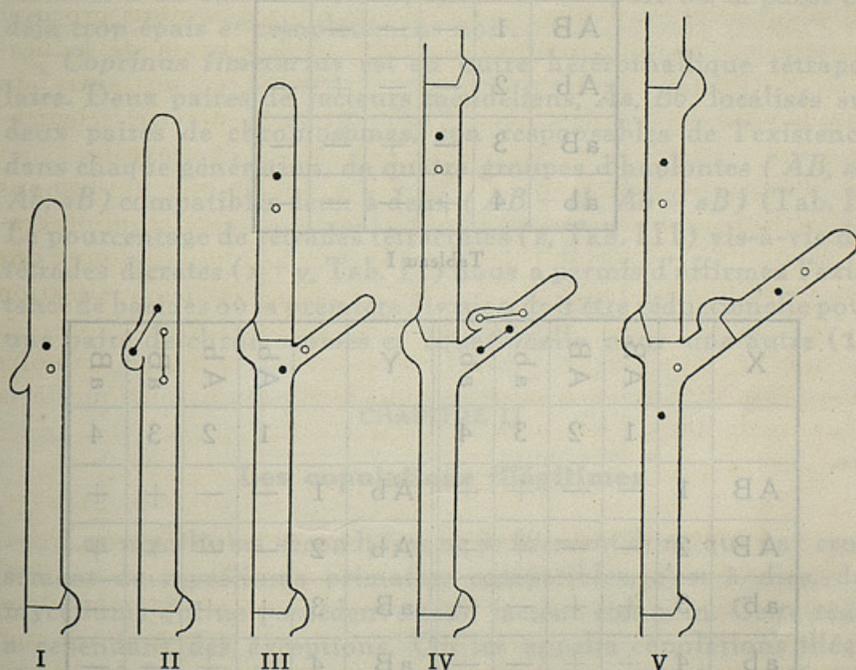


Fig. 1. Formation des anses et divisions conjuguées chez un mycélium secondaire normal ($AB \times ab$, p. ex.).

ainsi formé augmente considérablement de volume et puis se divise deux fois de suite et donne origine aux quatre noyaux haploïdes des futures spores. Ces deux divisions se passent au sommet de la baside; mais les quatre noyaux haploïdes, avant de se porter vers les stérigmates, se déplacent vers la base de la baside où ils séjournent un ou deux jours. Il est donc très improbable que dans cette migration vers la base et puis vers le sommet ils conservent leurs positions relatives, comme le prétend Miss Newton (1). Puis les quatre noyaux traversent les stérigmates et vont se loger chacun dans une spore. Là une troisième division a lieu de sorte que chaque spore mûre a deux noyaux

(1) Cf. Quintanilha (33 b), pag. 34.

		AB	Ab	aB	ab
		1	2	3	4
AB	1	-	-	-	+
Ab	2	-	-	+	-
aB	3	-	+	-	-
ab	4	+	-	-	-

Tableau I

X		AB	Ab	aB	ab	Y		Ab	Ab	aB	aB
		1	2	3	4			1	2	3	4
AB	1	-	-	+	+	Ab	1	-	-	+	+
AB	2	-	-	+	+	Ab	2	-	-	+	+
ab	3	+	+	-	-	aB	3	+	+	-	-
ab	4	+	+	-	-	aB	4	+	+	-	-

Tableau II

Z		AB	Ab	aB	ab
		1	2	3	4
AB	1	-	-	-	+
Ab	2	-	-	+	-
aB	3	-	+	-	-
ab	4	+	-	-	-

Tableau III

de la même constitution génétique, puisque la réduction se passe pendant les deux premières divisions. Les deux noyaux de la spore sont très difficiles de mettre en évidence parce qu'ils se forment à un état de développement de la spore où le paroi est déjà trop épais et complètement noir.

Coprinus fimetarius est en outre hétérothallique tétrapolaire. Deux paires de facteurs mendéliens, *Aa*, *Bb*, localisés sur deux paires de chromosomes, sont responsables de l'existence, dans chaque génération, de quatre groupes d'haplontes (*AB*, *ab*, *Ab*, *aB*) compatibles deux à deux (*AB + ab*, *Ab + aB*) (Tab. I). Le pourcentage de tétrades tétracrates (*z*, Tab. III) vis-à-vis des tétrades dicrates (*x + y*, Tab. II) nous a permis d'affirmer l'existence de basides où la première division doit être réductionnelle pour une paire de chromosomes et équationnelle pour une autre (1).

CHAPITRE II

Les copulations illégitimes

Les mycéliums secondaires ne se forment donc que par croisement de mycéliums primaires compatibles, c'est à dire, des mycéliums qui ne possèdent aucun facteur commun. Cette règle a cependant des exceptions. On les appelle copulations illégitimes. Plusieurs auteurs ont remarqué ces exceptions (Knip, Brunswik, Buller, Vandendries, Oort, etc.). Nous même, nous nous sommes occupé largement d'elles dans des travaux précédents (2). Mais personne ne les avait étudiées, d'une façon rigoureuse, en employant simultanément les techniques cytologiques et génétiques.

Dès le commencement de nos études sur ce sujet nous avons donné une grande importance à ce problème des copulations illégitimes. Nous avons prévu qu'elles devaient jouer, pour le problème de la sexualité chez les Basidiomycètes, un rôle pareil à celui des croisements de races géographiques différentes de *Lymantria* dans les célèbres travaux de Goldschmidt.

Quand on parcourt les travaux de ceux qui se sont occupés

(1) Cf. Quintanilha, 1933 b, pag. 30, et Quintanilha, 1933 a.

(2) Quintanilha (33 b).

de ce problème des copulations illégitimes on a l'impression qu'elles se produisent par hasard, sans aucune régularité et qu'en outre, elles sont normalement stériles. Brunswik remarque déjà que la tendance à la production de copulations illégitimes est d'autant plus grande que les mycéliums sont plus jeunes; et

		AB	Ab	aB	ab
		1	2	3	4
AB	1	—	—	+	+
Ab	2	—	—	+	+
aB	3	+	+	—	—
ab	4	+	+	—	—

Tableau IV

que, d'un autre côté, il n'est pas indifférent que le facteur mendélien que les deux mycéliums primaires possèdent en commun appartienne à la paire *Aa* ou *Bb*.

Nous avons confirmé et précisé les conclusions de Brunswik. Des copulations illégitimes ne sont possibles que par communauté d'un facteur de la paire *Bb*, jamais par communauté de *A* ou *a*. (Tab. IV). Et, d'autre part, l'âge des mycéliums joue un rôle tellement important, qu'on peut obtenir régulièrement des copulations illégitimes, entre toute paire de mycéliums possédant un facteur commun (*B* ou *b*), pourvu qu'on les croise suffisamment jeunes. Si, au lieu de croiser les mycéliums, on part de cultures bispèrmes, on peut être sûr qu'on obtiendra des copulations illégitimes chaque fois que les deux spores aient en commun le facteur *B* ou *b*, et rien que ceux-ci. La communauté d'un facteur de la paire *Aa* empêche toujours les copulations illégitimes.

Les mycéliums qui résultent de ces copulations illégitimes n'ont jamais été l'objet d'une étude sérieuse. On savait à peine que ces mycéliums produisaient des anses imparfaites, c'est à dire, qui ne se fusionnaient pas avec l'hyphe et restaient ainsi

fermées à leur extrémité distale; et, qu'en outre, ils continuaient souvent à produire des oïdies à la manière des mycéliums primaires.

D'après nos observations ces mycéliums illégitimes sont essentiellement caractérisés par le fait qu'ils sont simultanément primaires et secondaires, mono- et dicaryotiques. En effet, si

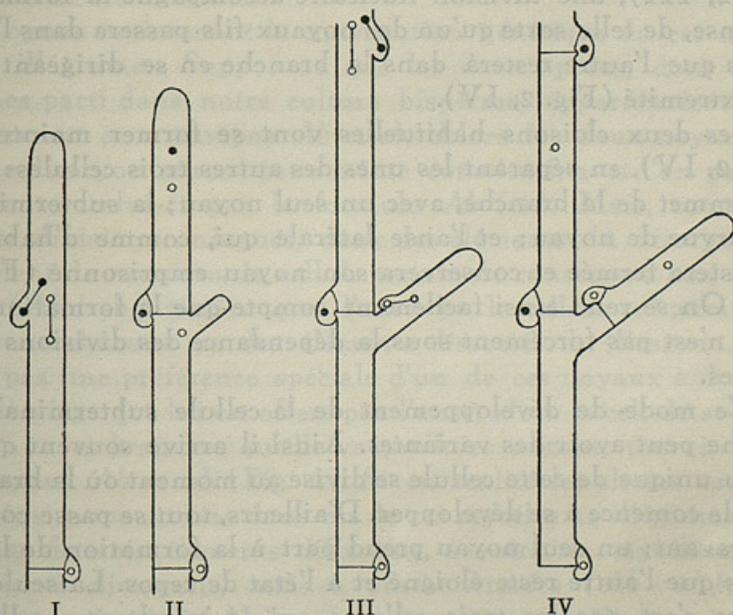


Fig. 2. Formation de pseudo-anses chez un mycélium illégitime (Ab \times ab, p. ex.).

l'on observe le développement d'un tel mycélium sur gélose, on s'aperçoit bientôt que les cellules terminales des hyphes possèdent des dicaryons (Fig. 2), qui se multiplient par des divisions conjuguées, tout à fait pareilles à celles des mycéliums secondaires. Seulement dans ceux-ci un des quatre noyaux qui se forment à chaque division conjuguée, traverse l'anse latérale et est déversé dans la cellule subterminale (Fig. 1, III, pag. 287), où un nouveau dicaryon se reforme; tandis que dans les mycéliums «illégitimes», puisque l'anse ne se fusionne pas avec la cellule subterminale, celle-ci ne contiendra qu'un seul des deux noyaux du dicaryon, l'autre restant emprisonné dans l'anse (Fig. 2, II). Ainsi à chaque division conjuguée il y aura toujours un dica-

ryon qui se conserve et un autre dont les éléments se dissocient. La cellule subterminale uninucléée de ces mycéliums illégitimes va maintenant se ramifier (Fig. 2, II et III). Son seul noyau passe dans cette ramification latérale et on assiste maintenant à quelque chose d'inouï. Dans le voisinage du noyau unique de cette branche une anse commence à se développer (Fig. 2, III); une division nucléaire accompagne la formation de l'anse, de telle sorte qu'un des noyaux fils passera dans l'anse tandis que l'autre restera dans la branche en se dirigeant vers son extrémité (Fig. 2, IV).

Les deux cloisons habituelles vont se former maintenant (Fig. 2, IV), en séparant les unes des autres trois cellules: celle du sommet de la branche, avec un seul noyau; la subterminale, dépourvue de noyau; et l'anse latérale qui, comme d'habitude ici, restera fermée et conservera son noyau emprisonné (Fig. 2, IV). On se rend ainsi facilement compte que la formation des anses n'est pas forcément sous la dépendance des divisions conjuguées.

Ce mode de développement de la cellule subterminale de l'hyphe peut avoir des variantes. Ainsi il arrive souvent que le noyau unique de cette cellule se divise au moment où la branche latérale comence à se développer. D'ailleurs, tout se passe comme auparavant; un seul noyau prend part à la formation de l'anse tandis que l'autre reste éloigné et à l'état de repos. La seule différence c'est que les trois cellules qui en résultent — celle du sommet de la branche, la subterminale et l'anse — possèdent chacune un noyau.

Il se peut aussi que l'anse soit omise, dans la formation de la branche latérale, et que celle-ci commence son développement tout de suite à la manière des mycéliums primaires. D'une façon ou d'une autre ces mycéliums «illégitimes» se distinguent des mycéliums secondaires normaux par leur constitution mixte. Ils sont partiellement secondaires, puisqu'ils possèdent des cellules à dycarions et à divisions conjuguées; ils sont partiellement primaires, puisqu'ils possèdent aussi des cellules uninucléées qui peuvent, malgré cela, produire des anses, ou se développer à la manière des mycéliums primaires, par formation de cloisons simples.

La distinction sur le frais entre un mycélium légitime et

illégitime n'offre d'ordinaire pas de difficultés. Dans les illégitimes les anses sont plus rares, toujours fermées et il y a généralement des oïdies. Celles-ci sont très rares dans les mycéliums légitimes; les anses se forment régulièrement à chaque cloison et sont ouvertes à leur extrémité distale. Il y a lieu rarement à des confusions. Le croisement avec les tests permet toujours de les éliminer.

Voyons maintenant la constitution génétique de ces mycéliums illégitimes. Supposons que les deux spores, dont nous sommes parti dans notre culture bispërme, appartenassent respectivement aux groupes Ab et ab . Alors les deux noyaux de chaque dicaryon auront cette même constitution et l'on pourra représenter celui-ci par la formule $Ab + ab$. Mais, comme à chaque division conjugüée, deux des éléments du dicaryon se dissocient de nouveau, la cellule terminale conservera son dicaryon ($Ab + ab$) tandis que l'anse et la cellule subterminale recevront chacune un des éléments dissociés du dicaryon. S'il n'y a pas une préférence spéciale d'un de ces noyaux à donner dans le piège qui lui est offert par l'anse, alors la cellule subterminale et les branches qu'elle va produire auront, tour à tour, des noyaux Ab et ab (Fig. 2). Si en réalité les choses se passent ainsi nous aurons dans un de ces mycéliums illégitimes un mélange de trois éléments différents, savoir: un mycélium secondaire à dicaryons, mais à anses fermées ($Ab + ab$); un mycélium primaire (Ab); et un deuxième mycélium primaire (ab). Le croisement avec les tests nous permet de vérifier cette hypothèse; notre mycélium illégitime donne en effet une réaction positive forte avec aB et AB , négative avec Ab et ab .

Ce mycélium illégitime continue à se développer d'après le schème déjà décrit. Les branches des deux mycéliums primaires dont il est constitué s'anastomosent bientôt et des noyaux Ab et ab vont de nouveau se rencontrer face à face dans la même cellule. D'autres dicaryons peuvent ainsi prendre origine; mais le point où l'anastomose a eu lieu est d'ordinaire tellement éloigné de celui où la première anse va se former, qu'il est souvent impossible, dans cet enchevêtrement d'hyphes, d'affirmer que telle anastomose a été le point de départ de tel nouveau dicaryon.

Les mycéliums illégitimes ainsi obtenus (communauté de

B ou *b*, cultures bispèrmes) fructifient toujours; seulement les carpophores se développent plus tard et ont un aspect très particulier (Fig. 8, 9 et 10, Pl. II). Tandis que les cultures bispèrmes légitimes (*AB + ab*, p. ex.), repiquées sur du crottin de cheval, donnent, à la température de 18°, des carpophores normaux dans un délai de 14 à 16 jours, les cultures bispèrmes illégitimes, dans les mêmes conditions, ne commencent à fructifier que vers la fin de la troisième semaine, parfois même seulement quand elles sont âgées d'un à deux mois.

De ces fructifications il y en a beaucoup qui avortent à différents états de développement; quelques unes cependant arrivent à maturation et produisent des spores d'un pouvoir germinatif normal. Elles restent souvent pendant des jours dans le même état; puis, tout d'un coup, quand on croit qu'elles ont avorté, elles reprennent leur accroissement. Elles ont une couleur plus pâle, des pédoncules plus courts, des chapeaux qui souvent ne s'épanouissent pas, et produisent moins de spores que les fructifications normales; parfois elles ne laissent pas tomber les spores. Quand on observe à la loupe la surface des lamelles on s'aperçoit qu'une grande quantité de basides ont avorté et n'ont pas produit des spores (Fig. 11, Pl. II). Les tétrades sont ainsi très éloignées les unes des autres et leur isolement se fait avec une extrême facilité.

À côté de ces fructifications très anormales nous avons parfois observé d'autres dont le rythme de développement et les caractères morphologiques se confondaient presque avec ceux des fructifications légitimes.

L'étude cytologique de ces fructifications illégitimes nous a montré que l'hyménium est constitué par deux types différents de cellules, les unes ayant deux noyaux haploïdes, les autres, un seul noyau également haploïde (Fig. 12, Pl. II). Les cellules binucléées ont un développement tout à fait normal. Les deux noyaux haploïdes se fusionnent pour donner origine à un seul noyau diploïde (Fig. 14, Pl. II); celui-ci augmente considérablement de volume et, moyennant deux divisions réductionnelles successives donne origine aux quatre noyaux haploïdes, qui traversent les stérigmates et passent dans les quatre spores de la tétrade; là ils éprouvent encore une troisième division et les spores deviennent binucléées.

Quant aux basides à un seul noyau haploïde il y en a quelques unes qui avortent avant que le noyau ne se divise; dans d'autres la première division seule aura lieu. La prophase de ces divisions est d'une interprétation difficile; nous n'avons pas réussi à vérifier s'il y a ou non des accouplements de chromosomes. Nous pouvons seulement affirmer qu'on observe à la métaphase une plaque équatorielle plus ou moins régulière; à l'anaphase les chromosomes ne marchent pas ensemble vers les deux pôles; tandis que les uns sont déjà arrivés auprès des centrioles on peut voir d'autres encore à l'équateur de la cellule (Fig. 20, Pl. III). Il est bien probable que ces chromosomes en retard ne prennent plus part à la formation des deux noyaux fils et restent dans le plasma où ils seront reabsorbés.

Ces chromosomes sont d'une petitesse énervante (0,25 à 0,4 μ). Pour les distinguer il faut avoir des préparations très bien fixées (La Cour 2 B), très soigneusement différenciées, (Violet de gentiane), et de très bons objectifs (Zeiss, apochr. 90-1,4). Dans un nombre assez élevé de figures d'anaphase observées nous avons pu compter 8 chromosomes et deux centrioles, tous à peu près des mêmes dimensions. Il faut donc croire que le nombre de chromosomes à la haplophase ne doit être inférieur à quatre.

Les deux noyaux ainsi formés passent souvent à l'état de repos et s'éloignent du sommet de la baside (Fig. 15 et 16, Pl. II). Plus tard ils dégénèrent et sont réabsorbés. Mais nous ne pouvons pas affirmer que ce soit leur seule destinée; tout au contraire nous sommes convaincu que quelques unes de ces basides peuvent former deux spores dont chacune recevraient un de ces deux noyaux. Nous avons parfois observé dans des coupes, des basides à deux noyaux, deux stérigmates et deux spores, qui, cela va sans dire, n'étaient certainement pas des moitiés de basides coupées en deux par le rasoir. Mais dans les lamelles observées sur le frais, nous n'avons jamais remarqué, de dyades à côté des tétrades.

Dans d'autres cas encore, la première division du noyau haploïde est suivie d'une autre; alors quatre noyaux se forment comme dans le cas normal. Il est très rare que ces basides dégénèrent à cet état; on voit presque toujours se développer les quatre stérigmates, chacun terminé par une spore. Les noyaux

haploïdes passent dans les spores où une troisième division aura lieu et les spores deviennent binucléées.

À côté de l'étude cytologique nous avons poursuivi aussi

		aB	Ab	ab	AB
		1	2	3	4
Ab	1	+	-	-	-
	2	+	-	-	-
ab	3	-	-	-	+
	4	-	-	-	+

Tableau V — Tétrades dicrates

		aB	Ab	ab	AB			aB	Ab	ab	AB
		1	2	3	4			1	2	3	4
Ab	1	+	-	-	-	ab	1	-	-	-	+
	2	+	-	-	-		2	-	-	-	+
	3	+	-	-	-		3	-	-	-	+
	4	+	-	-	-		4	-	-	-	+

Tableau VI — Tétrades monocrates

l'étude génétique de ces fructifications illégitimes en analysant grand nombre de spores et de tétrades. Chaque carpophore produit toujours deux groupes de spores, les mêmes groupes auxquels appartenaient les progéniteurs ($Ab + ab$ ne donnent dans la descendance que Ab et ab). Mais pour ce qui est des tétrades il y en a deux types différents: dicrates et monocrates. Ainsi, par exemple, si l'on était parti d'une culture bispère où les deux spores étaient respectivement Ab et ab , on obtiendrait: des tétrades dicrates ($2 Ab + 2 ab$) et des tétrades monocrates (ou bien $4 Ab$, ou bien $4 ab$) (Cf. Tableau V et VI).

Le pourcentage de tétrades dicrates vis-à-vis des monocrates peut varier dans de larges limites. Les monocrates sont toujours plus rares; ainsi quand on n'observe qu'une petite quantité de tétrades il se peut qu'on ne trouve que des dicrates. C'est ce qui nous est arrivé au commencement (1). Mais quand on analyse un grand nombre de tétrades on trouve toujours quelques-unes monocrates. Ainsi dans une des fructifications étudiées, de 24 tétrades analysées, une seule était monocrate, tandis que dans une autre fructification, d'une autre culture bispërme, de 24 tétrades, 9 étaient monocrates. Dans 78 tétrades analysées, appartenant à 9 carpophores illégitimes, 65 étaient dicrates et 13 monocrates, soit une proportion de 16,6% de tétrades monocrates.

Si l'on confronte maintenant les résultats obtenus par les méthodes génétiques avec ceux acquis par des méthodes cytologiques on est tout de suite frappé de leur parfaite concordance.

En effet, le mycélium illégitime était un tout composé de trois parties différentes: un mycélium à dicaryons ($Ab + ab$), et deux mycéliums primaires, à cellules uninucléées, respectivement Ab et ab . Quand ce mycélium illégitime fructifie on trouve dans l'hyménium, à côté les uns des autres, des basides à deux noyaux haploïdes, certainement $Ab + ab$, et d'autres à un seul noyau, ou bien Ab , ou bien ab . Les basides binucléées, moyennant une caryogamie suivie de deux divisions de réduction, produiront des tétrades exclusivement dicrates ($2 Ab + 2 ab$); pour ce qui est des basides uninucléées, une partie considérable dégénèrent à différents états de développement, grâce certainement à des irrégularités dans la distribution des chromosomes; mais ceux qui arrivent à former des tétrades ne donneront que des monocrates, ou bien $4 Ab$, ou bien $4 ab$. Et, puisque les mycéliums obtenus à partir des tétrades monocrates sont tout à fait normaux, il faut croire que les deux divisions successives du noyau haploïde de la baside, qui ont produit les noyaux des quatre spores, ont eu lieu, cette fois ci, sans irrégularités. C'est à dire qu'il y a la possibilité, pour les basides haploïdes, que chaque chromosome subisse deux divisions équationnelles de suite et se partage ainsi régulièrement entre les quatre noyaux des spores.

Les choses ne se passent pas évidemment toujours comme

(1) Cf. Quintanilha (34 b).



cela. S'il y a des irrégularités pendant les divisions, la baside avorte; si les divisions se passent normalement et sont toutes deux équationnelles, la baside donnera origine à une tétrade monocrate dont les quatre spores auront toutes la même constitution génétique. Plus il y a d'irrégularités, plus il y aura de basides avortées et moins grand sera le pourcentage de tétrades monocrates trouvées. La limite maximum que nous avons observé pour des tétrades monocrates vis-à-vis des dicrates a été de 37% (culture bispèrme $E = AB + aB$; 15 tétrades dicrates $2 AB + 2 aB$ et 9 monocrates, 6 AB , et 3 aB (1).

À la lumière de ces connaissances il est très difficile d'interpréter avec précision les résultats obtenus par Oort, Brunswik et Vandendries (Cf. Quintanilha 33 b, pag. 49), puisqu'ils n'ont fait ni des analyses de tétrades (2), ni l'étude cytologique des carpophores. Ce qu'on peut affirmer dès maintenant c'est que chacun peut produire, expérimentalement et à son gré, des copulations illégitimes et les faire fructifier. La présence d'un facteur commun de la paire Bb ne peut pas être un obstacle ni à la réalisation de l'acte sexuel (somatogamie), ni à la caryogamie, pourvu que les deux mycéliums soit croisés suffisamment jeunes. Le mycélium Ab , faute de son complémentaire aB , se résignera à prendre pour partenaire ab , au moins en attendant que quelque chose de mieux ne survienne. C'est la vieille sagesse populaire — « faute de grèves on mange des merles ».

(1) En outre de ces 24 tétrades nous avons obtenu, de cette même fructification, une autre avec la constitution: $AB - AB - aB - AB$. C'a été la seule, parmi près de 400 tétrades étudiées par nous jusqu'à présent, où nous avons remarqué un désaccord avec les lois de Mendel. Les mycéliums obtenus étaient tout à fait normaux, les réactions avec les tests, répétées trois fois de suite, ont été toujours d'une grande netteté. Nous ne croyons pas qu'ils s'agisse d'une erreur de technique, très improbable avec la rigueur de nos méthodes de travail (Cf. Quintanilha, 1933 b). Nous nous inclinons de préférence vers l'hypothèse d'une mutation. Ou bien la baside était haploïde (AB) et dans un des quatre noyaux le gène A aurait muté en a ; ou bien la baside était diploïde et, pendant la division de réduction, dans un seul chromatide, a aurait muté en A , ou si l'on préfère, une conversion monogénique se serait passé.

(2) Oort a analysé une seule tétrade, qu'il a trouvé être monocrate, résultat également compatible avec l'hypothèse d'une chimère haploïde qu'avec celle d'une fructification illégitime.



CHAPITRE III

Fructifications haploïdes

On sait depuis longtemps que chez les Hyménomycètes il y a deux types de cycle évolutif. Chez la plupart des espèces le mycélium primaire passe à l'état de mycélium secondaire, ou bien spontanément, chez les formes homothalliques, ou bien après croisement avec un autre mycélium primaire complémentaire. Dans les basides binucléées il y a toujours une caryogamie suivie de réduction chromatique. Chez d'autres espèces tout le cycle évolutif se passe dans la phase haploïde; les basides sont donc uninucléées et il n'y a pas de réduction chromatique.

BAUCH (26) et SMITH (34) ont pu constater que, dans la même espèce, il y a parfois des formes dont le cycle évolutif se passe dans la haplophase à côté d'autres où il y a une caryogamie. CHOW (34), élève de Dangeard, prétend avoir obtenu, à partir de cultures monospèrmes, de son *Coprinus lagopus* (syn. de notre *Coprinus fimetarius*), des carpophores partiellement ou complètement stériles, mais à basides binucléées et avec une caryogamie.

C'est pourquoi nous avons profité de l'occasion pour étudier soigneusement ces carpophores de cultures monospèrmes avec des mycéliums bien connus au point de vue génétique.

Normalement les cultures monospèrmes de *C. fimetarius* restent indéfiniment à l'état de mycélium primaire et ne fructifient pas, à moins qu'une mutation n'intervienne. Elles peuvent tout au plus donner de petites ébauches de carpophores qui ne se développent jamais. Une fois il nous est arrivé d'obtenir une souche dont toutes les cultures monospèrmes fructifiaient. Les carpophores étaient presque normaux; seulement ils ne laissaient pas tomber les spores et il y avait beaucoup de basides avortées.

Cette souche, que nous désignerons par B_4 , est apparue par mutation parmi la descendance d'un carpophore de constitution génétique connue ($A'b + aB$). De trois tétrades étudiées dans la descendance de ce carpophore, deux (A et C) avaient une constitution normale ($A'B, A'b, aB, ab$), tandis que la troisième nous présentait une mutation. En effet le mycélium B_4 (cf. Tableau VII) qui devait avoir la constitution ab nous a donné réaction positive non seulement avec AB mais aussi avec aB ;

et, quoique en étant un mycélium primaire typique, il fructifiait régulièrement dans les tubes de culture. Croisé avec un groupe d'autres tests, obtenus eux aussi par mutation, le mycé-

		A'b + aB													
		aB	Ab	ab	AB			ab	Ab	A'b	A''b	AB	A'B	A''B	aB
		1	2	3	4										
A'b	B	1	+	-	-	+		-							
aB		2	-	+	-	-		-							
A'B		3	-	+	+	-		-							
a ₁ b		4	+	-	-	+		⊖	-	+	+	+	+	+	+

Tableau VII. ⊖ signifie fructification sur mycélium primaire.

lium B₄ a donné (cf. Tableau VII): réaction positive avec tous ceux qui possèdent le facteur B associé à un autre différent de a; réaction illégitime avec ceux qui ont b associé à un facteur différent de a; réaction négative avec ab; réaction illégitime avec aB. Cette capacité de donner des réactions illégitimes avec aB s'évanouit petit à petit au fur et à mesure que le mycélium (B₄) devient plus âgé, pour disparaître complètement au bout de quelques semaines (3 à 5). Il doit donc posséder le facteur b associé à un alléломorphe de Aa différent de A, A' et A'' et d'une valence suffisamment différente de celle de a pour pouvoir donner avec celui ci, dans la jeunesse, des réactions illégitimes. Nous désignerons ce nouveau mutant par a₁. Le mycélium B₄ sera donc a₁ b.

D'un carpophore (Fig. 17 et 18, Pl. III), né sur le mycélium monospérme B₄ nous avons isolé quatre tétrades. Elles étaient toutes monocrates (cf. Tableau VIII), chaque mycélium ayant la même constitution que B₄ (a₁ b). Croisés les uns avec les autres on n'a obtenu que des réactions négatives (cf. Tableau VIII). Les réactions avec aB étaient maintenant plus faibles, quelquefois même négatives, certainement parce que les croisements avec les tests n'ont été faits que quand les mycéliums étaient âgés de 22

jours. Les mycéliums monospèrmes de la descendance de B_4 sont tous typiquement primaires; ils ne passent jamais à l'état de mycélium secondaire; mais ils fructifient tout de même et très

		aB	Ab	ab	AB	a ₁ b				
		1	2	3	4	1	2	3	4	
a ₁ b	1	+	-	-	+	⊖	1	-	-	-
	2	+	-	-	+	⊖	2	-	-	-
	3	+	-	-	+	⊖	3	-	-	-
	4	+	-	-	+	⊖	4	-	-	-

Tableau VIII

régulièrement, plus vite encore que les mycéliums secondaires qu'on obtient par croisement avec AB .

Le développement de ces carpophores a été étudié très soigneusement. On ne rencontre jamais de dicaryons. Toutes les cellules de l'hyménium ont, dès le commencement, un seul noyau avec les dimensions des noyaux haploïdes (Fig. 19, Pl. III); celui-ci augmente de volume, avant la division, mais n'atteint jamais la moitié du volume normal des noyaux diploïdes qui vont subir la division de réduction.

Le noyau haploïde de la baside prend maintenant place à la partie supérieure de la baside et le fuseau va se former, comme d'habitude, dans une position transversale.

Tout se passe maintenant comme chez les basides haploïdes des carpophores illégitimes. Quelques basides avortent avant la première division, d'autres plus nombreux, après cette division, d'autres finalement, plus rares, après la deuxième division. On pourrait répéter ici *ipsis verbis* ce que nous avons décrit plus haut à propos des fructifications illégitimes. Plusieurs de ces fructifications portent une grande quantité de tétrades; elles sont toutes monocrates (a_1b) et les spores germent normalement.

La capacité de produire des fructifications haploïdes n'est

pas ainsi, d'après notre expérience, une faculté plus au moins généralisée chez les mycéliums primaires de *Coprinus fimetarius*. Cette capacité est survenue brusquement chez une souche où elle n'existait pas et s'est maintenue après pendant des générations successives, avec la plus grande régularité.

Nous croyons donc être en présence d'une mutation accompagnée en outre d'une légère modification génotypique de a en a_1 .

Au contraire de ce qu'affirme CHOW (loc. cit.) ces fructifications haploïdes ne contiennent que des basides uninucléées.

CHAPITRE IV

Mutation A'. Phénomènes de nanisme

Parmi les mutations obtenues, celle que nous désignons par A' a surgi dans la descendance d'une fructification illégitime. Cette fois-ci nous ne sommes pas parti d'une culture bispërme, comme d'habitude, mais de deux mycéliums dont la constitution avait été constaté par des croisements. Ces deux mycéliums (Ab) et (ab), croisés pour la première fois, ont donné une réaction illégitime très nette.

Le mycélium illégitime ainsi obtenu s'est conduit comme ceux des autres copulations illégitimes dont nous avons déjà parlé. Seulement l'analyse des tétrades était très difficile ici puisque bon nombre de spores ne germaient pas, tandis que d'autres, tout en germant, ne donnaient que des mycéliums nains, d'un aspect pitoyable dont les hyphes se résolvaient presque complètement en oïdes et mourraient presque toujours après le repiquage.

Ainsi, d'une de ces fructifications illégitimes ($Ab + ab$), nous avons isolé une fois six tétrades. Des 24 mycéliums obtenus pas plus que trois ont résisté au repiquage; ils appartenaient tous à la même tétrade. Confrontés avec les tests ils ont donné les réactions que nous reproduisons dans notre Tableau IX. La réaction de 1A avec ab étant une copulation illégitime la tétrade devait être du type dicrate et avoir deux spores Ab et deux ab . La spore 2A et sa soeur 4A, dont le mycélium est mort après le repiquage, devait avoir la constitution ab . Contrairement à tout ce que nous avions observé auparavant ce mycé-

lium $2\bar{A}$ (ab) a non seulement donné une réaction positive avec le test AB mais aussi, et également forte, avec aB . Et, ce qui était le plus grave encore, ce deuxième croisement ($ab \times aB$) fructifiait dans le tube de gélose au même temps que le croisement légitime ($ab \times AB$)!

		aB	Ab	ab	AB
	A	1	2	3	4
Ab	1	+	-	+	-
A'b	2	+	-	-	+
Ab	3	+	-	-	-

Tableau IX

Dans la supposition qu'il s'agissait d'une copulation illégitime, cette fois-ci par communauté de a , nous avons répété les croisements, recueilli des spores de la fructification formée dans le tube de gélose et repiqué le mycélium secondaire, qui l'avait produit, sur du crottin de cheval.

Le mycélium $2\bar{A}$, confronté avec les tests se conduisait tour à tour comme ab et comme $A'b$ (Tableau X).

		aB	Ab	ab	AB
(ab)	$2\bar{A}$	-	-	-	+
(A'b)	$2\bar{A}$	+	+	-	+

Tableau X

Après la division de réduction dans la baside, dans les noyaux du mycélium qui proviennent de celui de la spore $2\bar{A}$, une mutation doit être survenue quelque part; le facteur a aurait muté en A' et le mycélium $2\bar{A}$ serait un mélange de hyphes $A'b$ et ab . Ce mycélium mixte est typiquement primaire,

sans anes ni dicaryons, et ne fructifie pas dans l'haplophase.

L'analyse des spores de la première génération, produites par la fructification formée dans le tube de culture, a facilement confirmé l'hypothèse. Dans 27 spores, confrontés avec les tests, il en avaient: 6 *ab*, 12 *A'b*, 3 *aB* et 6 *A'B*. Comme un des progéniteurs avait été le test *aB*, l'autre, le mycélium *2A*, ne pouvait

		<i>aB</i>	<i>Ab</i>	<i>ab</i>	<i>AB</i>
		1	2	3	4
<i>A'b</i>	1	+	-	-	+
<i>A'B</i>	2	-	+	+	-
<i>ab</i>	3	-	-	-	+
<i>aB</i>	4	-	+	-	-

Tableau XI

être que *A'b*. Une analyse des tétrades a été impossible dans les fructifications de cette première génération, parce que le nombre de mycéliums nains qui périssaient au repiquage était toujours trop élevé. De 5 tétrades isolées 12 mycéliums n'ont pas survécu au repiquage; des 8 restant 3 se développaient normalement, tandis que les 5 autres étaient nains. Ces mycéliums ne produisaient jamais des hyphes aériennes et ne donnaient que de toutes petites taches ternes sur la gélose.

Confrontés avec les tests ces mycéliums nains ont néanmoins donné toujours des réactions normales, ce qui nous a permis de constater que ce caractère de nanisme n'était pas lié ni à un groupe sexuel spécial, ni à aucun des quatre facteurs responsables de l'existence de ces quatre groupes (*A'*, *a*, *B*, *b*). Dans chaque groupe on trouve indifféremment des mycéliums nains à côté d'autres normaux.

Les mycéliums secondaires obtenus par croisement de ces nains, soit avec les tests, soit avec des mycéliums compatibles normaux de la même fructification, ne laissent remarquer aucune anomalie. Ils fructifient normalement et, dans la descendance

de ces carpophores, les quatre facteurs (A', a, B, b) mendélient comme d'habitude; les quatre spores de chaque tétrade germent bien et donnent origine à des mycéliums vigoureux (Tab. XI). Tous les efforts dans le but d'obtenir des mycéliums secondaires par confrontation de mycéliums nains compatibles, ont été vains. Ces mycéliums, confrontés les uns avec les autres, ne donnent jamais des réactions positives. Néanmoins nous croyons pouvoir affirmer que ce nanisme n'est pas un caractère génotypique, autrement il se serait manifesté chez les haplontes de la descendance d'une fructification hybride (Nain \times Normal). Ce nanisme doit être donc de nature phénotypique. Mais, une fois manifesté, il nous a été impossible de le «guérir» par une alimentation riche en vitamines et variée — moût d'orge, décoction de crottin de cheval non stérilisée, etc. La seule possibilité de guérison, c'est le mariage avec un partenaire vigoureux; les pauvres nains reprennent alors courage et une vie nouvelle recommence pour eux.

Ces phénomènes de nanisme sont en outre en relation avec des anomalies de développement des carpophores. Dans le croisement primitif ($2A \times aB = A'b \times aB$) les premiers carpophores développés avaient l'air de fructifications illégitimes — croissance lente, pieds courts, petite quantité de spores, des chapeaux qui souvent ne s'épanouissent pas, couleur pâle, etc. Les autres séries de fructifications qui surviennent sur la même culture ont un aspect chaque fois plus normal. Et, dans des cultures, polypères successives, ces anomalies s'évanouissent petit à petit et l'on arrive à obtenir des fructifications que rien ne permet de distinguer des normales.

La mutation A' ne peut pas être rendue directement responsable des phénomènes de nanisme, ou des anomalies de développement observées dans les fructifications. Mais un trouble quelconque, et qui n'intéresse pas le génotype, s'est produit simultanément avec la mutation. Les noyaux sont sains et ne transmettent pas la *maladie*; c'est, peut être, le plasma qui est *malade*, plus ou moins incapable de se nourrir. Déversés dans un plasma bien portant, les noyaux se conduisent d'une façon normale et les anomalies disparaissent.

CHAPITRE V

Mutation A''

Plus intéressant que le mutant A' est celui que nous désignons par A''.

D'une sporée, conservée sur lamelle, et où il ne devait y avoir que quatre groupes de spores, AB, ab, Ab, aB, nous avons fait de nombreuses cultures bispèrmes. La confrontation de ces cultures avec les tests nous a toujours permis de constater le sexe de chacune des deux spores. Si elles étaient complémentaires la culture était écartée; si elles avaient, au moins, un facteur commun la culture était repiquée sur du crottin de cheval, pour en étudier le développement et la descendance.

Ces cultures bispèrmes se sont toujours conduites d'après les règles déjà énoncées dans le chapitre sur les copulations illégitimes: la communauté de deux facteurs, ou d'un seul de la paire Aa, empêche tout à fait le développement de mycéliums secondaires et de carpophores; la communauté de B ou b conduit toujours à des mycéliums illégitimes qui donnent des fructifications haplodiploïdes.

Une seule exception, dans une première série de 17 cultures bispèrmes, s'est présentée à nous. La culture n.° 2, dont la confrontation avec les tests avait dénoncé la présence des mycéliums Ab et AB, se présentait avec les caractères d'un mycélium primaire. Mais, repiquée sur du crottin de cheval, un mois passé, une première génération de carpophores commence à se développer et avorte. Quelques jours plus tard une deuxième série fait son apparition; les carpophores, cette fois ci, ont un aspect normal, quoique les pieds soient un peu plus courts; ils s'épanouissent quand la culture est âgée de 38 jours et laissent tomber les spores. À partir de ce moment la culture, successivement repiquée, fructifie régulièrement en donnant des carpophores tout à fait semblables à ceux des copulations légitimes.

De nombreuses spores ont été isolées, produites par différentes fructifications. Celles qui procédaient de la première série de carpophores germaient mal (36%), mais ne donnaient que des mycéliums vigoureux. Celles des fructifications ultérieures germaient dans la proportion normale (100%). Dès les premières confrontations avec les tests il nous a été facile de

constater la présence d'un facteur nouveau, que nous désignons par A'' , associé, tour à tour, avec B et b . Puis l'analyse de douze tétrades d'une de ces fructifications, dont les spores germaient normalement, a pleinement, confirmé la mutation (Tableau XII).

			aB	Ab	ab	AB	
			1	2	3	4	
Ab × AB	Bisp.	2	+	-	+	-	
	A''B	1	-	+	+	-	⊕
	AB	2	-	-	+	-	-
	A''b	3	+	-	-	+	⊕
	Ab	4	+	-	-	-	-

Tableau XII. ⊕ signifie fructification sur mycélium illégitime.

De ces douze tétrades, sept étaient tétracrates et avaient la constitution AB , Ab , $A''B$, $A''b$; les cinq autres étaient dicrates, deux de la constitution $2 AB + 2 A''b$ et trois $2 Ab + 2 A''B$.

Il ne s'agissait donc pas d'une copulation illégitime par communauté de A , mais d'une mutation. Dans un noyau de l'un des deux mycéliums mis en présence (Ab et AB) le facteur A a muté en A'' . Ce nouveau noyau (soit $A''b$) a pu maintenant donner une réaction positive avec son complémentaire (soit AB). Des carpophores se sont développés avec des basides certainement binucléées et une réduction normale.

Ici encore la mutation a été accompagnée de petits troubles physiologiques: diminution du pouvoir germinatif, anomalies de développement des premières fructifications. Mais ces troubles, moins importants que dans le mutant A' , disparaissent rapidement.

Le nouveau mutant A'' est non seulement différent de A mais aussi de a , de A' et de a_1 .

Ainsi les mycéliums qui possèdent le facteur A'' donnent

des réactions positives très nettes avec ceux qui contiennent a , A' ou a_1 , pourvu qu'ils soient différents pour ce qui est du facteur de la paire Bb . Dans la descendance de ces croisements il y a un jeu mendélien régulier. (1). Les cinq facteurs (A , a ,

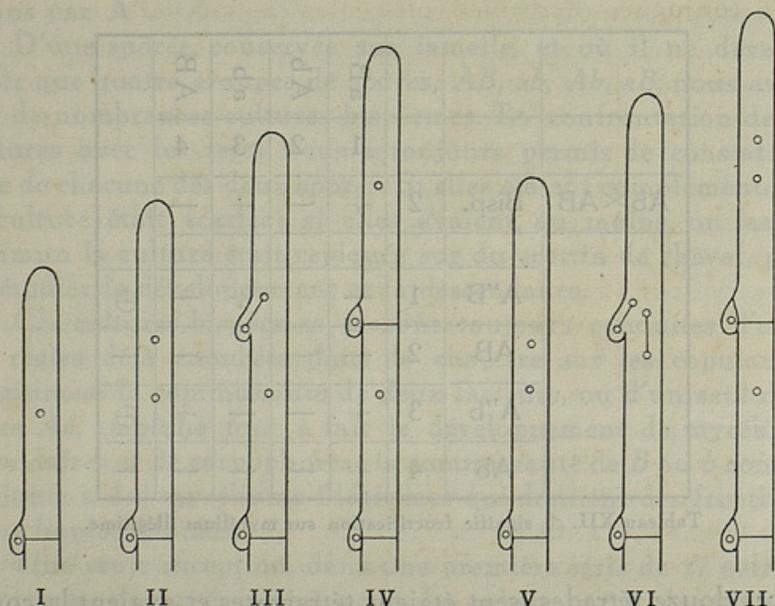


Fig. 3 — Formation de pseudo-anses chez un mycélium monospère du mutant A' ; sans division conjuguée (I à IV), ou accompagnée d'une division conjuguée (V à VII).

A' , A'' et a_1), deux trouvés dans la nature et trois obtenus par mutation, sont donc des allélomorphes.

Dans le cas précédant la mutation A' ne se manifestait que par une modification génotypique de la valence du facteur sexuel. Ici le cas est tout différent. À côté de cette modification de la valence d'un facteur la mutation se manifeste par d'autres caractères et très importants.

Ainsi tout mycélium qui possède le facteur A'' , qu'il soit associé à B ou à b , a l'aspect d'un mycélium illégitime; il produit de nombreuses anses, pour la plupart fermées à l'extrémité

(1) Ainsi, par exemple, $A''B \times Ab = A''B, A''b, AB, Ab$; trois tétrades analysées.

$A''b \times aB = A''B, A''b, aB, ab$; quatre tétrades analysées.

$A''b \times A'B = A''b, A''B, A'b, A'B$; quatre tétrades analysées.

$A''B \times A'b = A''B, A''b, A'B, A'b$; quatre tétrades analysées; etc.

distale et retenant un noyau emprisonné (1); les cellules terminales des hyphes sont normalement binucléées, les sub-terminales et les branches latérales uninucléées, exactement comme pour les mycéliums illégitimes. (Fig. 3.) Seulement ici les divisions conjuguées sont bien plus rares; même dans les cellules

	aB	Ab	ab	AB		
	1	2	3	4		
A''B	1	-	+	+	-	⊕
	2	-	+	+	-	⊕
	3	-	+	+	-	⊕
	4	-	+	+	-	⊕

Tableau XIII

terminales où il y a deux noyaux la règle c'est qu'un seul de ces deux noyaux prenne part à la formation de l'anse, l'autre restant éloigné et en repos. (Fig. 3, I à IV) À côté de ces anses il y en a d'autres dont la formation est accompagnée de divisions conjuguées incontestables (fig. 3, V à VII).

D'autre part tous ces mycéliums à A'' fructifient dans des cultures monospères. Les carpophores se développent assez normalement et ressemblent à ceux du mutant B₄ (a₁) (Fig. 21 à 24, Pl. III). La production de spores est aussi moins grande que chez les fructifications légitimes. Mais elles germent toutes et donnent origine à des mycéliums vigoureux. Les quatre spores de chaque tétrade et toutes les spores d'une fructification, appartiennent au même groupe sexuel que le mycélium où le carpophore a été produit (Tab. XIII). On aurait cru donc qu'il s'agissait de fructifications haploïdes comme celles du mutant B₄ (a₁).

(1) Dans des mycéliums observés sur le frais nous avons souvent vu des anses normales, comme celles des mycéliums légitimes; dans des préparations définitives des mêmes mycéliums, fixées et colorées sur des lamelles à gélose, nous les avons vainement cherché.

Une étude cytologique soignée de ces carpophores nous a permis de mettre en évidence, à côté des cellules hyméniales uniclées, d'autres à deux noyaux haploïdes (Fig. 25, Pl. IV). Celles-ci sont bien plus rares que chez les fructifications illégitimes mais elles existent et ses deux noyaux vont se conjuguer pour donner origine à un noyau diploïde.

D'après ce que nous avons vu nous croyons que les choses se passent dorénavant comme chez les fructifications illégitimes. La seule différence est que là, les deux noyaux de chaque dicaryon étant génotypiquement différents, on obtenait des tétrades dicrates, sur des basides diploïdes; tandis qu'ici les noyaux ayant tous le même génotype il ne peut plus être question de tétrades dicrates, ce que l'expérience confirme.

Mais alors si les deux noyaux qui vont former le dicaryon et puis se conjuguer dans la baside ont le même génotype, c'est à dire s'ils possèdent en commun deux facteurs de sexualité (ou de stérilité) (*A''* et *B*, p. ex.), qu'est ce qui peut les pousser l'un vers l'autre et lever l'incompatibilité qui se manifeste toujours dans ces conditions? Évidemment il ne s'agit pas d'une suppression de l'hétérothalisme et d'un retour à l'état homothallique, puisque ces mycéliums continuent à réagir avec les autres d'après la loi de Knip. D'autre part s'il y a accouplement de noyaux et fusion dans la baside, s'il y a un acte sexuel, c'est que les deux noyaux qu'y prennent part étaient sexuellement différents. Comme ils ont tous deux le même génotype, la seule explication c'est qu'il s'agit là d'une différenciation phénotypique.

Chez les espèces homothalliques (*Coprinus sterquilinus*, p. ex.) nous avons quelque chose de semblable. Les deux noyaux qui vont se conjuguer dans la baside ont, eux aussi, le même génotype; la différenciation sexuelle que les poussent l'un vers l'autre est de nature phénotypique, comme Harder l'a si élégamment démontré. Il est vrai qu'il n'y a aucune incompatibilité à lever, puisque les deux noyaux qui vont se conjuguer n'ont pas un facteur commun de sexualité (ou de stérilité, si vous préférez). Tout autre paraît être le cas des Ascomycètes parthénogamiques et autogamiques (*Ascobolus citrinus*, *Humaria granulata*, etc.). Ici les deux noyaux qui vont se conjuguer sont du même sexe, sont tous deux féminins. Si ces espèces apandriques

proviennent de formes primitives hétérothalliques, par dégénérescence des mycéliums masculins devenus inutiles, comme tout paraît l'indiquer, alors les deux noyaux qui vont se conjuguer doivent avoir un facteur commun de sexualité; une différenciation phénotypique du sexe peut empêcher cette incompatibilité de se manifester.

L'hypothèse que deux noyaux avec le même génotype peuvent se conduire comme s'ils étaient de sexe différent, moyennant une différenciation phénotypique si forte qui se superpose au génotype, cette hypothèse, disions nous, est aussi vraisemblable et logique que celle qui admet que deux plantes de *Primula*, de même génotype, cultivées à des températures différentes, produisent, l'une des fleurs rouges, l'autre des fleurs blanches.

CHAPITRE VI

Mutation K

Le mutant que nous désignons par *K* a eu, lui aussi, son origine dans une culture bispèrme (Bisp. *K*). Cette culture confrontée avec les tests a donné une réaction positive avec *aB* et *AB*. Elle était donc constituée par les deux mycéliums *Ab* et *ab*. Il y avait communauté de *b* et la culture montrait les anses incomplètes caractéristiques des copulations illégitimes. Nous nous attendions donc à trouver dans la descendance des tétrades dicrates et monocrates, d'après la loi expérimentalement établie pour ce type de fructifications. L'analyse des tétrades de la première génération nous a néanmoins conduit à des résultats tout à fait différents.

Il est cependant extrêmement difficile de faire fructifier cette culture bispèrme *K*. Tandis que toutes les autres copulations illégitimes de la même série avaient produit ses carpophores dans les termes réglementaires, celle-ci s'est maintenu longtemps stérile. Malgré tous nos efforts nous n'avons réussi à obtenir, jusqu'à la fin du cinquième mois, que de toutes petites ébauches de carpophores qui avortaient régulièrement avant la maturation.

Pendant le sixième mois une fructification s'est développée jusqu'à maturation et il nous a été possible d'analyser sept tétrades complètes. Toutes les spores appartenaient au même groupe; elles avaient toutes la constitution de l'un des progé-

niteurs, *Ab*. L'autre mycélium, *ab*, n'avait pas participé à la formation du carpophore (Tableau XIV).

Les quatre mycéliums obtenus par culture monospërme à partir des spores d'une même tétrade fructifiaient régulièrement, déjà sur la gélose des tubes de culture, tout à fait comme ceux de notre mutant B_4 . Dans la deuxième génération de ces cultures monospërmes, les tétrades étaient également monocrates et cons-

		<i>aB</i>	<i>Ab</i>	<i>ab</i>	<i>AB</i>	<i>A'B</i>	<i>A''B</i>	
		1	2	3	4			
<i>Ab</i>	1	+	-	-	-	+	+	⊕
	2	+	-	-	-	+	+	⊕
	3	+	-	-	-	+	+	⊕
	4	+	-	-	-	+	+	⊕

Tableau XIV

tituées, comme dans la première génération, exclusivement par des spores *Ab*. Ces mycéliums de la descendance de la culture bispërme *K* confrontés avec *aB* donnaient toujours une réaction positive énergique; dans les confrontations avec les trois autres tests on voyait souvent des pseudo-anses semblables à celles des copulations illégitimes. Un de ces croisements $Ab \times AB$ a été repiqué pour en étudier la descendance. Dans la génération suivante (Tableau XV) toutes les quatre spores de chaque tétrade appartenaient de nouveau au groupe *Ab* et chaque mycélium fructifiait comme le progéniteur *Ab* en culture monospërme. Le mycélium *AB* n'avait, lui aussi, non plus pris part au développement du carpophore. Ici encore, comme dans la culture originelle de la bispërme *K*, il n'était question qu'apparément d'une copulation illégitime. En réalité les fructifications qui se développaient n'étaient que le produit d'un seul mycélium.

Ce mutant *K* a donc, comme celui de notre souche B_4 (cf. pag. 303), la faculté de fructifier en culture monospërme. Mais tandis que les mycéliums de B_4 étaient toujours primaires, ceux

de K produisent une infinité de pseudo-anses. Ils ont l'aspect des mycéliums des copulations illégitimes.

Si l'on observe des préparations colorées de ces mycéliums K on se rend compte que la formation des anses est ici d'une grande irrégularité. (Fig. 4).

		aB	Ab	ab	AB	
		1	2	3	4	
Ab	1	+	-	-	-	⊕
	2	+	-	-	-	⊕
	3	+	-	-	-	⊕
	4	+	-	-	-	⊕

Tableau XV

On peut tout d'abord distinguer deux types: celles dont la formation n'est pas accompagnée de divisions nucléaires, et celles où il y a des divisions nucléaires pendant la formation de l'anse. Dans le premier type les anses sont toujours dépourvues de noyaux (I et II, fig. 4). La petite boucle commence à se former en face du noyau, mais celui-ci s'échappe vers le sommet de l'hyphe sans se diviser et l'anse reste vide; elle peut se séparer par un cloison de l'hyphe qui l'a produite (II fig. 4), ou rester ouverte (I Fig. 4). Le cloison transversal qui accompagne normalement la formation de l'anse peut aussi être supprimé (II fig. 4). Il n'est pas rare aussi qu'une série d'anses se forment à côté les unes des autres, toutes dépourvues de noyaux et de cloisons transversales.

Dans le deuxième type une division nucléaire accompagne la formation de l'anse de sorte que celle-ci est toujours pourvue d'un noyau. Un cloison sépare toujours l'anse ainsi formée de l'hyphe où elle a pris origine; le cloison transversal peut se former ou être supprimé (III, fig. 4). Finalement, et c'est le cas le plus rare, la formation de l'anse est accompagnée d'une

division conjuguée (V, fig. 4 et fig. 28, Pl. IV). Les choses se passent alors comme s'il s'agissait d'une copulation illégitime; des quatre noyaux ainsi formés, deux restent dans la cellule terminale, un passe vers la cellule subterminale et le quatrième reste emprisonné dans l'anse. (Fig. 4, V et VI).

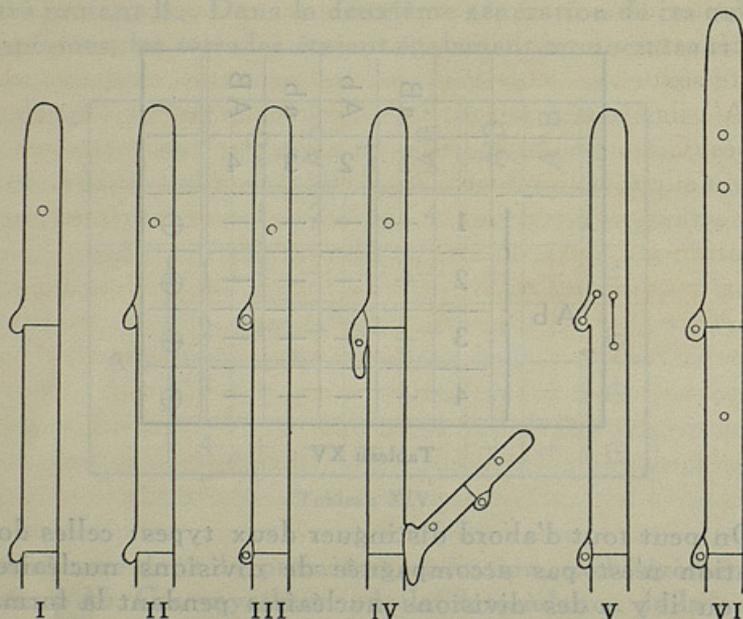


Fig. 4. Formation de pseudo-anses chez un mycélium monospèrme du mutant K.

La plupart des anses se vident petit à petit de leur contenu; si elles sont pourvues de noyaux celui-ci dégénère et est reabsorbé. Mais il arrive quelques fois que ces anses nucléées commencent tout d'un coup à se développer, comme si c'étaient des branches latérales, ou bien en avant, ou bien en arrière. Le noyau se divise et elles donnent origine à son tour à de nouvelles anses (IV fig. 4 et fig. 29, Pl. IV).

Ces mycéliums monospèrmes fructifient régulièrement; les carpophores ressemblent beaucoup à ceux des copulations illégitimes, non seulement par la morphologie que par le rythme de leur développement.

La plupart des cellules hyméniales n'a qu'un seul noyau haploïde. Comme dans les carpophores du mutant A" il y en

a cependant quelques unes pourvues de deux noyaux haploïdes qui vont se conjuguer (Fig. 30, Pl. IV). La suite du développement est identique à celle des fructifications de A". Et puisque toutes les spores à chaque génération appartiennent au même groupe, ont le même génotype, les deux noyaux qui vont s'accoupler dans le dicaryon et puis se conjuguer dans la baside sont génotypiquement du même sexe. S'ils réalisent, malgré cela, un acte sexuel, la seule explication raisonnable c'est que, comme chez A", ils se sont différenciés phénotypiquement dans des sens opposés. Cette différenciation phénotypique peut être tellement forte qu'elle étouffe l'incompatibilité provenant de l'existence de deux facteurs communs. Seulement elle ne se transmet pas à la génération suivante, comme le génotype.

Ce mutant K ressemble beaucoup à A". Mais tandis que chez A" il y a eu une mutation sexuelle, une modification permanente et brusque de la valence d'un des facteurs de sexualité, ici les deux facteurs ont conservé leur valence. La mutation se manifeste par la capacité de produire des mycéliums à anses et de fructifier dans des cultures monospèrmes.

CHAPITRE VII

Conclusions

Dans les chapitres précédants nous avons exposé le résultat de nos investigations. C'est maintenant l'occasion de voir en quoi ces résultats peuvent contribuer à l'interprétation du problème de la sexualité.

Tous ceux qui se sont occupés expérimentalement de la sexualité des Hyménomycètes sont d'accord quant à l'existence de facteurs mendéliens responsables de l'existence de deux groupes «sexuels» dans les formes bipolaires, ou de quatre groupes dans les formes tétrapolaires. Ces facteurs mendéliens, nous savons qu'ils existent, nous pouvons travailler avec eux et prévoir ainsi, non seulement le résultat de toute sorte de confrontation entre deux mycéliums quelconques, mais aussi la constitution de la descendance de chaque carpophore, pourvu qu'on connaisse les mycéliums qui lui ont donné naissance.

Mais, que sont ces facteurs? Quelles relations y a-t-il entre ces phénomènes de compatibilité et d'incompatibilité, et les phéno-

mènes de sexualité chez les autres groupes d'êtres vivants? Ici les biologistes sont loin d'être d'accord. Plusieurs hypothèses ont été formulées dans le but d'expliquer ces phénomènes. Nous ne nous occuperons que de celles qui ont éveillé le plus d'attention.

a) Les deux paires de facteurs *Aa*, *Bb*, seraient, non des facteurs de sexualité, mais des facteurs de copulation (Kniep);

b) Les deux paires de facteurs *Aa*, *Bb*, ne seraient autre chose que des réalisateurs sexuels ($\alpha\alpha_1$, masculins, $\gamma\gamma_1$, féminins). Il n'y aurait en réalité que deux sexes différents, malgré l'apparence illusoire de quatre sexes à chaque génération (Hartmann);

c) Des deux paires de facteurs *Aa*, *Bb*, la première serait une paire de facteurs de sexualité, tandis que la deuxième ne serait qu'une paire de facteurs de stérilité (Bauch, Hartmann);

d) Les deux paires de facteurs *Aa*, *Bb*, seraient, l'une et l'autre, des facteurs de sexualité (Kniep);

e) Les deux paires de facteurs *Aa*, *Bb*, n'auraient rien à voir avec la sexualité, ils seraient tout simplement des facteurs de stérilité (Prell, Brunswik).

Les deux premières hypothèses nous les avons largement discutées dans notre mémoire de 1933. Nous avons eu alors l'occasion de démontrer que la distinction de Kniep entre des facteurs de copulation et des facteurs de sexualité était absolument artificielle; tandis que l'hypothèse de Hartmann, formulée dans le but de ramener les phénomènes de tétrapolarité dans les cadres de la sexualité bipolaire, non seulement obligeait son auteur à l'introduction d'hypothèses supplémentaires, contradictoires avec l'hypothèse fondamentale, mais encore n'expliquait pas d'une façon satisfaisante les phénomènes pour lesquels elle avait été créée. D'ailleurs, Hartmann, lui même, l'a abandonnée par la suite.

La troisième hypothèse (c) a été formulée par Bauch à la suite de ses travaux sur l'*Ustilago longissima*. Là, deux paires de facteurs mendéliens *Aa*, *Bb*, sont responsables de l'existence de quatre groupes «sexuels» à chaque génération. Mais, tandis que l'incompatibilité, entre des haplontes ayant un facteur commun de l'une des deux paires, est absolue, elle n'est que relative pour les facteurs de l'autre paire. Ainsi on obtient régulièrement des copulations illégitimes (les «Wirrfadenkopulationen» de l'auteur),

des somatogamies, entre des haplontes possédant en commun un facteur de cette deuxième paire. Dans ces copulations illégitimes la somatogamie n'est jamais suivie d'une caryogamie et le mycélium dicaryotique ainsi obtenu est incapable d'infecter l'hôte habituel de l'espèce.

Bauch admet que la paire de facteurs qui détermine une incompatibilité absolue serait une paire de facteurs de sexualité, tandis que l'autre, qui ne détermine qu'une incompatibilité relative, tout en permettant des phénomènes de somatogamie, ne serait qu'une paire de facteurs de stérilité.

Bauch a depuis essayé de généraliser son hypothèse aux Hyménomycètes tétrapolaires et Hartmann s'est rallié à cette manière de voir.

Néanmoins les dernières découvertes sont loin de confirmer les points de vue des deux auteurs. D'un côté Moewus vient de démontrer qu'il est possible d'obtenir la formation de zygotes, entre des gamètes de même tendance sexuelle, chez des espèces de *Chlamydomonas* avec détermination haplogénotypique du sexe; tandis que nous même venons de montrer qu'il est possible d'obtenir régulièrement des phénomènes de caryogamie entre des haplontes ayant en commun un de ces prétendus facteurs de stérilité. Cela veut dire qu'il est impossible d'utiliser ce critérium de Bauch dans le but de distinguer les facteurs de sexualité et de stérilité. Des phénomènes de somatogamie, et même de caryogamie, sont également possibles entre des haplontes ayant en commun des facteurs de stérilité, qu'entre ceux où il y a communauté de facteurs de sexualité.

Il ne nous reste donc qu'à admettre ou bien que les deux paires de facteurs sont des facteurs de sexualité, ou bien qu'ils sont tous des facteurs de stérilité.

Nous avons déjà discuté ce problème ailleurs (33 b). Il faut seulement voir jusqu'à quel degré les découvertes les plus récentes ont pu modifier l'aspect de la question.

Chez les espèces hétérothalliques de *Neurospora*, chaque mycélium produit, non seulement des organes femelles (ascogones) mais aussi des microconidies, qui jouent ici le rôle d'organes mâles (Dodge). Chez *Pleurage anserina* les spores binucléées donnent origine à des mycéliums homothalliques tandis que les spores uninucléées produisent des mycéliums

hétérothalliques bipolaires. Une paire de facteurs mendéliens est responsable de l'existence de ces deux groupes de compatibilité.

On serait porté à croire que ces deux groupes correspondent à deux sexes. Pourtant Ames (34) vient de montrer que chacun de ces mycéliums, obtenus à partir de spores uninucléées, quelque soit le groupe de compatibilité auquel il appartienne, donne toujours origine à des organes mâles et femelles. C'est à dire, que les facteurs mendéliens responsables de cette hétérothallie bipolaire n'ont rien à voir avec le sexe. Ils ne sont autre chose que des facteurs de stérilité, analogues à ceux que nous connaissons chez les plantes supérieures, et dont l'existence a pu être démontrée ici, pour la première fois, chez un organisme à détermination haplogénotypique du «sexe» (1).

Qu'est ce qui a permis à Ames d'affirmer qu'il était en présence de facteurs de stérilité et non de facteurs de sexualité? Uniquement le fait que ses mycéliums haploïdes donnaient encore origine à des organes sexuels. Nous savons cependant que chez les Champignons ces organes sexuels tendent à disparaître, par évolution régressive, et que plusieurs espèces actuelles, dépourvues de ces organes, sont certainement les descendantes d'autres espèces qui en étaient pourvues. C'est le cas de plusieurs Ascomycètes et très probablement aussi des Basidiomycètes.

Alors les formes homothaliques de Basidiomycètes (type *Coprinus sterquilinus*) seraient les représentantes actuelles des ancêtres monoïques (type *Pyronema confluens*), dépourvus de facteurs de stérilité. Les organes sexuels mâles et femelles auraient disparu par évolution régressive et la fécondation se trouveraient ici réduite à un phénomène de somatogamie. Les formes hétérothalliques bipolaires (type *Coprinus comatus*) auraient leurs correspondantes dans les formes monoïques d'Ascomycètes avec une paire de facteurs de stérilité (type *Pleurage anserine*). L'hétérothallie bipolaire se serait ainsi développée progressivement à partir de formes primitives homothalliques. Ces formes primitives possèderaient les potences des deux sexes et pourraient ainsi produire des organes mâles et femelles, autofertiles. La disparition des organes sexuels par

(1) Cf. Quintanilha, 1933 b, pag. 5.

évolution régressive aurait été ici accompagnée de l'introduction d'une paire de facteurs de stérilité (*Aa*).

Les formes hétérothalliques tétrapolaires, (type *Coprinus fimetarius*, ou *Ustilago longissima*) se seraient développées à partir de formes bipolaires, par introduction d'une deuxième paire de facteurs de stérilité, localisée sur une autre paire de chromosomes (*Aa*, *Bb*).

On peut très bien admettre que la valence, c'est à dire, le grade d'incompatibilité, des facteurs de chacune de ces deux paires puisse être différente, une paire de facteurs déterminant une incompatibilité absolue, l'autre ne déterminant qu'une incompatibilité relative (cas du *Coprinus fimetarius*, de l'*Ustilago longissima*, etc.).

Pareillement on peut supposer que la valence des deux facteurs de chaque paire soit aussi différente, ce qui expliquerait, pour certaines formes bipolaires, la plus grande fréquence de copulations illégitimes dans un quadrant que dans l'autre (1).

On pourra peut être nous objecter qu'il est tout à fait indifférent de considérer les facteurs mendéliens, qu'on trouve chez les Basidiomycètes, comme facteurs de stérilité ou comme facteurs de sexualité.

Après les observations de Dodge (32), de Drayton (32), de Zickler (34) et surtout celles de Ames (34), le problème se pose d'une autre façon. Si chez les formes d'Ascomycètes étudiées par ces auteurs il est bien démontré leur monoïcie et la présence de facteurs mendéliens responsables de l'hétérothallie — qui ne peuvent être donc que des facteurs de stérilité — alors il n'est plus indifférent de considérer les facteurs mendéliens des Basidiomycètes comme facteurs de sexualité ou de stérilité. Or les travaux cités ci-dessus, particulièrement ceux de Ames, sont, à notre avis, bien concluants; les Ascomycètes étudiés par ces auteurs sont des formes monoïques et l'hétérothallie n'est déterminée que par l'intervention d'une paire de facteurs de stérilité.

Une conception générale des phénomènes de «sexualité», qui puisse s'appliquer à l'ensemble des Champignons, nous impose donc une interprétation pareille pour les Basidiomycètes,

(1) Cf. Vandendries (23) et Quintanilha (33 b) p. 56.

dont les relations phylogénétiques avec les Ascomycètes ont été si souvent mises en évidence.

Le problème qui se pose maintenant n'est plus celui de savoir comment interpréter les facteurs mendéliens responsables des phénomènes d'hétérothallie chez les Champignons. Ce qu'il s'agit, pour le moment, c'est de vérifier s'il ne serait pas possible d'élargir cette conception aux autres groupes d'êtres vivants et d'organiser ainsi une théorie générale de la sexualité où le concept de parastérilité se serait entièrement substitué au concept de sexualité, pour l'explication de tous les phénomènes de dioïcie — soit dans la phase haploïde, soit dans la diploïde, chez les plantes aussi bien que chez les animaux.

L'on serait ainsi amené à une conclusion apparemment paradoxale: chez les organismes à sexes séparés, précisément là où la sexualité est plus évidente, l'existence, à chaque génération, de deux catégories d'individus (les mâles et les femelles, les + et les —) n'aurait rien à voir avec la sexualité et ne serait qu'une manifestation de parastérilité!

Pour trop hardies que ces idées nous paraissent il ne faut pas les rejeter à la légère. La substitution du concept de sexualité par celui de parastérilité n'offre pas de difficultés quand ils s'agit d'organismes où le sexe se manifeste dans la phase haploïde (la plupart des Algues et les Bryophytes), qu'ils soient isogamiques ou hétérogamiques. Pour ce qui est des organismes où le «sexe» se manifeste dans la diplophase (Fucacées, Ptéridophytes, Spermatophytes, Métazoaires), la généralisation de ces idées se heurte à des difficultés qui obligeraient à l'introduction de compliquées hypothèses supplémentaires.

Il faut cependant ne pas oublier que quand on parle du «sexe» des mousses et des animaux supérieurs, p. ex., on désigne du même nom deux ordres de phénomènes que, malgré leur similitude apparente, sont fondamentalement différents. Le spermatozoïde et l'ovule des métazoaires ne sont pas homologues de l'anthérozoïde et de l'oosphère des mousses, mais du microspore et macrospore des Ptéridophytes et Spermatophytes; ils ne sont que des spores, qu'au lieu de germer et donner origine à la phase haploïde, fusionnent tout de suite et jouent le rôle des gamètes. Ainsi, les animaux et les plantes supérieures, sur lesquels se forment ces micro- et macrospores, ne

sont pas «sexués» au même titre que les gamétophytes des Mousses ou des Algues. Rien d'étonnant donc si l'on arrivait à la conclusion qu'il n'était pas possible d'appliquer aux deux groupes de phénomènes — «sexualité» dans l'haplophase et dans la diplophase — une théorie générale commune.

Malgré les importantes découvertes de ces dernières années nous croyons, au contraire de Hartmann, que le moment n'est pas encore venu de bâtir une théorie générale de la sexualité applicable à tous les groupes d'organismes animaux et végétaux.

RÉSUMÉ

Chez *Coprinus fimetarius* la paire de facteurs *Aa* détermine une incompatibilité absolue; tandis que la paire *Bb* ne détermine qu'une incompatibilité relative qui s'accroît progressivement avec l'âge des mycéliums.

La méthode des cultures bispèrmes permet d'obtenir régulièrement des copulations illégitimes par communauté de *B* ou de *b*. Les mycéliums illégitimes ainsi obtenus sont simultanément primaires et secondaires. Les pseudo-anses qui se forment sur les cellules dicaryotiques sont accompagnées de divisions conjuguées; celles qui se forment sur des hyphes redevenus primaires ne sont accompagnées que de la division d'un seul noyau. On peut toujours faire fructifier ces mycéliums illégitimes. Les carpophores sont haplo-diploïdes; les basides diploïdes donnent origine à des tétrades dicrates, les haploïdes à des tétrades monocrates.

Des fructifications haploïdes ne surviennent que sur des mycéliums frappés de mutation. On a pu contrôler l'apparition de ces mutants. Les mycéliums primaires qui en résultent fructifient régulièrement et les carpophores haploïdes ne produisent que des tétrades monocratas.

L'apparition d'autres mutants a été accompagnée de phénomènes de nanisme (*A'*, p. ex.) chez quelques mycéliums; l'étude de leur descendance a permis de démontrer que ces phénomènes ne sont pas génotypiquement déterminés.

Les mutations étudiées peuvent ne frapper que la valence des facteurs dits de «sexualité» (*A'*, p. ex.). D'autres fois, sans rien changer à cette valence, elles déterminent la formation de

pseudo-anses dans des cultures monospèrmes (*K*, p. ex.). Ces mycéliums donnent origine à des carpophores haplo-diploïdes, comme ceux des copulations illégitimes, mais ceux-là ne produisent que des tétrades monocrates. D'autres fois encore la mutation frappe simultanément la valence d'un facteur de «sexualité» et la faculté de produire des mycéliums monospèrmes, fertiles, à pseudo-anses (*A''*, p. ex.). Les carpophores produits sur ces mycéliums sont aussi haplo-diploïdes, mais ne produisent que des tétrades monocrates.

L'analyse des tétrades a toujours permis de constater le moment d'apparition de chaque mutant et d'en suivre sa conduite dans la descendance. L'étude génétique et l'investigation cytologique des mycéliums et des carpophores, ont toujours conduit à des résultats concordants.

Des différents types nouveaux d'anses ont été décrits et leurs relations avec les divisions nucléaires ont été étudiées.

À la lumière de ces nouvelles connaissances, ainsi que des plus récentes découvertes sur le mécanisme de la sexualité chez les Ascomycètes, le problème de l'interprétation des facteurs responsables des phénomènes de compatibilité est largement discuté.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE (1)

- AMES, L. M., 1930. «A study of some homothallic and heterothallic Ascomycetes.» — *Mycologia*, **22**, 318-322.
- 1932. «An hermaphroditic self-sterile but cross-fertile condition in *Pleurage anserina*.» — *Bull. Torrey Bot. Club*, **59**, 341-345.
- 1934. «Hermaphroditism involving self-sterility and cross-fertility in the Ascomycete *Pleurage anserina*.» — *Mycologia*, **26**, 392-414.
- ANDRUS, C. F., 1931. «The mechanism of sex in *Uromyces appendiculatus* and *U. vignae*.» — *Journ. of Agr. Res.*, **42**, 549-587.
- 1933. «Sex and accessory cell fusions in the Uredineae.» — *Journ. of the Washington Acad. of Sc.*, **23**, 544-557.
- and L. L. Harter, 1933. «Morphology of reproduction in *Ceratostomella fimbriata*.» — *Journ. of Agr. Res.*, **46**, 1059-1078.
- BARNES, B., 1935. «Induced variation.» — Presidential address, *Trans. of the Brit. Mycol. Soc.*, **20**, 17-32.
- BAUCH, R., 1925. «Untersuchungen über zweisporige Hymenomyceten. I. Haploïde Parthenogenesis bei *Camarophyllus virginicus*.» — *Zeitschr. f. Bot.*, **18**, 335-387.
- 1927. «II. Kerndegeneration bei einigen *Clavaria*-Arten.» *Arch. f. Protistenk.*, **58**, 285.

(1) Vid. aussi notre mémoire de 1933.

- BAUCH, R., 1934. « Ueber Kreuzungen zwischen bipolar und multipolar sexuellen Brandpilzarten. » — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs., **67**, 242-245.
- BETTS, E. M., 1926. « Heterothallism in *Ascobolus carbonarius*. » — Amer. J. Bot., **13**, 427-432.
- BOHN, W., 1934. « Einige Untersuchungen über die Tetradenaufspaltung bei den Basidiomyceten. » — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs., **57**, 435-445.
- BORRIS, H., 1934 a. « Beiträge zur Wachstums und Entwicklungsphysiologie der Fruchtkörper von *Coprinus lagopus*. » — Planta, **22**, 28-69.
- 1934 b. « Ueber den Einfluss äusserer Faktoren auf Wachstum und Entwicklung der Fruchtkörper von *Coprinus lagopus*. » — Planta, **22**, 644-684.
- BOSE, S. R., 1934. « Sexuality of *Polyporus ostreiformis* and *Polystichus hirsutus*. » — La Cellule, **42**, 249-266.
- BRODIE, H. J., 1935 a. « The heterothallism of *Panaeolus subalteatus* Berk., a sclerotium-producing Agaric. » — Canad. Journ. of Res., **12**, 657-660.
- 1935 b. « The oidia of *Psilocybe coprophila* and the pairing reactions of monosporous mycelia. » — Canad. Journ. of Res., **12**, 661-667.
- BUHR, H., 1932. « Untersuchungen über zweisporige Hymenomyceten. » — Arch. f. Protistenk., **77**, 125-151.
- BULLER, A. H. R., 1933-34. « Researches on fungi. » — Vol. V et VI, London.
- CHOW, C. H., 1931. « Sur le développement du carpophore chez *Coprinus tomentosus*. » — C. R. Acad. Sci., **192**, 1121-1124.
- 1932. « Le cycle évolutif du *Coprinus tomentosus*. » — Le Botaniste, **24**, 187-214.
- 1934. « Contribution à l'étude du développement des Coprins. » — Le Botaniste, **26**, 89-232.
- COLSON, B., 1935. « The cytology of the mushroom *Psalliota campestris* Quel. » — Ann. Bot., **49**, 1-18.
- COOL, C., 1912. « Beiträge zur Kenntniss der Sporenkeimung und Reinkultur der höheren Pilzen. » — Med. Phitopathol. Lab. Willie Commelin Scholten, **3**, 5-38.
- CZURDA, V., 1930. « Experimentelle Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse der Zygnemalen. » — Beih. z. bot. Zbl. I, **47**.
- 1932. « Ueber einige Grundbegriffe der Sexualitätstheorie. » — Beih. z. bot. Zbl. I, **50**.
- 1933. « Experimentelle Analyse der Kopulationsbedingungen bei einigen Algen. » — Beih. z. bot. Zbl. I, **51**.
- DANGEARD, P. A., 1893. « Recherches sur la reproduction sexuelle des champignons. » — Le Botaniste, **3**, 221-286.
- 1894. « La reproduction sexuelle des Ascomycètes. » — Le Botaniste, **4**, 21-61.
- 1895. « Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes. » — Le Botaniste, **4**, 119-181.
- 1897. « Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes. » — Le Botaniste, **5**, 245-284.
- 1900. « La reproduction sexuelle des champignons, étude critique. » — Le Botaniste, **7**, 89-130.
- 1907. « L'origine du périthèce chez les Ascomycètes. » — Le Botaniste, **10**, 1-385.
- DICKSON, H., 1934. « Studies in *Coprinus sphaerosporus*. I. The pairing behaviour and the characteristics of various haploid and diploid strains. » — Ann. Bot., **48**, 527-547.

- DICKSON, H., 1935. «Studies in *Coprinus sphaerosporus*. II. The inheritance of various morphological and physiological characters.» — *Ann. Bot.*, **49**, 181-204.
- DODGE, B. O., 1934. «A lethal for ascus abortion in *Neurospora*.» — *Mycologia*, **26**, 360-376.
- DOWDING, E. S., 1931 a. «The sexuality of the normal, giant, and dwarf spores of *Pleurage anserina* (Ces.), Kuntze.» — *Ann. Bot.*, **45**, 1-14.
- 1931 b. «The sexuality of *Ascobolus stercorarius* and the transportation of the oidia by mites and flies.» — *Ann. Bot.*, **45**, 621-637.
- 1933. *Gelasinospora*, a new genus of Pyrenomycetes with pitted spores.» — *Canadian Journ. of Res.*, **9**, 294-305.
- DRAYTON, F. L., 1926. «The dry rot disease of *Gladioli*.» — *Scientific Agric.*, **6**, 199-209.
- 1932. «The sexual function of the microconidia in certain *Discomycetes*.» — *Mycologia*, **26**, 345-348.
- 1934 a. «The sexual mechanism of *Sclerotinia Gladioli*.» — *Mycologia*, **26**, 46-72.
- 1934 b. «The *Gladiolus* dry rot caused by *Sclerotinia Gladioli* (Massey) N. Comb.» — *Phytopathology*, **24**, 397-404.
- FÖYN, B., 1929. «Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen. IV.» — *Ber. d. Deut. Bot. Ges.*, **47**, 495-506.
- 1934 a. «Lebenszyklus, Zytologie und Sexualität der Chlorophyceen *Cladophora Suhriana* Kütz.ing.» — *Arch. f. Protistenk.*, **83**, 1-56.
- 1934 b. «Lebenszyklus und Sexualität der Chlorophyceen *Ulva lactuca*.» — *Arch. f. Protistenk.*, **83**, 154-177.
- GÄUMANN, E., 1928. «Die Sexualität der Pilze.» *Svensk Bot. Tidskrift*, **22**, 33-48.
- GEITLER, L., 1931. «Untersuchungen über das sexuelle Verhalten von *Tetraspora lubrica*» — *Biol. Zbl.*, **51**.
- 1932. «Der Formwechsel der pennaten Diatomeen.» — *Arch. f. Protistenk.*, **78**.
- GOLDSCHMIDT, R., 1933. «*Lymantria*.» — *Bibliog. Gen.*, **11**, 1-186.
- 1934. «Untersuchungen über Intersexualität. VI.» — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs.*, **67**, 1-40.
- GUYENOT, E., 1935. «La détermination du sexe et l'hérédité.» — Paris, Hermann et C. ie.
- GWYNNE-VAUGHAN, H. C. I. and H. S. Williamson, 1932. «The cytology and development of *Ascobolus magnificus*.» — *Ann. Bot.*, **46**, 653-670.
- 1933. «The asci of *Lachnea scutellata*.» — *Ann. Bot.*, **47**, 375-383.
- HÄMMERLING, J., 1934. «Ueber die Geschlechtsverhältnisse von *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia Wettsteinii*.» — *Arch. f. Protistenk.*, **83**, 57-97.
- HANNA, W. F., 1933 (?). The physiology of the fungi causing bunt of Wheat.» — *Contr. 372, Div. of Bot., Exp. Farms Branch, Dep. of Agr., Ottawa, Canada.*
- HARNACK, W., 1931. «Die Entstehung des Paarkernmyzels bei *Collybia tuberosa* und *Schizophyllum commune*.» — *Zeitschr. f. Bot.*, **24**, 353-380.
- HARTMANN, M., 1934 a. «Beiträge zur Sexualitätstheorie mit besonderer Berücksichtigung neuer Ergebnisse von Fr. Moewus.» — *Sitz.-Ber. d. preuss. Akad. d. Wiss., Phys. Math. Kl.*, **20**.
- 1934 b. «Untersuchungen über die Sexualität von *Ectocarpus siliculosus*.» — *Arch. f. Protistenk.*, **83**, 110-153.
- HENRARD, P., 1934. «Polarité, hérédité et variation chez diverses espèces d'Aspergillus.» — *La Cellule*, **43**, 351-424.
- HIRMER, M., 1920. «Zur Kenntnis der Vielkernigkeit der Autobasidiomyceten.» — *Zeitschr. f. Bot.*, **12**, 657-674.

- HÜTTIG W., 1935. «Die Sexualität bei *Glomerella lycopersici* Krüger und ihre Vererbung» — Biol. Zbl., **55**, 74-83.
- JACKSON, H. S., 1931. «Present evolutionary tendencies and the origin of the life cycles in the Uredinales.» — Memoirs of the Torrey Bot. Club, **18**, 1-108.
- M. NEWTON and A. M. BROWN, 1932. «Hybridization of *Puccinia graminis tritici* with *Puccinia graminis secalis* and *Puccinia graminis agrostidis*.» — Scient. Agr., **13**, 141-153.
- — —, 1934. «Further studies of the inheritance of spore colour and pathogenicity in crosses between physiologic forms of *Puccinia graminis tritici*.» — Scient. Agr., **14**, 360-373.
- JOYET-LAVERGNE, P., 1931. «La physico-chimie de la sexualité.» — Protoplasma-Monographien, vol. 5.
- 1935. «Une nouvelle étape dans l'étude physico-chimique de la sexualité.» — Biol. Méd., **25**, 1-26.
- KALMUS, H., 1932. «Ueber den Erhaltungswert der Phänotypischen (morphologischen) Anisogamie und die Entstehung der ersten Geschlechtsunterschiede.» — Biol. Zbl., **52**.
- KAUFMANN, F. H., 1934. «Studies on the germination of the spores of certain Basidiomycetae.» — Bot. Gaz., **96**, 282-297.
- KNAPP, E., 1935. «Untersuchungen über die Wirkung von Röntgenstrahlen an dem Lebermoos *Sphaerocarpus*, mit Hilfe der Tetraden-Analyse. I.» — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs., **50**, 307-349.
- KÖHLER, F., 1935 a. «Beitrag zur Kenntnis der Sexualreaktionen von *Mucor mucedo* (Bref.)» — Planta, **23**, 358-377.
- 1935 b. «Genetische Studien an *Mucor mucedo* Brefeld.» — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs., **70**, 1-54.
- KOMARNITZKY, N., 1914. «Ueber die Sporenbildung bei *Verpa bohemica* (Krombh.) Schröt.» — Ann. Mycol., **12**, 241-250.
- KÜHNER, R., 1927. «Contribution à l'étude des Hyménomycètes et spécialement des Agaricacés» — Le Botaniste, **17**, 1-224.
- LAIBACH, F., 1928. «Ueber Zellfusionen bei Pilzen.» — Planta, **5**, 340-359.
- LAKON, G. B., 1907. «Die Bedingungen der Fruchtkörperbildung bei *Coprinus*.» — Ann. Mycol., **5**, 155-176.
- LEHFELDT, W., 1922. «Ueber die Entstehung des Paarkernmyzels bei heterothallischen Basidiomyceten.» — Hedwigia, **64**, 30-51.
- LEVINE, M., 1919. «Life history and sexuality of Basidiomycetes.» — Bot. Gaz., **68**, 67-68.
- LINDEGREN, C. C., 1932 a. «The genetics of *Neurospora*. — I. The inheritance of response to heat-treatment.» — Bull. Torrey Bot. Club, **59**, 85-102.
- 1932 b. «II. Segregation of the sex factors in the asci of *Neurospora crassa*, *N. setophila* and *N. tetrasperma*.» — Bull. Torrey Bot. Club, **59**, 119-138.
- 1933. «III. Pure bred stocks and crossing-over in *Neurospora crassa*.» — Bull. Torrey Bot. Club, **60**, 133-154.
- 1934 a. «IV. The inheritance of *Tan* versus *Normal*.» — Amer. Journ. of Bot., **21**, 55-65.
- 1934 b. «V. Self-sterile bisexual heterokarions.» — Journ. of Gen., **28**, 425-435.
- 1934 c. «VI. Bisexual and akariotic ascospores from *Neurospora crassa*.» — Genetica, **16**, 315-320.

- LINDEGREN, C. C. 1935. «VII. Developmental competition between different genotypes within the ascus.» — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs., **58**, 331-335.
- MAINX, F., 1929. «Ueber die Geschlechterverteilung bei *Volvox aureus*.» — Arch. f. Protistenk., **67**.
- 1931 a. «Gametenkopulation und Zygotenkeimung bei *Hydrodyction reticulatum*.» Arch. f. Protistenk., **75**.
- 1931 b. «Physiologische und genetische Untersuchungen an Oedogonien. I. Mitt.» Zeitschr. f. Bot., **24**.
- 1933. «Die Sexualität als Problem der Genetik.» — Jena, G. Fischer.
- MARTENS, P., 1932 a. «L'origine du crochet et de l'anse d'anastomose chez les champignons supérieures» — Bull. Soc. Myc. Fr., **48**, 259-279.
- 1932 b. «Alternance de phases et sexualité dans un cycle conidien.» — C. R. Acad. Soc., **195**, 821.
- et R. VANDENDRIES, 1933. «Le cycle conidien haploïde et diploïde chez *Pholiota aurivella*» — La Cellule, **41**, 335-388.
- MOEWUS, F., 1933 a. «Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Chlorophyceen.» — Arch. f. Protistenk., **80**.
- 1933 b. «Untersuchungen über die Variabilität von Chlamydomonaden.» — Arch. f. Protistenk., **80**.
- 1934. «Ueber Subheterözie bei *Chlamydomonas eugametos*.» — Arch. f. Protistenk., **83**.
- 1935 a. «Ueber den Einfluss äusserer Faktoren auf die Geschlechtsbestimmung bei *Protosiphon*.» — Biol. Zbl., **55**, 293-309.
- 1935 b. «Ueber die Vererbung des Geschlechts bei *Polytoma Pascheri* und bei *P. uvella*.» — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs., **69**, 374-417.
- MORUZI, C., 1932. «Recherches cytologiques et expérimentales sur la formation des périthèces chez les Ascomycètes.» — Rev. Gén. Bot., **44**, 217-304.
- NEWTON, M. and TH. JOHNSON, 1932. «Specialisation and hybridization of wheat stem rust, *Puccinia graminis tritici*, in Canada.» — Bull. 160, Dep. Agr. Dom. Canada.
- , — and A. M. BROWN, 1930 a. «A preliminary study on the hybridization of physiologic forms of *Puccinia graminis tritici*.» — Scient. Agr., **10**, 721-731.
- — — 1930 b. «A study of the inheritance of spore colour and pathogenicity in crosses between physiologic forms of *Puccinia graminis tritici*.» — Scient. Agr., **10**, 775-778.
- NOBLES, M. K., 1935. «Conidial formation, mutation and hybridization in *Peniophora Allescheri*.» — Mycologia, **27**, 286-301.
- PASCHER, A., 1918. «Ueber die Beziehung der Reduktionsteilung zur Mendelschen Spaltung.» — Ber. d. Deut. Bot. Ges., **36**, 163-168.
- 1931. «Ueber Gruppenbildung und Geschlechtswechsel bei den Gameten einer Chlamydomonadine (*Chlamydomonas paupera*).» — Jahrb. f. wis. Bot., **75**, 551-580.
- QUINTANILHA, A., 1933 a. «Sur la possibilité de résoudre des problèmes cytologiques par des méthodes génétiques.» — C. R. de l'Ass. des Anatomistes, **28**.
- 1933 b. «Le problème de la sexualité chez les champignons.» — Bol. Soc. Brotreana, **8**, II. Sér., 1-100.
- 1933 c. «Sur le pouvoir germinatif des spores de *Coprinus*.» — C. R. Soc. Biol., **115**, 456-458.

- QUINTANILHA, A., 1934 a. « Sur le pouvoir germinatif des spores de *Coprinus*. II » — C. R. Soc. Biol., **117**, 739-741.
- 1934 b. « La descendance des copulations illégitimes chez les Hyméno-mycètes. » — C. R. Soc. Biol., **117**, 737-739.
- 1935. « Cytologie des copulations illégitimes chez *Coprinus fimetarius*. » — C. R. Acad. Sc., **201**, n.° 23, 1143-45.
- RODENHISER, H. A., 1932. « Heterothallism and hybridization in *Sphacelotheca sorghi* and *S. cruenta*. » — Journ. Agr. Res., **45**, 287-295.
- SASS, J. E., 1928 a. « Aberrant heterothallicism in a homothallic *Coprinus*. » — Science, **68**, 548-550.
- 1928 b. « A cytological study of a bisporous form of *Psalliota campestris*. » — Papers of the Michigan Acad. of Sc. Arts and Let., **9**, 287-298.
- 1932. « The cytology of a diploid Hymenomycete. » — Mycologia, **24**, 229-232.
- 1934. « The presence of a nebenkern and Golgi material in *Coprinus sterquilinus*. » — La Cellule, **43**, 343-348.
- 1935. « Cytological aspects of physiological sterility in *Coprinus sterquilinus* Fr. » — Ann. Bot., **49**, 151-154.
- SATINA, S. and A. F. BLAKESLEE, 1929. « Criteria of male and female in bread moulds (Mucors). » — Proc. Nat. Acad. Sc., **15**.
- 1930. « Imperfect sexual reactions in homothallic and heterothallic Mucors. » — Bot. Gaz., **90**.
- SCHÖNEFELDT, M., 1935. « Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen bei *Neurospora tetrasperma* und *Neurospora sitophila*. » — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs., **69**, 193-209.
- SCHOPFER, W. H., 1928. « Recherches sur la sexualité des champignons. » — Bull. Soc. Bot. Genève, **20**, 149-183.
- 1933. « Recherches sur la biométrie des spores d'une mucorinée en rapport avec le sexe. » — C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. de Genève, **50**, 16-20.
- SMITH, A. H., 1934. « Investigations of two-spored forms in the genus *Mycena*. » — Mycologia, **26**, 305-330.
- and H. J. BRODIE, 1935. « Cultural characters and pairing reactions of monosporous mycelia and development of the fruit body of *Pholiota (Flammula) polychroa*. » — Bot. Gaz., **96**, 533-546.
- STREHLOW, K., 1929. « Ueber die Sexualität einiger Volvocales. » — Zeitschr. f. Bot., **21**, 625-692.
- VANDENDRIES, R., 1925. « Recherches expérimentales prouvant la fixité du sexe dans *Coprinus radians*, Desm. » — Bull. Soc. Myc. Fr., **41**, 358-374.
- 1929. « Les relations entre souches étrangères expliquées par les aptitudes sexuelles des individus parthénogéniques chez *Coprinus micaceus*. » — Bull. Soc. Myc. Fr., **45**, 216.
- 1931. « Les polarités sexuelles de *Coprinus tergiversans* Fr. » — Bull. Soc. Myc. Fr., **47**, 36-43.
- 1933. « Nouvelles investigations dans le domaine sexuel des Hyménomycètes. » — Bull. Soc. Myc. Fr., **49**, 130-165.
- VAN TIEGHEM, 1875 a. « Sur la fécondation des Basidiomycètes. » — C. R. Acad. Sci., **80**, 573.
- 1875 b. « Sur le développement du fruit des Coprins et la prétendue sexualité des Basidiomycètes. » — C. R. Acad. Sci., **81**, 877.



- VAN TIEGHEM, 1876. « Nouvelles observations sur le développement du fruit et sur la prétendue sexualité des Basidiomycètes et des Ascomycètes » — Bull. Soc. Bot. Fr., 23, 99.
- WILCOX, M. S., 1928. « The sexuality and arrangement of the spores in the ascus of *Neurospora sitophila*. » — Mycologia, 20, 3-17.
- WÜLKER, H., 1935. « Untersuchungen über Tetradenaufspaltung bei *Neurospora sitophila* Shear et Dodge. » — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs., 69, 210-248.
- ZICKLER, H., 1931. Ueber künstliche Erzeugung von Mikrohaplonten bei Ascomyzeten. » — Biol. Zbl., 51, 540-546.
- 1933. « Rassenkreuzungen bei Ascomyzeten. » — Senckenbergiana, 15, 160-164.
- 1934. « Genetische Untersuchungen an einen heterothallischen Ascomyzeten (*Bombardia lunata* nov. spec.). » — Planta, 22, 573-613.
- 1935. « The cytology of a typical filamentous Ascomycete, *Neurospora sitophila*. » — La Cella, 42, 343-348.
- 1935. « Cytological aspects of biological studies in *Coprinus micaceus*. » — Ann. Bot., 49, 181-194.
- and A. S. SAKSEBI, 1935. « Effects of male and female in head mould (Mucors). » — Proc. Nat. Acad. Sci., 25.
- 1930. « Important sexual reactions in homothallic and heterothallic Mucors. » — Bot. Gaz., 90.
- SCHÖNBERGER, M., 1933. « Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen bei *Neurospora sitophila*. » — Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs., 69, 195-209.
- SCHÖNBERGER, W. H., 1928. « Recherches sur la sexualité des champignons. » — Bull. Soc. Bot. Genève 20, 149-185.
- 1933. « Recherches sur la sexualité des genres d'une moisissure en rapport avec la sexe. » — C. R. Soc. Payer. Hist. Nat. de Genève 50, 10-20.
- SMITH, A. H., 1931. « Investigations of two-spored forms in the genus *Mucor*. » — Mycologia, 23, 504-530.
- and H. J. BODIE, 1935. « Cultural characters and genetic reactions of monogamous mycelia and development of the fruit body of *Phoma (Lamium)*. » — Bot. Gaz., 95, 522-526.
- STERNOW, K., 1933. « Ueber die Sexualität einiger *Volvocales*. » — Zeitschr. f. Bot., 21, 622-627.
- VANDERBEEK, R., 1935. « Recherches expérimentales portant la fixation de sexe dans *Coprinus radiatus* Desm. » — Bull. Soc. Myc. Fr., 41, 382-374.
- 1937. « Les relations entre les sexes transmissibles expérimentales par les spores sexuelles des individus parthénogénétiques chez *Coprinus micaceus*. » — Bull. Soc. Myc. Fr., 43, 210.
- 1931. « Les particularités sexuelles de *Coprinus micaceus* Fr. » — Bull. Soc. Myc. Fr., 47, 28-33.
- 1935. « Nouvelles investigations dans le domaine sexuel des *Hymenomycetes*. » — Bull. Soc. Myc. Fr., 49, 120-125.
- VAN TIEGHEM, 1875. « Sur la fécondation des basidiomycètes. » — C. R. Acad. Sci., 80, 573-575.
- 1875. « Sur le développement du fruit des *Coprinus* et la fécondation sexuelle des basidiomycètes. » — C. R. Acad. Sci., 81, 877.



Planches hors texte

PLANCHE I

Coprinus fimetarius.

- Fig. 1. Germination des spores sur gelose. Fix. Flemming faible. Col. Hematoxiline. Gross. 230.
- Fig. 2. Carpophores jeunes produits par un mycélium secondaire normal. Gross. 3.
- Fig. 3. Les mêmes fructifications deux jours plus tard. Gross. 3.
- Fig. 4. Encore les mêmes, un jour plus âgées que sur la figure antérieure. Gross. 3.
- Fig. 5. Epanouissement d'un des carpophores de la figure précédente. Photographie prise 18 heures plus tard. Gross. 3.
- Fig. 6. Cellules de l'assise hyméniale d'une fructification normale. On voit quatre basides, chacune avec un grand noyau diploïde et un grand nucléole à la périphérie du noyau. Entre les deux premières basides, à droite, une paraphyse où les deux noyaux haploïdes n'ont pas fusionné. Fix. Flemming faible. Col. Hematoxiline. Gross. 960.
- Fig. 7. Lamelle d'une fructification normale étalée et desséchée sur lame de verre pour l'isolement des tétrades. Gross. 60.

PLANCHE II

Coprinus fimetarius.

- Fig. 8, 9 et 10. Développement d'un carpophore illégitime (Ab x ab) Plusieurs des fructifications représentées dans la figure 8 ont avorté. Entre l'état représenté à la figure 8 et celui de la figure 9 il y a un interval de huit jours au moins. Le carpophore de la figure 10 est le même de la figure 9 photographié 24 heures après. Gross. 3.
- Fig. 11. Lamelle d'une fructification illégitime (Ab x ab), étalée sur lamme de verre pour l'isolement des tétrades. Les tétrades sont rares ici, plusieurs basides ayant avorté. (Cf. avec la fig. 7, Pl. I). Gross. 60.



Fig. 12. Assise hyméniale très jeune (avant la caryogamie) d'une fructification illégitime. Remarquer, à côté les unes des autres, des cellules binucléées et uninucléées. Tous les noyaux sont encore haploïdes. Fix. La Cour 2 B. Col. Violet de Gentiane. Gross. 820.

Fig. 13. Cellules hyméniales d'une fructification illégitime avec un seul noyau haploïde. Fix. La Cour 2 B. Col. Hematoxiline. Gross. 1040.

Fig. 14. Cellules hyméniales d'une fructification illégitime, après la caryogamie et avant la première division. Pendant la phase de croissance des noyaux il est presque impossible de distinguer, d'après leurs tailles, les noyaux haploïdes des diploïdes. Fix. La Cour 2 B. Col. Hematoxiline. Gross. 830.

Fig. 15 et 16. Cellules hyméniales d'une fructification illégitime. Dans la deuxième cellule, à droite, le noyau haploïde unique s'est déjà divisé et les deux noyaux fils sont descendus vers la partie moyenne de la baside où il vont dégénérer. Fix. La Cour 2 B. Col. Hematoxiline. Gross. 1040.

PLANCHÉ III

Coprinus fimetarius

Fig. 17 et 18. Développement des fructifications haploïdes (mutant B₄). Gross. 3.

Fig. 19. Cellules de l'assise hyméniale d'une de ces fructifications haploïdes (B₄). Toutes les cellules sont pourvues d'un seul noyau haploïde. Fix. La Cour 2 B. Col. Hematoxiline. Gross. 1040.

Fig. 20. Cellules hyméniales d'une fructification haploïde (B₄). Au centre, anaphase de la première division d'un noyau haploïde avec des chromosomes en retard. Tout de suite à gauche, une baside où les deux noyaux résultants de la première division sont descendus vers la partie moyenne de la cellule où il vont dégénérer. Fix. La Cour 2 B. Col. Violet de Gentiane. Gross. 1040.

Fig. 21, 22, 23 et 24. Développement de carpophores produits par des mycéliums monospèrmes du mutant A". Gross. 3.

PLANCHE IV

Coprinus fimetarius

- Fig. 25. Cellules hyméniales d'une fructification développée sur mycélium monospèrme du mutant A'. On voit, face à face, deux basides, l'une avec deux noyaux haploïdes, l'autre avec un seul noyau haploïde. Fix. La Cour 2 B. Col. Hematoxiline. Gross. 980.
- Fig. 26. Mycélium monospèrme du mutant A'. Au point où l'anse commence à se développer il n'y a qu'un seul noyau haploïde. Fix. La Cour 2 B. Col. Hematoxiline. Gross. 1250.
- Fig. 27. Mycélium monospèrme du mutant A'. Division conjuguée d'un dicaryon accompagnant la formation de l'anse. Fix. La Cour 2 B. Col. Hematoxiline. Gross. 1250.
- Fig. 28. Mycélium monospèrme du mutant K. Division conjuguée accompagnant la formation de l'anse. Fix. La Cour 2 B. Col. Hematoxiline. Gross. 1250.
- Fig. 29. Mycélium monospèrme du mutant K. Transformation de l'anse dans une branche ramifiée. Le noyau primitif unique de l'anse s'est déjà divisé; on voit distinctement les deux noyaux fils sur la photographie. Fix. La Cour 2 B. Col. Hematoxiline. Gross. 1250.
- Fig. 30. Cellules hyméniales d'une fructification développée sur mycélium monospèrme du mutant K. Au milieu une baside avec deux noyaux haploïdes au moment où il vont se fusionner. A' la partie supérieure à droite, une autre baside avec un seul noyau haploïde. Fix. La Cour 2 B. Col. Hematoxiline. Gross. 980.
- Fig. 31 à 35. Différents types de formation des anses sur un mycélium monospèrme du mutant K. Fix. La Cour 2 B. Col. Hematoxiline.
- Fig. 31. Anse ouverte sans noyau. Correspond au type I de la figure 4 du texte. Gross. 770.
- Fig. 32. Anse fermée, sans noyau ni paroi transverse. (Type II, figure 4 du texte). Gross. 770.

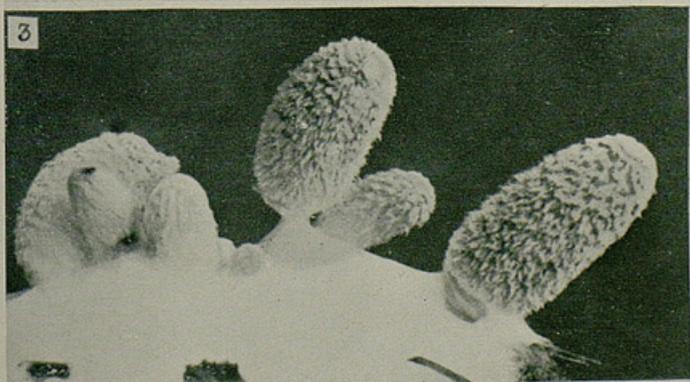
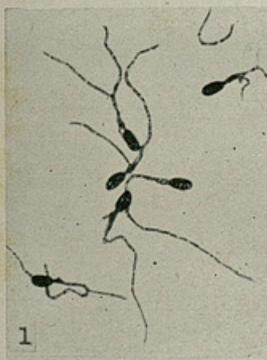


Fig. 33. L'anse inférieure fermée, avec un noyau mais dépourvue de paroi transverse; l'anse supérieure normale, avec un noyau et deux parois. (Les deux types représentés au n. III, figure 4 du texte). Gross. 770.

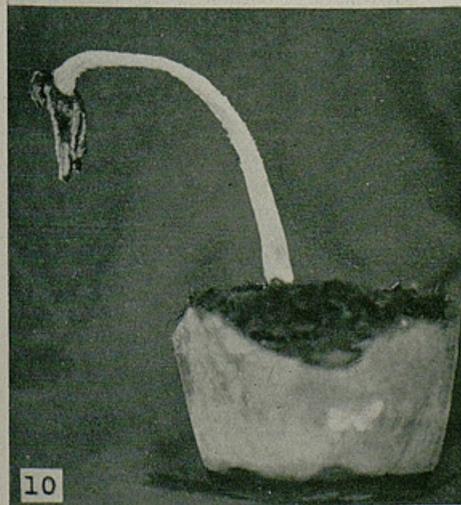
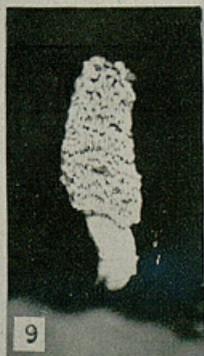
Fig. 34. Formation d'une anse accompagnée de la division d'un seul noyau. Les différentes parties du fuseau, très allongé, ne sont pas dans le même plan. Gross. 1250.

Fig. 35. Les mêmes anses de la figure 33 légèrement retouchées.

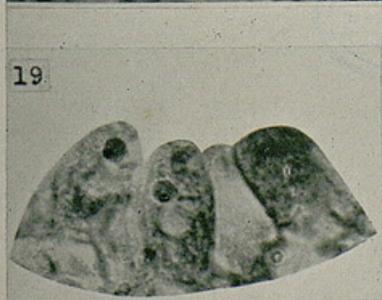
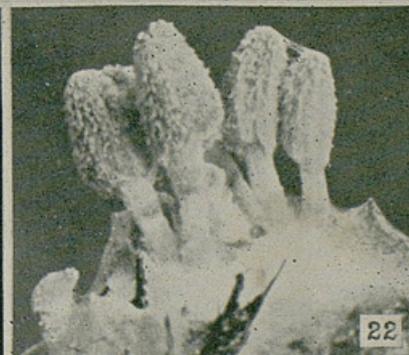
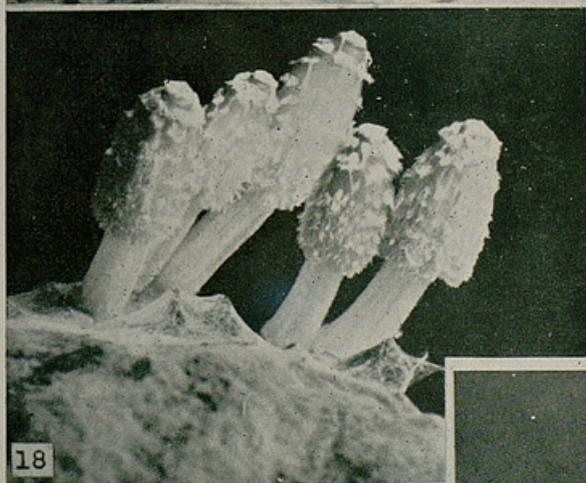
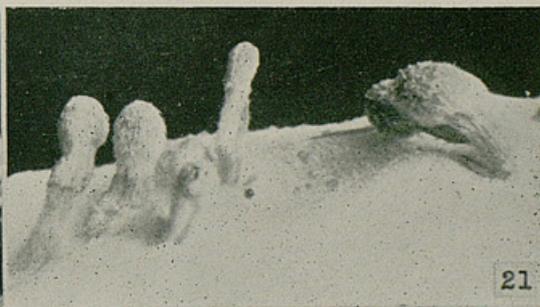
















25



30



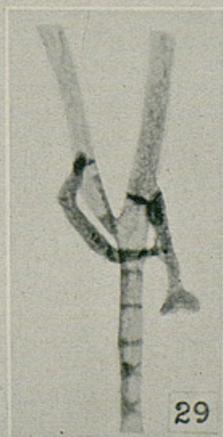
26



27



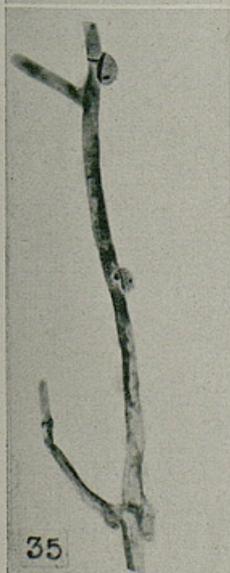
28



29



31



35



33



32



34



ÍNDICE POR AUTORES

	Pág.
M. FERNANDES, Abílio— <i>Les satellites chez Narcissus reflexus Brot. et N. triandrus L.</i>	✓
I. <i>Les satellites des métaphases somatiques.</i>	249
— <i>Remarque sur l'hétérostyle de Narcissus triandrus L. et de N. reflexus Brot.</i>	278 u.i.
MENDONÇA, F. A. — <i>Agrostologia de Angola. I Maydeae e Andropogoneae</i> . .	3
MOEWUS, Franz — <i>Neue Volvocalen aus der Umgebung von Coimbra (Portugal)</i>	204
M. NATIVIDADE, J. Vieira — <i>Investigações citológicas em variedades culturais de</i>	
<i>Pereiras (P. Communis, L.)</i>	195 ✓
PEREIRA COUTINHO, António Xavier — <i>Suplemento da Flora de Portugal —</i>	
<i>Plantas Vasculares</i>	43
QUINTANILHA, A. — <i>Cytologie et génétique de la sexualité chez les Hyménomycètes</i>	289
SAMPAIO, Gonçalo — <i>Novas adições e correcções à flora portuguesa</i>	216



INDICE POR AUTORES

Pág.

FERNANDES, Alípio—Les satellites chez *Nardus stricta* Brox. et *N. stricta* L. 249

I. Les satellites des métaphases somatiques 278

— Remarques sur l'histologie de *Nardus stricta* L. et de *N. stricta* Brox. 2

MENDONÇA, E. A.—Agrostologie de Angola. I. *Muhlenbergia* et *Andropogoneae* 204

MOEWS, Franz—Neue Vorkommen aus der Umgegend von Coimbra (Portugal) 204

NATIVIDADE, J. Vieira—Investigações citológicas em variedades cultivadas de *Portula* (P. Commune L.) 202

PEREIRA COUTINHO, António Xavier—Suplemento de floras de Portugal—
Plantas Vasculares 48

QUINTANILHA, A.—Cytologie et génétique de la sexualité chez les *Hymenocytus* 200

SAMPAYO, Gonçalo—Nouvelles espèces et corrections à floras portugaises 220

