

Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces

(g. *Helictotrichon* Bess. et *Avenochloa* Holub)

Thèse

présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel
pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences

par

Camille Gervais

de Montreal (Canada)

Maître ès Sciences de l'Université de Montreal

Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft
Mémoires de la Société Helvétique des Sciences Naturelles

Band / Vol. LXXXVIII

Herausgegeben mit Subvention der Eidgenossenschaft durch die
Denkschriftenkommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft

Druck von Gebrüder Fretz AG, Zürich
Kommissionsverlag von Gebrüder Fretz AG, Zürich
1973

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
Faculté des Sciences

**La Faculté des Sciences de l'Université de Neuchâtel,
sur le rapport de Messieurs les professeurs**

Cl. Favarger, M. Guinochet (Paris) et Ch. Terrier

**autorise l'impression de la présente thèse sans exprimer d'opinion
sur les propositions qui y sont contenues.**

TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos	6	<i>Les Avenochloa</i>	
Introduction	7	1. <i>A. pubescens</i>	83
Matériel	8	2. <i>A. pratensis</i>	87
Techniques cytologiques	9	3. <i>A. planiculmis</i>	97
Techniques d'hybridation	10	4. <i>A. dahurica</i>	99
La systématique des avoines vivaces : aperçu historique	13	5. <i>A. praeusta</i>	100
Délimitation des genres <i>Helictotrichon</i> <i>Bess.</i> et <i>Avenochloa Holub</i>	19	6. <i>A. levis</i>	104
Recherches cytologiques antérieures	25	7. <i>A. bromoides</i>	105
		8. <i>A. sulcata</i>	115
		9. <i>A. albinervis</i>	118
<i>Les Helictotrichon</i>		10. <i>A. compressa</i>	123
1. <i>H. montanum</i>	26	11. <i>A. schelliana</i>	125
2. <i>H. decorum</i>	38	12. <i>A. versicolor</i>	128
3. <i>H. sempervirens</i>	40	Autres <i>Avenochloa</i>	131
4. <i>H. setaceum</i>	48	Les anomalies de la microsporogénèse.	134
5. <i>H. convolutum</i>	55	Les chromosomes B	140
6. <i>H. filifolium</i>	59	Résumés	143
7. <i>H. sarracenorum</i>	62	Clé de détermination des avoines vivaces	151
8. <i>H. cantabricum</i>	65	Bibliographie	155
9. <i>H. Parlatoarei</i>	70	Index des noms latins.	163
Espèces est-européennes et exotiques	79		

Avant-propos

C'est pour nous un agréable devoir et une dette de reconnaissance que de remercier très sincèrement Monsieur le Professeur Claude Favarger d'avoir bien voulu nous accueillir à l'Institut de Botanique de l'Université de Neuchâtel et diriger notre travail. Nous sommes bien conscient de tout ce que cela a comporté de sacrifices personnels de temps et d'énergie et nous désirons lui exprimer toute notre gratitude.

Nous retirons de notre séjour ici et de nos contacts avec Monsieur Favarger, qui nous a fait part de sa riche expérience, une foule de connaissances nouvelles que nous espérons mettre à profit et développer davantage, en nous souvenant de ceux qui nous les ont transmises. Quittons un instant le domaine purement scientifique; nous avons trouvé à Neuchâtel des amitiés profondes qui malgré les distances qui séparent le Canada de la Suisse, resteront toujours vivaces et fructueuses.

Qu'il nous soit permis de remercier également ici l'éminent cytotaxonomiste qu'est Monsieur le Professeur Marcel Guinochet qui a accepté malgré ses occupations, de lire notre manuscrit et nous a fait l'honneur de venir de Paris, assister à la présentation de cette thèse. Nous lui en sommes très reconnaissant.

Nous voulons exprimer aussi toute notre gratitude à Monsieur le Professeur Charles Terrier non seulement pour la lecture de notre texte et sa participation au jury, mais pour tous ses conseils et les amabilités qu'il a eues pour nous au cours des années passées ici.

Nous tenons à remercier aussi de façon particulière Monsieur Paul Correvon qui s'est occupé avec beaucoup de compétence de la culture de nos plantes, du soin des hybrides rachitiques, dans les parcelles expérimentales de l'Institut.

Le présent travail n'eût pas été possible sans la collaboration de toutes les personnes qui ont eu l'amabilité de récolter pour nous du matériel vivant *in situ*. En premier lieu nous tenons à remercier notre ami Philippe Kùpfer de nous avoir rapporté d'Espagne et des Pyrénées un abondant matériel qui nous a permis de faire d'intéressantes découvertes dont nous lui sommes en grande partie redevable. Nous n'oublierons pas non plus les fructueuses discussions que nous avons eues avec lui ainsi qu'avec notre ami Claude Béguin. Notre gratitude s'adresse ensuite à Madame Marie-Marguerite Duckert, au Dr Cl. Farron (Bâle), au Professeur A. Löve (Boulder), à M. M. Kerguëlen (Rouen), au Professeur J. L. Richard, à M. R. Ruffier Lanche (Lautaret) et au Dr L. Zeltner qui nous ont procuré des plantes vivantes ou des graines.

M. Samuel Badoux de la station fédérale de Changins nous a donné d'utiles conseils pour la réalisation d'hybrides de Graminées. Nous l'en remercions sincèrement. Nous avons toujours trouvé une aide efficace auprès du Dr K. L. Huynh, chef de travaux, et de MM. M. Aragno et E. Beuret, assistants. Ces derniers nous ont particulièrement secondé dans les moments difficiles de la mise au point définitive de notre manuscrit. Qu'ils en soient cordialement remerciés.

Nous tenons à exprimer en outre notre gratitude aux membres du personnel de l'Institut de Botanique pour leur complaisance à notre égard, nous pensons en particulier à M. G. Boss, bibliothécaire, et à M. André Schwab dont la serviabilité et la bonne humeur sont proverbiales aux Instituts du Mail.

Notre séjour en Suisse et nos études ont été rendus possibles en très grande partie par le secours financier du Conseil des Recherches agricoles de la Province de Québec (Canada) dont nous remercions les responsables. Nous remercions également les autorités du Conseil d'Etat du Canton de Neuchâtel qui nous ont accordé une bourse généreuse pour nous aider à défrayer le coût d'impression de cette thèse.

Nous sommes très reconnaissant à la Commission des Mémoires de la Société Helvétique des Sciences Naturelles et à son Président Monsieur le Professeur Hans Nüesch de l'Université de Bâle, d'avoir accepté d'éditer notre manuscrit. Puisse ce travail être à la hauteur de l'honneur qu'on nous fait.

Introduction

Le titre que nous avons donné à ce travail, «Contribution à l'étude cytogénétique et taxonomique des avoines vivaces», résume assez bien ce que le lecteur peut s'attendre à y trouver: une étude qui n'épuise pas le sujet, puisqu'il s'agit d'une simple «contribution», mais qui s'efforce de tirer de la cytologie et de la génétique des données nouvelles, capables d'éclairer l'origine, l'histoire et, de là, la systématique de ce groupe de plantes encore mal connu.

Les recherches purement cytologiques ont retenu tout d'abord notre attention. Au fur et à mesure que nous arrivions à nous constituer une collection de plantes vivantes (ce qui a été, du point de vue pratique, la première étape de notre travail), nous nous sommes appliqué à déterminer les nombres chromosomiques et à étudier, dans la mesure du possible, la mitose et la méiose de chaque taxon découvert: forme et dimensions relatives des chromosomes, régularité ou anomalies de la méiose, modes d'association (bivalents, multivalents), etc.

Cette analyse nous ayant permis de constater l'existence de races chromosomiques ou de séries de polyploïdes dans certains groupes, il nous était dès lors possible d'imaginer (avec l'aide aussi des données morphologiques) des filiations, des liens de parenté que nous avons essayé de vérifier par des essais d'hybridation. C'est le deuxième aspect de notre étude. Nous n'avons malheureusement pas réalisé, faute de temps, tous les croisements que nous aurions aimé faire. Nous ne disposions pas, au début, du matériel nécessaire, beaucoup de races intéressantes nous étant encore inconnues ou disponibles en peu d'exemplaires qui ne fleurissaient d'ailleurs pas toujours. Autre source de retard, nous n'avons pas pu éviter au cours de nos premiers essais, certains tâtonnements dans la recherche d'une technique appropriée d'hybridation.

Notre travail aborde enfin, en troisième lieu, les questions de taxonomie et de nomenclature au niveau du genre, dans un chapitre à cet effet, et au niveau de l'espèce. Il est difficile de se tenir complètement à l'écart de ces problèmes, parfois très complexes, surtout que les recherches cytogénétiques ne sont pas sans suggérer tantôt de réunir, tantôt de subdiviser, tantôt de déplacer des taxons jusque là mal compris. Nous nous sommes efforcé dans notre étude du genre *Helictotrichon*, où les problèmes de cytologie ne sont pas aussi complexes que chez les *Avenochloa*, de débrouiller l'écheveau de la nomenclature ancienne et de l'accorder avec ce que nous observions, sans que nous ayons la prétention d'avoir apporté des solutions complètes ou définitives.

Chez les *Avenochloa*, du moins chez certains d'entre eux, le problème est différent: nous croyons que plusieurs années d'étude seraient encore nécessaires pour identifier, par exemple, toutes les races chromosomiques des *A. pratensis* et *bromoides*, cartographier leur répartition géographique et établir, si possible, des relations entre les caractères morphologiques de ces plantes et leurs nombres chromosomiques. Ce travail étant à peine ébauché, nos conclusions ne sauraient être définitives et il est inutile d'élaborer une nomenclature complexe à l'intérieur de groupes encore mal connus. D'autre part, nous disposons pour la synonymie et la nomenclature des *Avenochloa*, d'une étude minutieuse de HOLUB (1961) à laquelle nous pouvons nous référer surtout pour les espèces qui ne manifestent pas de variation du nombre chromosomique (*A. pubescens*, *A. versicolor*). Cet auteur n'a malheureusement traité que des avoines qui se rencontrent en Tchécoslovaquie.

Notre travail n'est pas une monographie, mais on trouvera dans la clé de détermination présentée à la fin, toutes les espèces mentionnées pour l'ouest de l'Europe (Espagne, Portugal, France, Italie, Suisse, Allemagne, Autriche, Belgique, Hollande, îles Britanniques, pays scandinaves); nous y avons aussi incorporé quelques espèces d'Europe orientale (*H. decorum*, *A. compressa*) que nous avons eu la possibilité d'étudier. Il est fait mention enfin, au cours de notre étude, d'un certain nombre d'espèces exotiques dont on trouvera les noms dans notre Index des noms latins.

Les observations que nous avons faites sur les anomalies de la méiose et sur les chromosomes B de différentes espèces ont été réunies, pour plus de commodité, en deux chapitres. Dépassant par ailleurs le cadre de nos recherches cytotaxonomiques et génétiques, l'étude de ces problèmes, délicate et fastidieuse, a pris beaucoup de notre temps sans que nous soyons parvenu à des résultats tout à fait satisfaisants.

Publication de notes préliminaires:

Une partie de nos résultats, comprenant essentiellement les nombres chromosomiques nouveaux que nous avons trouvés au fur et à mesure de l'avancement de nos recherches, a été publiée dans trois notes. Voir le Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles, Tome 88: 61-64 (1965), 89: 87-100 (1966), 91: 105-107 (1968). Nous avons publié aussi un petit travail sur certaines particularités de la structure anatomique des racines d'avoines, dans le Bulletin de la Société botanique suisse, Tome 78: 369-372 (1968).

Matériel

Notre étude cytologique porte sur quelque 35 taxons ou «races» d'avoines vivaces que nous répartissons entre les genres *Helictotrichon* Bess. et *Avenochloa* Holub, selon la nomenclature discutée et proposée plus loin.

Nous avons travaillé sur un assez grand nombre d'individus (c. 400) certaines espèces étant représentées par plusieurs récoltes de provenances diverses. La plus grande partie de notre matériel provient de plantes recueillies dans la nature et transplantées dans les parcelles de l'Institut, mais beaucoup d'autres plantes nous viennent de semis à partir de graines reçues par des systèmes d'échanges. Toutes nos plantes ont été cultivées en pots, placés en pleine terre ou parfois dans des couches d'hivernage, pour les espèces les plus méridionales, mais cette précaution n'est peut-être pas nécessaire. Les deux premiers chiffres du numéro d'ordre de chaque plante indiquent l'année de récolte ou de semis; ainsi le numéro 65-794 indique que cette avoine a été récoltée en 1965.

Nous avons eu la chance de pouvoir étudier un matériel espagnol et pyrénéen assez abondant, mais nous n'avons pratiquement rien vu des espèces du Nord de l'Afrique, de la Turquie, de la Grèce, de l'Italie qui nous auraient sans doute apporté beaucoup de nouveau, sinon des données essentielles à la compréhension de l'histoire de ce groupe dans son évolution. Le matériel des régions plus nordiques, de France, de Suisse, d'Allemagne ne nous a pas fait défaut mais il est cytologiquement marqué d'uniformité et beaucoup moins intéressant.

Enfin, une collection de graminées vivantes requiert des soins attentifs pour que ne se produisent pas de mélanges ou de substitutions capables de fausser les résultats des recherches entreprises. Il faut visiter régulièrement la collection, enlever toutes les plantes étrangères, empêcher les graines des différentes plantes en culture de se répandre aux alentours. On a toujours avantage à cet effet d'étudier rapidement le nouveau matériel arrivé. S'il est relativement facile de déceler une espèce étrangère, en train de croître avec une autre, il est par contre impossible de s'apercevoir des mélanges de «provenances»; i. e. de savoir que telle plante, de telle provenance, a été «contaminée» par des graines d'un autre individu de la même espèce mais d'une provenance différente et a été finalement éliminée au profit de ce dernier. Cela peut être sans conséquence pratique si ces plantes ont à peu près le même phénotype et le même nombre chromosomique, mais tel n'est pas toujours le cas.

Herbiers consultés:

Les herbiers de l'Institut de botanique de Neuchâtel et du Conservatoire botanique de Genève ont été seuls consultés pour l'élaboration de notre travail. Nous en remercions vivement les conservateurs, Messieurs les Professeurs Charles Terrier et Jacques Miège.

Techniques cytologiques

1) COMPTAGE DES NOMBRES CHROMOSOMIQUES SUR DES MÉRISTÈMES RADICULAIRES

A) Méthode des coupes

Nous avons utilisé au début de notre étude la technique classique des coupes après fixation au Nawashin et inclusion à la paraffine des pointes de racines. La coloration au violet-cristal nous donnait d'excellents résultats. Cette méthode s'est avérée toutefois inadéquate pour l'étude des hauts polyploïdes, telles les races d'*A. pratensis* à $2n = 126$, 112 ou 98 chromosomes; nous avons dû recourir aux techniques d'écrasement. HEDBERG (1961) dans une étude sur l'*A. pratensis*, a employé tout de même et avec succès, la méthode des coupes en la combinant avec des procédés de microphotographie.

B) Méthode par écrasement

1 Prétraitement à la colchicine 0,3% pendant 2 à 6 heures

Notre méthode habituelle consiste à laisser séjourner dans 50 cc de solution aqueuse de colchicine une dizaine de pointes de racines pendant 2 à 6 heures. S'il arrive que les chromosomes soient parfois dédoublés, il reste toujours un certain nombre de bonnes cellules où l'on peut compter le nombre juste. Par contre, des chromosomes trop longs sont presque impossibles à compter même chez un diploïde!

Le prélèvement de racines jeunes, en pleine croissance, est le facteur de réussite le plus important. A cet effet, les racines recueillies sur des graines germées en laboratoire ou encore récoltées au printemps et en été sur des plantules ou sur des plantes fraîchement repotées, donnent les meilleurs résultats.

2 Fixation selon la formule de Heitz (3 parties d'alcool absolu, 1 partie d'acide acétique glacial)

3 Ramollissement des tissus radiculaires dans une solution aqueuse de pectinase à 5% pendant 2 à 4 heures

Divers auteurs ont recommandé l'emploi d'enzymes pour favoriser, au moment du «squash», une meilleure dispersion des cellules et un meilleur étalement des chromosomes par suite de la destruction des lamelles moyennes et de l'affaiblissement des parois cellulaires. Citons à ce sujet le travail de KAWANO (1965) dans lequel on trouvera d'ailleurs d'autres références.

Cette opération est presque nécessaire lorsqu'il s'agit d'écraser les méristèmes radiculaires très durs des graminées, mais on peut supprimer cette étape, pour gagner du temps, en employant la technique d'écrasement que nous décrivons plus loin, ou d'autres méthodes déjà connues.

Nous ajoutons à la solution de pectinase une petite quantité de cellulase, soit 2 à 3 % (KAWANO, l.c., recommande 5%), mais cela ne nous paraît pas indispensable.

4 Coloration au carmin acétique

Pour obtenir une coloration intense, il faut laisser les racines dans le carmin au moins 45 minutes; on peut les y laisser sans inconvénient jusqu'à 2 jours, mais par la suite le colorant imprègne le cytoplasme, ce qui amène une perte de contraste. Un simple chauffage rapide des racines dans un peu de carmin ne nous semble pas tout à fait suffisant pour bien colorer les chromosomes, mais le fait de chauffer accélère la coloration.

5 Ecrasement de la pointe de racine dans une goutte de carmin propre

Si la pointe de racine a été traitée suffisamment longtemps par la pectinase, elle s'écrasera très facilement sous la pression du doigt. Si, pour simplifier, on n'a pas traité les racines à la pectinase, on peut utiliser la technique suivante: on frappe d'un coup sec, avec l'extrémité arrondie d'un petit bâton, la pointe de racine placée sous le couvre-objet, avant qu'elle ait eu le temps de glisser au dehors; on continue d'écraser en frappant à coups plus ou moins énergiques sur le couvre-objet recouvert d'un papier buvard.

6 Lutation et conservation

Nous lutons nos préparations avec un mélange, en parties égales, de paraffine et de baume du Canada, appliqué avec une tige métallique chauffée. Elles se conservent en général quelques mois mais, le «squash» étant fait dans le carmin, la coloration en vient parfois à s'accroître trop fortement. Nous ne pouvons conseiller, d'après notre expérience, de conserver les préparations au réfrigérateur. Le brusque changement de température fait craqueler le lut et l'air pénètre sous la lamelle. Il vaut mieux garder les préparations à la température du laboratoire, à l'abri de la poussière et du soleil.

II) COMPTAGE DES NOMBRES CHROMOSOMIQUES SUR LES ÉTAMINES

Notre méthode de travail se réduit ici à trois opérations déjà décrites pour les écrasements de racines:

- 1° Fixation des étamines dans un mélange 3-1 d'alcool absolu et d'acide acétique glacial.
- 2° Coloration des étamines dans un peu de carmin pendant 45 minutes au moins.
- 3° Ecrasement dans une goutte de carmin.

Les traitements à la colchicine et les macérations dans la pectinase sont supprimés. L'écrasement peut se faire assez délicatement avec le doigt et permet d'obtenir un étalement des CMP en une couche monocellulaire. Toutefois si l'on veut, par exemple, déceler les multivalents chez un polyploïde ou tout simplement compter les chromosomes d'un haut polyploïde, il est utile ou même nécessaire d'écraser davantage les cellules. On y arrive en frappant sur le couvre-objet avec un petit bâton, au risque de détériorer un grand nombre de CMP, mais c'est souvent la seule façon d'obtenir quelques cellules où il sera possible de voir tous les chromosomes sans ambiguïté d'interprétation.

Signalons qu'il nous est arrivé aussi quelquefois de faire des comptages chromosomiques sur des mitoses dans les tissus des étamines. Ces chromosomes mitotiques sont parfois raccourcis comme s'ils avaient été traités à la colchicine. Plus souvent encore, chez les espèces ayant peu de chromosomes (di-, tétra- et hexaploïdes), nous avons pu faire des comptages sur la métaphase de la première mitose pollinique. L'exine lisse et transparente des graminées s'y prête bien, mais il faut laisser le temps au carmin acétique de pénétrer à l'intérieur des grains de pollen en prolongeant la coloration un ou deux jours.

Figures et photographies:

Toutes les figures se rapportant à la cytologie, les chromosomes, les grains de pollen, etc., ont été dessinées à la chambre claire et l'échelle est donnée chaque fois par une ligne représentant 10 microns. Les photographies d'une même planche sont aussi toutes à la même échelle, sauf indication contraire.

Techniques d'hybridation

Ce court chapitre se rapporte à des techniques et à des généralités sur l'hybridation des avoines vivaces. On retrouvera, tout au long du travail, la description des hybrides que nous avons obtenus, dans les chapitres qui traitent de leurs parents.

Les avoines vivaces possèdent des fleurs hermaphrodites: nous avons dû utiliser en général, comme

plantes femelles, des plantes castrées peu avant l'anthèse à l'aide de brucelles à pointes très fines: le pot est placé sur un tabouret tournant et les coudes de l'opérateur s'appuient, si possible, sur une table pour plus de sûreté de mouvement. On écarte les glumelles et les 3 étamines sont saisies ensemble par l'extrémité. Les fleurs ou les épillets trop jeunes ou trop vieux sont coupés. Cette méthode s'étant révélée assez facilement praticable, nous n'avons pas cherché à trouver, pour nos hybridations, des individus autostériles qui nous auraient évité le travail de la castration. Nous ne disposions d'ailleurs souvent que de peu d'individus.

Si quelques fleurs étaient oubliées, par erreur, au cours de la castration, les cas d'autofécondation pouvaient toujours être décelés par l'examen des chromosomes des plantes de la F_1 . En effet, nous avons croisé le plus souvent soit des plantes à nombres chromosomiques différents, soit des plantes à caryotypes différents, soit des plantes dont le parent mâle possédait des chromosomes B, employés comme marqueurs, de façon que l'examen chromosomique de l'hybride indiquât clairement les vrais hybrides et les cas d'autofécondation ou d'apomixie.

Nos premiers essais de croisement se soldèrent par des échecs hormis un petit nombre de cas d'autofécondation (ou d'apomixie?) qui nous permettent de dire que les *Avenochloa pubescens*, *pratensis* et *planiculmis*, de même que l'*Helictotrichon montanum* ne sont pas, ou du moins pas complètement autostériles. Ces échecs semblent provenir, à la lumière des succès obtenus par la suite, du dessèchement des panicules ensachées et des mauvaises techniques de pollinisation. Nous croyons aussi que chez les avoines vivaces, il faut employer comme parent femelle l'espèce qui a le nombre chromosomique le plus bas. Ainsi dans cinq cas où nous l'avons fait, ces deux dernières années, nous avons enregistré cinq succès et dans deux cas où nous avons fait le contraire, dans des conditions pourtant excellentes, nous avons eu deux résultats négatifs.

Il semble donc que les avoines vivaces, si elles endurent bien la castration, supportent particulièrement mal d'être isolées sous des sachets de gaze ou de papier; de plus, la pollinisation à la main en devient gênée et fastidieuse. Pour remédier à ce dernier inconvénient, nous avons essayé de réunir sous un même sachet une panicule mâle et une panicule femelle de deux pots placés côte à côte, ou encore de mettre sous les sachets, avec les panicules femelles, des panicules mâles coupées et placées dans des tubes remplis d'eau, fixés à des baguettes, selon une technique décrite par HAMILTON (1953). Ces deux méthodes ont échoué sans que nous ayons pu savoir si notre échec provenait du dessèchement prématuré des panicules femelles ou de l'absence de pollinisation.

Les méthodes les plus simples et les plus naturelles sont les plus efficaces: nous avons obtenu d'excellents résultats en plaçant tout simplement la plante femelle dans un coin tranquille d'une serre tempérée ou d'un abri de jardinier et en disposant autour d'elle des plantes devant servir de mâles, les surélevant à l'aide de pots renversés. Le pollen tombe de lui-même en grande quantité sur les stigmates plumeux de la plante femelle et, de temps en temps, à l'aide de brucelles, on peut secouer directement au-dessus des stigmates, des étamines bien mûres. Le procédé est simple et permet une surveillance constante de l'état de maturité des plantes à croiser; il faut alors retarder ou avancer la maturité de l'une ou de l'autre plante en la mettant soit à l'ombre ou au frais, soit au soleil et à la chaleur. On peut aussi aisément remplacer un pied mâle, n'ayant plus de pollen, par un autre plus jeune venant du jardin, etc. La facilité avec laquelle on procède à ce jeu est très importante, car une des grandes difficultés des croisements est de faire coïncider les périodes de floraison. Bien entendu la nature nous aide, car le moment de la floraison peut varier d'un individu à l'autre ou d'une panicule à l'autre; il ne serait pas possible autrement de réaliser certains croisements.

Notons que pour ce genre d'opération, il faut garder toutes ses plantes en pots (ou en pots placés en pleine terre) de sorte qu'on puisse les manipuler sans mal. Si les plantes sont cultivées en pleine terre, il n'est pas possible par exemple, d'en enlever une, de la mettre en pot et de procéder à la castration pour l'utiliser dans un croisement: le choc de la transplantation fait prématurément sécher les panicules. Il faut mettre les plantes en pots dès l'automne précédent.

Aussitôt que la période de fécondation possible est terminée et que les fleurs se sont refermées (1 à 2 semaines), il vaut mieux sortir les plantes de la serre et les remettre dans leur endroit habituel tout en surveillant la maturité des graines pour empêcher qu'elles ne se perdent.

On peut, dans un même local, procéder à plusieurs croisements différents pourvu qu'il n'y ait pas de confusion possible dans les résultats; il faut garder entre eux une certaine distance (2 à 3 m) et éviter les courants d'air, mais il serait préférable certainement de pouvoir élever des cloisons.

Ces méthodes relativement simples nous ont permis de réussir les croisements suivants:

Parent femelle		Parent mâle
<i>A. bromoides</i>	$2n = 14 \times$	<i>A. bromoides</i> race à $2n = 42$
<i>A. sulcata</i>	$2n = 14 \times$	<i>A. compressa</i> $2n = 14$
<i>A. bromoides</i>	race à $2n = 42 \times$	<i>A. pratensis</i> race à $2n = 98$
<i>A. pratensis</i>	race à $2n = 98 \times$	<i>A. pratensis</i> s. str. $2n = 126$
<i>A. pratensis</i> s. str.	$2n = 126 \times$	<i>A. planiculmis</i> $2n = 126$
<i>A. sulcata</i>	$2n = 14 \times$	<i>A. albinervis</i> $2n = 28$

Les détails qui concernent ces croisements, leur but et les conclusions qu'ils permettent de tirer sont exposés dans les différents chapitres se rapportant aux espèces parentes.

Les deux premiers croisements de la liste qui précède ont été faits en 1968 et les quatre autres en 1969. Nous n'avons pu étudier la méiose que chez les hybrides faits en 1968, les autres n'ayant pas encore fleuri.

Deux de ces six croisements ont été particulièrement difficiles à réaliser: il s'agit 1° du croisement de l'*A. bromoides* à $2n = 14$ chromosomes par l'*A. bromoides* à $2n = 42$ chromosomes, 2° du croisement interspécifique *bromoides* ($2n = 42$) $\times$ *pratensis* ($2n = 98$).

Les graines obtenues de ces deux croisements étaient complètement flasques, légères au point de s'envoler au moindre souffle maladroit; nous avons pensé qu'elles étaient dépourvues d'albumen mais peut-être pas d'embryon. Des coupes longitudinales faites dans les graines de l'un de ces hybrides (*bromoides* 14 $\times$ *bromoides* 42) nous montrent en tout cas (Phot. 7), dans la région de l'embryon, tout un ensemble de cellules alors que le reste de la graine est pratiquement vide, de sorte que les parois opposées s'affaissent et s'accolent. Nous ne pouvons distinguer toutefois sur cette photographie, dans la région de l'embryon, aucune ébauche de tige ou de radicule.

Ces graines flasques ont le pouvoir, si on les met dans l'eau, de s'hydrater au point de prendre l'aspect de graines normales. Semées dans la terre ou mises à germer sur des buvards en boîtes de Pétri, elles pourrissent. Nous sommes parvenu toutefois à obtenir quelques germinations, puis des plantules, puis des individus viables en employant des techniques qui nous ont été recommandées par le Dr S. Badoux, de la Station fédérale d'essais agricoles de Nyon, que nous remercions beaucoup.

Les graines, débarrassées de leurs glumelles, sont d'abord placées pendant 10 minutes dans de l'eau bouillie refroidie à 52 °C (ou mises dans de l'alcool à 60% pendant 2 minutes, d'après ROMMEL 1958). Elles sont ensuite désinfectées 15 minutes (3 à 5 minutes selon Rommel) dans une solution de chlorure mercurique à 0,1%, lavées 5 fois à l'eau distillée stérile et placées aseptiquement sur agar penché dans des tubes (nous employons à cet effet l'«Orchid Agar Disco»). Les graines ne tardent pas à s'hydrater et à se gonfler mais peuvent mettre plusieurs semaines avant de germer. Nous avons obtenu, pour le croisement *bromoides* 14 $\times$ *bromoides* 42, 4 germinations pour 75 graines traitées, comme on peut le voir sur le Tableau I. Dans le croisement *bromoides* 42 $\times$ *pratensis* 98, 5 graines sur 44 ont germé et quelques autres ont manifesté un début de germination sans plus. Nous avons obtenu, pour ce dernier croisement, une partie de nos germinations en mettant simplement les graines, désinfectées et lavées, dans des boîtes de Pétri stériles. Il est toutefois difficile de garder longtemps ces boîtes de Pétri à l'abri des contaminations; il faut continuellement les manipuler, sortir les graines qui ont germé, ajouter de l'eau, car l'évaporation est beaucoup plus forte que dans les tubes d'agar. Aussi, si les graines ne germent pas assez rapidement, elles finissent par être contaminées.

Les quatre autres croisements réussis ont été beaucoup plus faciles, même celui de l'*A. sulcata* par l'*A. albinervis* qui aboutissait pourtant à des plantes triploïdes. Il n'a pas été nécessaire de faire germer les graines sur agar, mais simplement de les mettre en boîtes de Pétri, avec ou sans désinfection préalable, comme notre Tableau I l'indique en détail. Ces méthodes plus rapides nous avaient paru suffisantes devant l'apparence plus ou moins normale des graines de ces quatre hybrides. Les Photographies 8 et 9 nous font voir quelques-unes de ces graines.

Le nombre de graines obtenues, par rapport au nombre de fleurs castrées (voir le Tableau I), est assez élevé si l'on tient compte que même dans la nature (et surtout au jardin) toutes les fleurs ne donnent pas de graines. Ce calcul est un peu difficile, car on ne sait pas s'il faut tenir compte des dernières fleurs de l'épillet qui sont souvent très petites et semblent ne jamais devoir produire de graines.

Nous n'avons pas semé toutes les graines que nous avons récoltées, mais seulement un petit nombre, lorsque la germination était excellente et que nous obtenions rapidement un nombre suffisant de plantes hybrides. Les chiffres du Tableau I nous fournissent ainsi de simples indications plutôt qu'un véritable pourcentage de germination.

Parents des hybrides	Nombre de graines obtenues	Nombre de fleurs castrées	Graines germées	Graines non traitées au HgCl ₂	Graines germées	Graines traitées au HgCl ₂
♀ bromoïdes 14 × ♂ bromoïdes 42	138 / ?		— / —		4 / 75	
♀ sulcata × ♂ compressa	84 / 450		— / —		18 / 20	
♀ bromoïdes 42 × ♂ pratensis 98	66 / ?		0 / 7		5 / 37	
♀ pratensis 98 × ♂ pratensis 126	56 / 181		5 / 5		5 / 5	
♀ pratensis 126 × ♂ planiculmis	137 / 198		13 / 14		— / —	
♀ sulcata × ♂ albinervis	110 / 168		0 / 8		19 / 20	

Note: un septième croisement, *H. montanum* diploïde x *H. montanum* tétraploïde, nous avait donné en 1968 des graines apparemment aussi bonnes (Phot. 10) que celles obtenues par exemple des croisements impliquant l'*A. bromoides* (Phot. 11 et 12). Placées dans des tubes d'agar, ces graines n'ont pas germé peut-être parce qu'elles avaient été endommagées par un séjour prolongé (15 minutes) dans le chlorure mercurique.

TABLEAU I

La systématique des avoines vivaces: aperçu historique

Nous nous emploierons à signaler ici et à commenter les travaux les plus marquants et les étapes les plus importantes qui jalonnent l'histoire de la classification des avoines.

1° Epoque prélinnéenne:

Il aurait été intéressant de connaître ce que les auteurs anciens savaient des avoines vivaces et comment ils les classifiaient, mais cette étude relève de l'érudition et ne nous est pas directement utile sauf dans les cas particuliers où des auteurs de la seconde moitié du XVIII^e siècle se réfèrent à des ouvrages prélinnéens. Notons cependant que Ray (1628–1704) aurait été le premier à décrire, d'après Hoefler (1872), les *A. pubescens* et *pratensis*.

2° Depuis Linné jusqu'au début du XIX^e siècle:

On trouve dans la première édition de Linné (1753), sous le genre *Avena*, un assemblage quelque peu hétéroclite d'une dizaine d'espèces aujourd'hui réparties, à juste titre, en plusieurs genres distincts. Une certaine confusion ou plutôt, une façon très large de délimiter les genres, marquait en effet les premiers pas de la systématique linnéenne et c'est bien compréhensible.

Après Linné, dont on ne retiendra que la diagnose de l'*Avena pratensis* (Sp. pl. 1753), et jusqu'à la fin du XVIII^e siècle, très peu d'espèces d'avoines vivaces furent décrites et la synonymie elle-même, fort heureusement, est assez maigre. Mentionnons pour cette période la description des 6 bonnes espèces suivantes dont 4 sont dues à l'illustre botaniste Dominique Villars:

- 1762 *A. bromoides* Gouan et *A. pubescens* Huds.
- 1779 *A. sempervirens* Vill. et *A. versicolor* Vill.
- 1785 *A. setacea* Vill.
- 1787 *A. montana* Vill.

D'après le «Thesaurus» de Pritzel (1851), on ne trouve pas par ailleurs de monographies concernant spécialement les avoines ni au XVIII^e siècle ni dans les débuts du XIX^e siècle.

3^e Du XIX^e siècle à nos jours:

Au XIX^e siècle et dans les premières décennies du XX^e, le nombre de descriptions d'espèces, de sous-espèces, de variétés, de formes d'avoines vivaces s'enfle considérablement: en outre, avec les années, la nomenclature s'embarrasse de mille interprétations concernant la position ou le rang des taxons. Cela a contribué à créer une belle confusion; la systématique émergeait-elle de l'instabilité prélinnéenne pour retomber dans le chaos? Le chaos moderne étant toutefois en quelque sorte un chaos ordonné, il est sans doute possible à un botaniste armé de patience et quelque peu juriste dans l'âme, de rétablir les faits. L'important est que chaque taxon, étant nettement décrit et circonscrit, ait un nom qui puisse le désigner sans ambiguïté.

Nous adoptons quant à nous la règle suivante: chaque fois qu'entre deux taxons décrits (deux espèces, une espèce et sa variété, une espèce et sa sous-espèce, etc.), après avoir essayé d'utiliser tous les critères morphologiques présentés pour les distinguer, le dilemme est tel que nous pourrions aussi bien placer les plantes examinées dans l'un ou l'autre des taxons, dans l'un pour tel caractère, dans l'autre pour tel autre caractère, nous choisissons d'unir ces taxons en un seul. Le cas est fréquent et s'exprime souvent par des identifications contradictoires d'un botaniste à l'autre; c'est qu'il n'y a vraiment aucun critère objectif de différenciation qui soit connu. Toutefois, lorsqu'on peut disposer de données cytologiques et qu'il existe dans un groupe des taxons distincts par la cytologie et présentant des différences morphologiques nettes encore que parfois subtiles, nous reconnaissons tous ces taxons comme valables (sauf dans des cas exceptionnels, par exemple *Poa alpina* s.l.). A défaut de données cytologiques, les indications concernant la provenance ou l'écologie restent les seuls indices pour nous guider.

Notre Tableau II, qui résume l'histoire de la classification des avoines depuis Linné jusqu'à nos jours, fait mention pour le XIX^e siècle, de six modes originaux de classification de ces plantes. La plupart sont de simples changements de nomenclature présentés dans des Flores sans explications détaillées: BESSER (ex Roemer & Schultes Syst. Veg. II, Addit. I p. 526, 1827) groupe les avoines vivaces dans son genre *Helictotrichon* (modifié plus tard par Potztal, par Holub et repris ici), KOCH (Syn. Fl. Germ., p. 794, 1837) préfère les placer dans une Section qu'il nomme *Avenastrum*, JESSEN (Deutschl. Gräser, p. 214, 1863) élève au rang de Genre la Section *Avenastrum* de Koch.*

Les travaux de DUVAL-JOUE (1863) et de TRABUT (1889) en revanche présentent des analyses plus poussées de la question et nous les examinerons en détail de même que les écrits les plus importants (sauf oublis éventuels) parus sur le sujet depuis le début du siècle: soit les travaux de VIERHAPPER (1906, 1914), de KRAUSE (1909), de GOLA (1912), de ST-YVES (1931), de POTZTAL (1951), de PAUNERO (1959), de HOLUB (1958, 1961 et 1962 a, b). Par ailleurs BREISTROFFER (1947, 1960 et 1963) nous propose plusieurs changements de nomenclature, mais ne nous en expose malheureusement pas les motifs.

Duval-Jouve (1863): On peut dire que les origines des classifications modernes des avoines vivaces remontent à Duval-Jouve. Même si BESSER (1827), comme nous l'avons vu, avait proposé le genre *Helictotrichon* et KOCH (1837) sa section *Avenastrum* pour distinguer les avoines vivaces des annuelles, Duval-Jouve dans sa «Note sur les caractères que les arêtes et les feuilles peuvent fournir pour la division en sections du genre *Avena*», va beaucoup plus loin. Après une étude attentive des arêtes d'avoines en coupe transversale, l'auteur reconnaît trois types différents d'organisation qui coïncident par ailleurs avec trois types de feuilles bien distincts par leur anatomie. Duval-Jouve nous propose trois sections, énumère les espèces qui devraient en faire partie et nous indique les formes intermédiaires de passage, soit les *Avena pubescens* Huds. et *macrostachya* Bal. (voir le Tableau II). Les plus récentes réorganisations du genre *Avena* (celles de Holub) sont dans la ligne de ces lointaines observations.

* Holub et Pouzar (1967), dans une étude sur la validité des noms génériques de Phanérogames proposés par F. M. Opiz dans le «Seznam Rostlin Kveteny České» 1852 (Liste de plantes de Bohême), sont d'avis que le Genre *Avenastrum* Opiz, précédant *Avenastrum* Jessen (Deutschl. Gräser 1863), a été valablement publié, par référence indirecte à une description antérieure, au sens de l'article 32 du Code de Nomenclature 1966.

Trabut (1889): Cet auteur, se basant uniquement sur les particularités de la structure foliaire, arrive aux mêmes conclusions que Duval-Jouve. Il propose simplement d'amputer la section *Avenastrum* Koch des espèces dans lesquelles la face supérieure de la feuille est creusée de profonds sillons. Ce groupe pourrait prendre le nom de section *Stipopsis*, son organisation foliaire ressemblant à celle des *Stipa* (voir le Tableau II). L'originalité du travail de Trabut tient à ce qu'il est le premier à utiliser l'histotaxie foliaire pour distinguer les *Avena pratensis* et *bromoides* dans leurs multiples formes et variétés.

Vierhapper (1906 et 1914): Dans une même ligne de pensée, VIERHAPPER (1906) nous propose dans une brève note, de diviser le genre *Avena* en trois genres distincts ou en trois sous-genres. Les trois groupes de Vierhapper se reconnaissent au type de vernation, au mode de répartition du sclérenchyme et à la disposition des cellules bulliformes dans les feuilles de la base. Notons que Vierhapper démembre les *Arrhenatherum*, plaçant l'*Arrhenatherum elatius* dans les *Avena* s.s. et l'*Arrhenatherum Thorei* dans les *Stipavena*. La classification de Vierhapper est encore imparfaite en ce sens que les critères choisis pour délimiter les groupes ne s'appliquent que «grosso modo». Mais n'y a-t-il pas toujours dans la nature des formes intermédiaires qui rebutent le taxonomiste (et réjouissent l'évolutionniste)!

Plus tard, VIERHAPPER (1914) modifie sa classification des avoines. Il rétablit le genre *Arrhenatherum* et le place à la suite des *Avena* s.s. (comprenant les annuelles) et des *Avenastrum* désignant les avoines vivaces (voir le Tableau II). Cette classification n'apporte rien de très nouveau à première vue, mais il faut regarder ici les sous-genres. Nous constatons que Vierhapper subordonne complètement les caractères d'anatomie foliaire, employés pour délimiter les sous-genres, aux caractères floraux et au mode végétatif servant à circonscrire les genres. C'est un point de vue très défendable. Chaque genre comprend donc un sous-genre qui groupe les espèces aux feuilles cannelées et enroulées (Rollblatt Typus) et un sous-genre qui réunit les espèces aux feuilles planes non cannelées (Flachblatt-Typus). Un sous-genre particulier sert à grouper les espèces à feuilles non cannelées, mais pliées en deux (Falzblatt-Typus).

Krause (1909): Krause, dans un essai de classification des graminées, consacre quelques pages aux avoines. S'appuyant sur la structure des glumelles supérieures et des lodicules, cet auteur arrive à des conclusions toutes différentes de celles de ses prédécesseurs (et de ses successeurs). Il disjoint les avoines vivaces pour y intercaler les annuelles. D'après HOLUB (1962 a), l'erreur de Krause est d'avoir basé sa classification uniquement sur ces caractères de glumelle et de lodicule, mais il a le mérite d'avoir démontré sur des bases anatomiques la position isolée et particulière de l'*Avena pubescens* placé à la tête de sa classification (voir le Tableau II).

Gola (1912): Ce travail, sans être une monographie ni un essai de classification des avoines, apporte une importante contribution à la connaissance de ces plantes; on ne saurait le passer sous silence. Après un examen critique des différents caractères morphologiques utilisables dans les descriptions, l'auteur passe en revue une dizaine d'espèces rencontrées dans la région piémontaise. Certaines sont étudiées un peu superficiellement (*A. bromoides*, *pratensis*), mais l'auteur apporte en revanche des précisions intéressantes sur la morphologie, la nomenclature et la synonymie des *Avena pubescens*, *sempervirens* et *alpina*. L'auteur accorde une attention spéciale à l'*A. setacea* dont il retranche, sous le nom d'*Avena leiocolea* Gola, les individus à gaines glabres.

St-Yves (1931): Plus vaste encore que le travail de Gola, la «Contribution à l'étude des *Avena* sect. *Avenastrum*» de St-Yves élargit la dition à l'Eurasie et à la région méditerranéenne. Ce travail de 154 pages est un des plus importants et des plus complets que nous ayons sur les avoines vivaces bien que nous émettions certaines réserves quant à la nomenclature assez complexe proposée dans cet ouvrage (en particulier la subordination des *Avena compressa* Heuffel, *planiculmis* Schrad. et *sulcata* Gay à l'*Avena pratensis*).

St-Yves, à la suite de Trabut l.c., de Gola l.c., a le mérite d'attacher une grande importance à l'utilisation de l'histotaxie foliaire pour identifier les avoines. Nous verrons que ces techniques sont très utiles et que les particularités de la structure foliaire correspondent même très souvent à des races chromosomiques distinctes.

Potztal (1951): Potztal nous propose une réorganisation des avoines vivaces qui s'appuie sur le

LINNÉ 1753

AVENA

- sibirica (= Stipa)
- elator (= Arrhenatherum)
- pensylvanica
- loeflingiana (= Trisetum)
- sativa
- fatua
- flavescens (= Trisetum)
- fragilis (= Gaudinia)
- pratensis
- spicata (= Trisetum)

BESSER 1827

HELICTOTRICHON

- ... Panicula simplex erecta...
- (Av. sempervirens Host, versicolor, pratensis, pubescens, planiculmis)

HETEROCHAETA

- ... flosculis brevior...
- (Av. tenuis)

AVENA

- ... Panicula patentissima... spiculis pendulis.
- (Av. strigosa, brevis, sativa, orientalis, nuda, fatua, hirsuta, sterilis)

KOCH 1837

ARRHENATHERUM

AVENA

- Sect. I *Avenæ genuinae*
 - Spiculae pendulae, radix annua...
 - (A. brevis, sativa, orientalis, strigosa, nuda, sterilis, fatua, hirsuta)
- Sect. II *Avenastrum*
 - Spiculae non pendulae, radix perennis...
 - (A. planiculmis, pubescens, alpina, pratensis, versicolor, sempervirens)
- Sect. III *Ventenata*
 - (A. tenuis)
- Sect. IV *Trisetum*
 - (A. flavescens, alpestris, distichophylla, subspicata, Cavanillesii)
- Sect. V *Caryophyllea*
 - (A. caryophyllea, capillaris, praecox)

JESSEN 1863

AVENA

- I *Sativae*
 - (A. sativa, brevis, strigosa, fatua, vulgaris, orientalis)
- II. *Ventenata*
 - (A. tenuis)

AVENASTRUM

- I *Perennes*
 - (A. flavescens, elatius, pubescens, pratense, planiculme)
- II *Annuae*
 - (A. caryophylleum, praecox)

DUVAL-JOUE 1863

AVENA

Sectio I. *Annuae*

- Aristae cylindratim tortae, sectione transversali duas fissuras curvas praebentes. – Folia utraque pagina nec non margine conformia.
- (Subdivisions d'après M. Cosson.)

Sectio II. *Perennes*

- Aristae cochleatim tortae, ad dorsum lateraliter sulcatae.

- * Folia utraque pagina nec non margine conformia; ligula lanceolata.
- (A. pubescens Huds.)
- ** Folia pagina superiore profunde sulcata et scaberrima, inferiore sublaevia; ligula brevis.
- (A. setacea, filifolia, sempervirens, montana)

Sectio III. *Perennes*

- Aristae compressae et, ut folia, margine albo nervoso notatae.

- * Folia dorsali, intermediis et marginali nervis albis crassis notata; ligula brevis.
- (A. macrostachya)
- ** Folia marginali sicut dorsali nervo albo crasso notata; ligula lanceolata.
- (A. planiculmis, sulcata, Scheuchzeri, bromoides, pratensis, etc.)

TRABUT 1889

AVENA

- I annuelles
- II vivaces

1. Section *Stipopsis*

- Face sup. de la f. relevée de fortes nervures... tissu fibreux prédominant, continu contre la face inf.... (A. filifolia...)

2. Section *Avenastrum*

- (A. pratensis, bromoides, sulcata, albinervis, laevis...)

ASCHERSON & GRAEBNER 1899

AVENA

A. *Arrhenatherum*

B. *Avena*

I *Euavena*

- (A. sativa, nuda, fatua, sterilis, barbata)

II *Avenastrum*

- (A. pubescens, Parlatorei, setacea, montana, sempervirens, decora, desertorum, filifolia, bromoides, compressa, Neumayeriana, Blavii, versicolor, pratensis, planiculmis)

VIERHAPPER 1906

1. AVENA s.s.

- Feuilles avec cell. bulliformes à la face sup. entre tous les faisceaux principaux...
- (A. sativa, orientalis, strigosa, brevis, nuda, fatua, sterilis... macrostachya, [Arrhenatherum] Kotschy, elator, etc.)

2. STIPAVENA

- Manteau de sclérenchyme (le plus souvent continu) à la face inf. de la feuille...
- (S. Parlatorei, setacea, montana, sempervirens, Notarisii, decorum, desertorum... Neumayeriana, etc., [Arrhen.] Thorei.)

3. AVENASTRUM

F. avec seulement une rangée de cell. bulliformes, de chaque côté du faisceau central...
(A. bromoides, compressum, Blavii, versicolor, pratense, alpinum, planiculme, etc., pubescens)

KRAUSE 1909

Die natürliche Gliederung der *Avenasippe*... ist

1. *Avena pubescens*
- 2a. *Sertavena*, d. i. Av. desertorum und sempervirens;
- 2b. *Enavena*;
- 3a. *Pratavena*, d. i. A. bromoides, versicolor, pratensis, planiculmis;
- 3b. *Arrhenatherum*;
- 3c. *Gaudinia*

VIERHAPPER 1914

I AVENASTRUM

1. *Archavenastrum* (Flachblatt-Typus)
(A. asperum, lachnanthum, antarticum, nervosum, etc.)
2. *Stipavenastrum* (Rollblatt-Typus)
(A. desertorum, Parlatores, decorum, convolutum, filifolium, montanum, sempervirens, setaceum, compactum, etc.)
3. *Euavenastrum* (Falzblatt-Typus)
 - a) *Pubavenastrum*
(A. pubescens)
 - b) *Pratavenastrum*
(A. planiculme, alpinum, pratense, compressum, Blavii, australe, bromoides, sulcatum, albinerve, leve, Hackelii, etc.)

II AVENA

1. *Stipavena* (Rollblatt-Typus)
(A. oligostachya)
2. *Euavena* (Flachblatt-Typus)
(A. sativa, fatua, sterilis, barbata, clauda, pilosa, macrostachya, etc.)

III ARRHENATHERUM

1. *Euarrhenatherum* (Flachblatt-Typus)
(A. elatius, kotschyi, etc.)
2. *Stiparrhenatherum* (Rollblatt-Typus)
(A. Thorei)

ST-YVES 1931

AVENA

- Sect. I *Arrhenatherum*
Sect. II *Genuinae*
Sect. III *Avenastrum*

1. Subsect. *Costatae* St-Y.
Pagina superior laminarum costis lateralibus numerosis ornata...
(A. macrostachya, aspera, decora, Junghuhnii, montana, Fedtschenkoi, mongolica, sempervirens, desertorum, Parlatores, filifolia)
2. Subsect. *Ecostatae* St-Y.
Pagina superior laminarum costis lateralibus destituta...
(A. Jahandiezii, pubescens, Hackelii, pratensis, versicolor, Blavii, bromoides, brevistarata)
3. Subsect. *Anomala* St-Y.
Pagina superior laminarum costis lateralibus elevatis ornata...
(A. Neumayeriana, oligostachya)

POTZTAL 1951

AVENA s.s.

Annuelles, grands épillets (ca. 2 cm) pendants

ARRHENATHERUM

Vivaces, épillets (ca. 1 cm) dressés.

(A. elatius... Kotschyi... Thorei,
- suivent de nombreuses espèces surtout sud-africaines puis, A. desertorum, decorum, montanum, filifolium, Parlatores, setaceum, Neumayerianum.)

HELICTOTRICHON... (= *Ecostatae* St-Y. = *Euavenastrum* Vier.)

Vivaces, épillets (ca. 1 cm) dressés. Feuilles planes à la face supérieure.

(H. Blavii, Hackelii, bromoides, pubescens, laevigatum, Jahandiezii, versicolor, pratense, alpinum, planiculme, Gonzaloi, compressum, laeve, sulcatum, albinerve)

HOLUB 1958

AVENA (= *Genuinae*)

HELICTOTRICHON

- I. Subgenus *Archavenastrum* (Vier.) Holub
(H. decorum, delavayi, fedtschenkoi, junghuhnii, mongolicum, montanum, polyneuron, schmidii, sumatrense, tianschanicum, tibeticum, virescens)
- II. Subgenus *Helictotrichon*
(H. convolutum, desertorum, filifolium, krylovii, parlatores, sarracenorum, sempervirens, setaceum)
- III. Subgenus *Danthoniastrum*
(H. compactum)
- IV. Subgenus *Stipavena*
(H. oligostachyum)
- V. Subgenus *Avenotrichon*
(H. macrostachyum)
- VI. Subgenus *Pubavenastrum* (Vier.) Holub
(H. pubescens)
- VII. Subgenus *Pratavenastrum* (Vier.) Holub
 1. Sectio *Pratavenastrum*
(H. adzharcicum, agropyroides, albinerve, alpinum... blavii, bromoides... compressum... pratense... versicolor)
 2. Sectio *Scleravenastrum*
(H. hackelii)
 3. Sectio *Brevitrichon*
(H. brevistarata)

HOLUB 1962

AVENA L. (= *Genuinae*)

HELICTOTRICHON Bess. (= *Costatae* St-Y. p.p.)

AVENOCHLOA Holub (= *Euavenastrum* Vier. 1914 = *Ecostatae* St-Y. = *Helictotrichon* sensu Potztal = Subg. VI, VII, Holub 1958)

- I Subgenus *Pubavenastrum*
(*Avenochloa pubescens*)
- II Subgenus *Avenochloa*
 1. Sect. *Scleravenastrum*
(*Avenochloa hackelii*)
 2. Sect. *Brevitrichon*
(*Avenochloa brevistarata*)
 3. Sect. *Avenochloa*
(*Avenochloa adzharcica*, *aetolica*, *agropyroides*, *albinervis*, *alpina*, *argaea*, *armeniaca*, *asiatica*, *blavii*, *bromoides*, *cinnamata*, *compressa*...)

TABLEAU II

raisonnement suivant: s'il est facile de séparer les avoines annuelles (*Avena* s.s.) des vivaces (*Helictotrichon*) et des *Arrhenatherum*, il est par contre difficile de distinguer les *Helictotrichon* des *Arrhenatherum*. La fleur inférieure staminée et la courte arête de la fleur supérieure ne sont pas des caractères absolument constants chez l'*Arrhenatherum elatius* tandis que l'*Arrhenatherum longifolium* possède même des épillets biflores hermaphrodites, ce qui nous ramène tout près de l'organisation florale des *Helictotrichon*.

Les *Helictotrichon* (c'est-à-dire les avoines vivaces) et les *Arrhenatherum* ne formant pour Potztal qu'un seul genre, le nom générique d'*Arrhenatherum* Palisot de Beauvois (Essai agrost. p. 55, 1812) avait priorité sur *Helictotrichon* Besser (in Roemer & Schultes Syst. Veg. II Addit. I, p. 526, 1827). Constatant d'autre part que ce grand genre *Arrhenatherum* (*Arrh.* s. str. + avoines vivaces) comportait tout de même des espèces se partageant en différents types d'organisation foliaire, Potztal isole le groupe relativement homogène des avoines à feuilles pliées, non cannelées à la face supérieure et applique à cette fraction seule le nom de genre *Helictotrichon* (voir le Tableau II). Ce point de vue est défendable, mais Potztal semble avoir négligé les questions de typification (voir plus loin, p. 20).

Holub (1958, 1961, 1962 a, b): On peut considérer les travaux de Holub comme les plus importants qui aient été faits sur la classification des avoines vivaces, principalement sur la taxonomie des espèces d'Europe centrale.

Une première étude (HOLUB 1958), intitulée «Bemerkungen zur Taxonomie der Gattung *Helictotrichon* Bess.», prend l'allure d'un début de monographie. L'auteur essaie d'abord de situer le genre *Helictotrichon* dans la famille des *Poaceae*, en délimite nettement les contours, passe en revue toutes les caractéristiques morphologiques utilisables pour l'étude taxonomique de ces plantes et propose finalement une réorganisation du genre *Helictotrichon* en 7 sous-genres, comme on peut le voir en résumé sur le Tableau II. Le travail se termine par quelques observations sur la validité du nom générique *Helictotrichon*, sa typification et la synonymie complète qui s'y rapporte. En addition se trouve une clé des espèces tchécoslovaques.

L'étude des caractéristiques morphologiques et anatomiques des divers organes des *Helictotrichon* est particulièrement bien faite et surpasse en précision les travaux antérieurs de Gola l.c. et de St-Yves l.c. Cette analyse s'accompagne de quelques mesures statistiques simples et significatives sur la largeur des feuilles, le degré de subdivision des panicules, la longueur des épillets, la longueur des stomates (remarquablement grands chez les hauts polyploïdes: *H. pratense*, *alpinum*, *planiculme*).

Dans un travail ultérieur (HOLUB 1962 a), l'auteur se ravise en quelque sorte et élève au rang de genre une partie des sous-genres définis en 1958. Ainsi les sous-genres VI et VII, *Pubavenastrum* et *Pratavenastrum*, deviennent un genre propre, *Avenochloa* Holub, distinct d'*Helictotrichon* Bess. Après un bref historique de la question qui nous montre les différents essais de subdivision proposés dans les temps passés, historique que nous reprenons nous-même ici en partie, l'auteur s'emploie à justifier la création de ce genre nouveau par divers arguments tirés de la morphologie, de la phylogénie, etc. Ce travail s'achève sur des questions de synonymie, sur la diagnose d'*Avenochloa* et les transferts qu'elle implique.

Paru en 1961, avant la description du genre *Avenochloa*, à cause de délais d'impression, le travail intitulé «Taxonomische Studie über die tschechoslowakischen Arten der Gattung *Avenochloa* Holub» reprend le style monographique de l'étude commencée en 1958. On y trouve, pour chacune des 5 espèces d'*Avenochloa* connues en Tchécoslovaquie, une bonne description, une étude critique de tous les taxons qui s'y rapportent soit par synonymie, soit comme des variantes mineures, soit comme des espèces affines mais distinctes. Dans certains cas, Holub sent la nécessité de définir des groupements inférieurs ayant rang de «sous-espèces», de «proles». L'ouvrage se termine par d'excellents dessins et des représentations photographiques de chaque espèce.

Un dernier travail de HOLUB (1962 b), complète l'étude des avoines tchécoslovaques. L'auteur consacre en effet quelque 36 pages à l'*Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevskij, le seul représentant du groupe *Helictotrichon* en Tchécoslovaquie. Les questions de nomenclature, de variabilité morphologique y sont traitées en détail (comme chez les *Avenochloa*), mais on y ajoute aussi des considérations intéressantes sur la distribution géographique, l'histoire et l'écologie de cette espèce.

Paunero (1959): Nous ne saurions passer sous silence l'important travail de Paunero «Las Aveneas españolas» dont la partie IV est consacrée aux avoines vivaces qu'elle range toutes dans le genre

Helictotrichon Bess. Cette étude nous est d'autant plus précieuse que nous avons eu la chance d'étudier passablement de matériel espagnol et que ce matériel présente de nombreuses variations morphologiques et chromosomiques. Le travail de Paunero s'est justement attaché à analyser cette variabilité, du côté morphologique, en particulier chez les *Helictotrichon filifolium* (Lag.) Henr., *pratense* (L.) Pilger et *bromoides* (Gouan) Hubb. De nombreux dessins bien faits, répartis dans une douzaine de planches, viennent étayer les observations de l'auteur.

Nous terminerons ici notre historique de la taxonomie des avoines vivaces, nous rendant bien compte que notre étude reste incomplète. Nous aurions dû faire mention de tous les botanistes qui ont proposé des classifications originales soit au niveau infra ou supraspécifique, qui ont décrit des espèces et se sont intéressés à ce groupe de plantes (par exemple l'éminent agrostologiste Hackel). Ce travail nous aurait mené trop loin et aurait mobilisé des énergies que nous désirions consacrer avant tout à la recherche cytologique.

Délimitation des genres *Helictotrichon* Bess. et *Avenochloa* Holub

Nous avons constaté, au cours de notre aperçu historique sur la classification des avoines, que les botanistes, dans un premier temps, s'étaient attachés tout naturellement à dresser un inventaire des espèces existantes. Par la suite, comme nous l'avons vu, l'accent s'est peu à peu porté sur les études anatomiques et morphologiques (Duval-Jouve, Trabut, Vierhapper) tandis que s'élaboraient en même temps différents systèmes de classification: les uns proposant des sections, les autres des sous-genres, d'autres enfin des genres nouveaux à l'intérieur du vaste et ancien genre *Avena*. Quel système faut-il adopter?

Ce problème n'est pas tout à fait de notre ressort, mais il faut bien donner un nom aux plantes dont nous parlons* et, ayant manipulé et observé pendant ces dernières années un grand nombre de spécimens d'herbier et d'avoines vivantes, nous sommes peut-être habilité à rendre un jugement valable.

Nous pensons qu'il faut regarder comme genres distincts 1° les annuelles, 2° les vivaces possédant des feuilles profondément cannelées à la face supérieure, 3° les vivaces ayant des feuilles lisses à la face supérieure. Les espèces sud-africaines, ou une partie d'entre elles, mises pour le moment dans le groupe des avoines à feuilles cannelées, devraient peut-être former un 4° genre. Si beaucoup de Flores modernes ont adopté la division des avoines en deux genres: *Avena* pour les annuelles, *Helictotrichon* pour les vivaces, le bien-fondé d'une division du genre *Helictotrichon* lui-même en deux entités est moins évident et cette opinion est moins partagée. Il nous paraît certain que la délimitation des genres et des groupes supérieurs laisse une certaine part à la subjectivité; toutefois nous donnerons plus loin les raisons qui militent en faveur d'une classification où les avoines vivaces sont partagées en deux genres.

Quels sont les auteurs qui, par le passé, ont proposé un tel mode de classification? Si on se reporte au Tableau II, on constate que deux systèmes s'accordent assez bien avec cette façon de voir: celui de POTZTAL (1951) et celui de HOLUB (1962a). L'arrangement présenté par VIERHAPPER (1906) est aussi conçu dans le même esprit, mais l'auteur n'attribue pas expressément le rang de genre à ses trois groupes (*Avena*, *Stipavena*, *Avenastrum*) et propose d'ailleurs plus tard (1914) une classification différente de la première.

Si l'on excepte les questions de nomenclature, les modes de division présentés par Potztal et par Holub diffèrent par la place qu'ils font au genre *Arrhenatherum*. Pour Holub, les *Arrhenatherum* forment un genre à part, mais Potztal, comme nous l'avons déjà expliqué, est d'avis que l'on peut difficilement séparer les *Arrhenatherum* des avoines vivaces: les *Arrhenatherum* et une partie des avoines vivaces, celles qui possèdent des feuilles striées à la face supérieure, prennent donc le nom

* Dans les notes préliminaires que nous avons publiées (GERVAIS, 1965, 1966, 1968 a, b) nous avons toujours employé, à titre provisoire, le genre *Avena*.

d'*Arrhenatherum* tandis que les avoines vivaces à feuilles pliées, non striées, conservent le nom d'*Helictotrichon*.

Il semble toutefois que Potztal n'ait pas le droit, d'après les règles de la nomenclature, d'appliquer le nom générique d'*Helictotrichon* à cette portion des avoines vivaces parce que le type, défini par SCHWEICKERDT (1937), en est exclu. Schweickerdtd typifie en effet le genre *Helictotrichon* Bess. par la première espèce de la liste présentée par Besser, c'est-à-dire l'*Avena sempervirens* Host (non Vill.) = *A. Parlatoresii* Woods.*

Dans un travail plus récent, BREISTROFFER (1963) adopte les idées de Potztal, tout en corrigeant la nomenclature de cet auteur; il place en effet les avoines vivaces à feuilles striées «*Costatae*» dans les *Arrhenatherum*, mais utilise pour les «*Ecostatae*» le genre *Avenochloa* de Holub. Cette nomenclature est sans doute correcte, mais on peut se demander s'il faut inclure oui ou non les *Arrhenatherum* dans les avoines vivaces!

Un certain nombre d'auteurs, avant Potztal et Breistroffer, partageaient aussi cette opinion et nous pouvons citer Jessen, Ascherson & Graebner, St-Yves, pour ne parler que des botanistes mentionnés dans notre Tableau II.

Beaucoup d'autres taxonomistes par contre, et jusqu'à nos jours, ont conservé le genre *Arrhenatherum* établi par Palisot de Beauvois en 1812 (Agrostographie p. 55) comme un genre propre distinct des *Avena* et des *Helictotrichon*. Ne désirant pas toutefois appuyer notre choix sur un «argument d'autorité» ou sur l'avis du plus grand nombre, nous examinerons les caractères spécifiques des *Arrhenatherum* et laisserons le lecteur juger avec nous de leur valeur.

1° Structure des fleurs: chez l'espèce commune *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl** et sa voisine *A. erianthum* Boiss. & Reut., la fleur supérieure est hermaphrodite, mutique ou pourvue d'une arête courte $\pm$ droite tandis que la fleur inférieure est staminée et munie d'une fine arête genouillée insérée dans le tiers inférieur du lemma. On peut rencontrer cependant des formes d'*A. elatius* où toutes les fleurs sont bi-sexuées (f. *hermaphrodita*). Chez l'*A. longifolium**** (Thore) Dulac (= *A. Thorei*), espèce méridionale, les épillets sont très petits, n'atteignant parfois que la moitié de la longueur d'un épillet d'*A. elatius*. De plus, les deux fleurs sont hermaphrodites et l'inférieure possède seule une arête s'insérant dans la moitié supérieure du lemma velu-apprimé.

Le genre *Arrhenatherum* présente donc une certaine hétérogénéité dans ses types floraux mais, si chaque espèce est prise séparément, on constate que chacune diffère des avoines vivaces par l'un ou l'autre de ses caractères.

2° Conformation des graines et du palea: ces caractères sont mentionnés par HOLUB (1958) dans un essai de typification du genre *Helictotrichon* et des genres voisins. Le palea des *Arrhenatherum* serait plan, non marqué dans sa partie inférieure d'un sillon profond comme chez les *Helictotrichon*. En conséquence, la graine des *Arrhenatherum* reste arrondie alors que celle des *Helictotrichon* possède à la face interne un sillon qui correspond à celui du palea qui s'y encastre.

ROUY (1913), créant pour l'*Arrh. longifolium* un genre propre, *Thorea* (devenu plus tard *Pseudo-arrhenatherum* – voir ROUY 1921 – parce que le nom générique *Thorea* avait déjà été utilisé par Bory chez les algues), s'est intéressé de près aux caractères fournis par l'examen des caryopses. La graine de l'*A. elatius* ne serait ni canaliculée ni sillonnée mais celle de *Thorea longifolia*, au contraire, aurait un sillon. Il est fait mention aussi de ce caractère dans les descriptions minutieuses de MAIRE (1953) qui nous dit que la face ventrale des caryopses d'*Arrh. longifolium* est largement canaliculée alors que celle d'*A. elatius* n'est pas sillonnée. Certains auteurs pourtant (GODET 1852, GRENIER & GODRON 1848-55) affirment que la graine d'*A. elatius* est canaliculée!

Ayant examiné un certain nombre de graines des deux espèces, nous devons admettre que ce caractère n'est pas toujours d'emploi facile, les parois des graines étant souvent bosselées ou affaissées, ce qui peut donner l'impression de sillons. Les graines très petites d'*A. longifolium* (2 à 2,5 mm) nous

* HOLUB (1958) est d'avis que l'*A. sempervirens* Host, sensu Besser, n'est pas l'*A. Parlatoresii* Woods mais l'*A. desertorum* Lessing. Modifiant la proposition de Schweickerdtd, Holub considère donc l'*H. desertorum* (Less.) Nevskij comme typifiant le genre *Helictotrichon*.

** $2n = 28$ (Fig. 1) compté sur des plantes récoltées à Neuchâtel.

*** $n = 7$ (Fig. 2) compté sur du matériel provenant du Portugal, Coimbra.

ont toutefois fait voir le plus souvent un large sillon ventral $\pm$ évasé tandis que celles d'*A. elatius* montraient tout au plus de légères dépressions autour de la macule hilare. L'examen des figures représentant les caryopses d'*A. elatius* dans l'excellent ouvrage de HUBBARD (1968), p. 234 et 398, confirme cette impression.

En conclusion, si ce caractère différentiel ne paraît pas caractériser tous les *Arrhenatherum*, dont on constate encore une fois l'hétérogénéité, il reste valable pour l'*A. elatius* dont le caryopse diffère nettement de ceux des *Helictotrichon* (voir HUBBARD l. c. p. 230, 232).

3° Port et feuillage: on nous permettra d'ajouter à cet ensemble d'arguments, peut-être peu convaincants, quelques observations se rapportant aux parties végétatives des *Arrhenatherum*. L'*A. elatius* et les taxons voisins (*erianthum*, *bulbosum*) nous semblent différer avant tout des avoines vivaces par leur aspect général et leur mode de croissance: souche rampante, souvent $\pm$ stolonifère; entrenœuds inférieurs parfois renflés-tubéreux (var. *bulbosum*); tiges interrompues ou déviées dans leur direction par la présence de nombreux nœuds (3-6); feuilles culmaires longues et molles; pousses stériles allongées de sorte que les gaines se superposent en hauteur ou lieu d'être toutes emboîtées les unes dans les autres à un même niveau comme chez les *Helictotrichon*; feuilles planes, de type «*Avena*», au lieu d'être pliées en deux ou enroulées.

L'*A. longifolium* apporte encore ici une note discordante. Cette espèce possède un feuillage très différent de celui de l'*A. elatius* et son anatomie rappelle celle des avoines vivaces à limbes cannelés (genre *Helictotrichon* sensu HOLUB, 1962a). C'est donc le seul *Arrhenatherum* dont le feuillage ressemble à celui des avoines vivaces et qui, par ce caractère, se rapprocherait d'elles.

Nous nous étions proposé, en examinant les caractéristiques des *Arrhenatherum*, de mettre en lumière leur similitude avec les avoines vivaces ou, au contraire, leur originalité. Notre enquête permet de souligner d'une part que le genre *Arrhenatherum* renferme des espèces dissemblables, d'autre part que ses représentants pris un à un n'offrent pas, pour des motifs divers, de très grandes ressemblances avec les avoines vivaces, du moins avec celles d'Europe ou d'Afrique du Nord.

Le fait que POTZTAL (1951) ait englobé dans son travail les *Helictotrichon* sud et centre-africains, dont certains possèdent, d'après les recherches de cet auteur, des feuilles à structure de type «*Avena*» a pu l'amener à assimiler les *Arrhenatherum* aux avoines vivaces. Une analyse plus serrée aurait sans doute fait voir, dans cet ensemble, des groupes divergents peu conciliables.

La classification de Holub où les *Arrhenatherum* sont mis à part et les avoines vivaces divisées en deux genres (*Helictotrichon* sensu HOLUB 1962a et *Avenochloa*), nous semble plus conforme à la réalité. Cependant, le genre *Avenochloa* seul paraît bien défini et homogène (si l'on fait exception des *A. pubescens*, *Hackelii* et *breviaristata*) tandis que le genre *Helictotrichon* ne l'est pas encore.

CARACTÈRES DES AVENOCHLOA

Avenochloa Holub Acta horti bot. pragensis 1962, p. 82.

Synonymes:

Avenastrum sensu Vierhapper Vehr. zool. bot. Ges. Wien 56, p. 369 (1906).

Avenastrum subgenus *Euavenastrum* Vierhapper Verh. Ges. deutsch. Naturforscher Ärzte 85, p. 672 (1914).

Avena sectio *Avenastrum* subsectio *Ecostatae* St-Yves Candollea 4, p. 374 (1931).

Helictotrichon Bess. sensu Potzta! Engler bot. Jahrb. 75, p. 330 (1951).

Ce genre renferme des espèces principalement caractérisées par des feuilles à symétrie nettement bilatérale dont les deux moitiés, dépourvues de côtes à la face supérieure, forment entre elles un angle $\pm$ ouvert (ou complètement fermé) selon l'espèce concernée ou l'état de sécheresse (Fig. 3). L'angle est souligné à la face inférieure de la feuille par une carène de sclérenchyme plus ou moins développée et à la face supérieure par la présence de deux bandes parallèles transparentes constituées l'une et l'autre de cellules bulliformes.

Le genre *Avenochloa* est aussi reconnaissable

1° à la forme de l'arête dont la partie tortile (*columna*) est aplatie-rubannée ou, plus rarement, subcylindrique à cylindrique (*A. pubescens*, *A. Jahandiezii*);

2° à ses lodicules qui possèdent une dent du côté extérieur ou qui sont fendues en deux au sommet, ce qui est plus rare;

3° à la structure des racines montrant en coupe transversale (Phot. 2, *A. versicolor*) que l'endoderme, même très âgé, n'est pas entouré du côté extérieur, par un anneau de sclérenchyme $\pm$ épais comme chez les *Helictotrichon* (Phot. 1, *H. sarracenorum*).

Nous avons déjà fait mention de ces particularités des racines dans un travail (GERVAIS, 1968b) où nous avons montré que les espèces à feuilles cannelées, à l'intérieur des genres *Avena* s. l., *Arrhenatherum* et *Danthonia*, possédaient aussi dans leurs racines un anneau de sclérenchyme périendodermique, à l'encontre des espèces à feuilles non cannelées de mêmes genres. Les photographies 3 à 6 illustrent différents aspects et types de ce sclérenchyme.

Phot. 3 *H. sempervirens*: sclérenchyme bien développé, en coupe transversale.

Phot. 4 *H. sempervirens*: sclérenchyme et endoderme en coupe longitudinale.

Phot. 5 *Danth. compacta* Boiss.: sclérenchyme périendodermique très développé.

Phot. 6 *Arrh. longifolium*: sclérenchyme et endoderme d'un type différent de celui des avoines;

4° à des caractères de nature physiologique. Il semble d'après les renseignements tirés des ouvrages de GÄUMANN (1959), de VIENNOT-BOURGIN (1956) et d'une note d'URBAN (1963) qu'un certain nombre d'espèces appartenant au genre *Avenochloa* sont parasitées par des rouilles et des charbons spécifiques alors qu'aucune espèce du genre *Helictotrichon* ne l'est. De même, l'*Erysiphe graminis* D.C. a attaqué dans nos serres plusieurs jeunes plantes de diverses espèces d'*Avenochloa*, mais n'a pas parasité un *Helictotrichon* qui s'y trouvait aussi (Mayor, non publié).

	<i>pratensis</i>	<i>pubescens</i>	<i>versicolor</i>	<i>bromoides</i>
<i>Ustilaginées</i>				
<i>Ustilago scaura</i> Liro	+	+	+	—
<i>Tubercinia avenastri</i> Massen	—	+	—	—
<i>Tubercinia Rytzii</i> Massen	—	—	+	—
<i>Uredinées</i>				
<i>Puccinia bromoides</i> Guyot	—	—	—	+
<i>Puccinia pratensis</i> Blytt	+	—	—	—
<i>Puccinia versicoloris</i> Semad.	—	—	+	—
<i>Uredo avenochloae</i> Urban	—	+	—	—

SUBDIVISIONS DU GENRE AVENOCHLOA

Le genre *Avenochloa* a été subdivisé par HOLUB (1962a) de la façon suivante:

- 1 Sous-genre *Pubavenastrum* (Vierhapper) Holub = *Helictotrichon* subg. *Pubavenastrum* (Vierhapper) Holub (1958).

Ce sous-genre ne renferme que l'*A. pubescens* qui se distingue des autres *Avenochloa* par ses arêtes cylindriques ou subcylindriques en coupe transversale et par ses lodicules élargies à la base, sans dents ou bidentées au sommet.

II Sous-genre *Avenochloa* Holub = *Avenastrum* subg. *Euavenastrum* sect. *Pratavenastrum* Vierhapper (1914) = *Helictotrichon* subg. *Pratavenastrum* (Vierhapper) Holub (1958).

Sectio *Scleravenastrum* (Holub) Holub

comprend l'espèce *A. Hackelii* (Henriques) Holub.

Sectio *Brevitrichon* (Holub) Holub

comprend l'espèce *A. breviaristata* (Barratte) Holub.

Sectio *Avenochloa*

Cette section renferme le gros des *Avenochloa*, soit d'après Holub 28 espèces, ce nombre étant bien sûr appelé à être modifié à mesure que seront mieux connus, par des études cytologiques, les taxons qui font partie, par exemple, des complexes *pratensis* et *bromoides*.

Les espèces du sous-genre *Avenochloa* possèdent des arêtes subcylindriques ou aplaties et des lodicules étroites munies d'une dent sur le côté.

L'*Avenochloa breviaristata* (Barratte) Holub est une espèce singulière, ayant des arêtes très réduites et réunissant d'après ST-YVES (1931) des caractères propres à la fois à l'*A. bromoides*, à l'*A. pratensis* et aux annuelles. Cette plante a été découverte en Algérie par Letourneux (voir BATTANDIER et TRABUT, Fl. de l'Algérie, 1895). Il semble logique, étant donné le type de structure foliaire de cette espèce (voir la Figure 37 dans ST-YVES l.c., p. 487), de l'adjoindre aux *Avenochloa* par l'intermédiaire d'une Section particulière.

L'*Avenochloa Hackelii* (Henriques) Holub, comme l'*A. breviaristata*, est à la fois une espèce extrêmement rare (Villa Nova de Milfontes, Portugal) et à morphologie bien particulière. Ses feuilles possèdent un tapis continu de sclérenchyme contre l'épiderme inférieur, caractère propre à certains *Helictotrichon*, mais la face supérieure des limbes est plane, comme chez les *Avenochloa*. Cette structure fait penser à un hybride qui se serait formé par exemple entre *A. pratensis* et *H. filifolium*. Nous n'avons pas trouvé de sclérenchyme dans les racines de l'*A. Hackelii* qui nous paraît être classé avec raison dans une Section particulière aux côtés de l'*A. breviaristata*.

La rareté de ces plantes (qui, à notre connaissance, n'ont jamais pu être retrouvées malgré des indications précises de localité), de même que l'hétérogénéité de leurs caractères morphologiques font penser que ce sont effectivement des hybrides, peut-être instables et disparus! Certains croisements artificiels que nous avons pu réaliser entre les *A. pratensis* et *bromoides*, ou entre les races chromosomiques à l'intérieur de ces espèces, montrent que l'hypothèse de l'origine hybridogène des *A. breviaristata* et *Hackelii* (et d'autres espèces) n'est pas une simple vue de l'esprit.

CARACTÈRES DES HELICTOTRICHON

Helictotrichon Besser apud J. A. et J. S. Schultes Addit. I ad Mant. III in Roemer & Schultes Mant. syst. veg. 2, p. 526 (1827).

Le genre *Helictotrichon* Bess. est largement utilisé de nos jours pour désigner toutes les avoines vivaces, y compris les taxons d'Afrique australe et tropicale, par opposition aux avoines annuelles. Ce genre *Helictotrichon* s.l., même amputé des espèces que nous plaçons ici, avec Holub, dans le genre *Avenochloa*, reste quelque peu hétérogène et aurait besoin d'être révisé.

Comme nous ne disposons pas du matériel nécessaire pour nous attaquer à ce problème et que toutes les espèces qui entrent dans le cadre de notre étude (surtout cytologique) font partie de deux groupes déjà bien définis d'*Helictotrichon* typiques, il nous est loisible d'utiliser ce nom générique pour toutes nos espèces autres que les *Avenochloa*.

Le genre *Helictotrichon* dans le cadre de notre travail ne comprend que des espèces appartenant aux deux premiers sous-genres (*Archavenastrum* et *Helictotrichon*) définis par HOLUB (1958) ou aux «*Costatae*» de ST-YVES (1931). Ces plantes sont caractérisées avant tout par des feuilles (il s'agit toujours d'innovations et non de feuilles culmaires) fortement cannelées à la face supérieure (Figures 4 et 5), à symétrie bilatérale quelquefois un peu masquée par le développement ou l'enroulement inégal des

deux côtés du limbe; de plus, les arêtes en coupe transversale apparaissent cylindriques ou subcylindriques mais pas aussi aplaties que chez la plupart des *Avenochloa*. Chez toutes les espèces que nous avons examinées, nous avons trouvé dans les racines un anneau de sclérenchyme périendodermique (Phot. 1 et 3).

SUBDIVISIONS DU GENRE *HELICTOTRICHON*

I Sous-genre *Archavenastrum* (Vierhapper) Holub = *Avena* subg. *Archavenastrum* Vierhapper (1914).

Ce sous-genre renferme des espèces à feuilles ordinairement assez larges, dont les bords s'involuent, et qui ne possèdent pas de tapis continu de sclérenchyme contre l'épiderme inférieur (Figure 4). L'épiderme supérieur laisse place, entre les côtes, à des rangées de cellules bulliformes.

Holub y place 12 espèces dont 2 seulement, *H. decorum* et *H. montanum*, sont étudiées dans notre travail.

II Sous-genre *Helictotrichon* = *Avena* sect. *Stipopsis* Trabut (1889).

Ce sous-genre renferme des espèces à feuilles souvent étroites dont les deux moitiés peuvent s'appliquer l'une sur l'autre et donner au limbe un aspect $\pm$ cylindrique. Les travées de sclérenchyme, disposées vis-à-vis des nervures principales, sont réunies du côté de l'épiderme inférieur par un tapis continu de sclérenchyme (Figure 5).

La plupart des *Helictotrichon* mentionnés dans notre étude entrent dans ce groupe et nous nous proposons d'ajouter encore l'espèce *H. cantabricum* (Lag.) Gervais aux 8 espèces qui sont mises dans ce sous-genre par HOLUB (1958).

Des cinq autres sous-genres proposés par Holub en 1958, les deux derniers (*Pubavenastrum* et *Pratavenastrum*) comme nous l'avons vu, sont élevés au rang de genre propre (*Avenochloa*); restent les trois suivants:

III Sous-genre *Danthoniastrum* Holub, monotypique.

Comprend l'*H. compactum* (Boiss. & Heldr.) Henrard; Albanie, Grèce.

Il serait intéressant de vérifier le nombre chromosomique de cette espèce, mise autrefois dans le genre *Danthonia*. Chez les avoines, en effet, le nombre de base est 7 mais il est 6 chez les *Danthonia*.

IV Sous-genre *Stipavena* (Vierhapper) Holub, monotypique.

Comprend l'*H. oligostachyum* (Munro) Holub, espèce habitant l'Afghanistan.

V Sous-genre *Avenotrichon* Holub, monotypique.

Comprend l'*H. macrostachyum* (Balansa) Henrard, espèce endémique sur quelques montagnes nord-africaines.

La position systématique qu'il convient d'accorder aux trois espèces qui appartiennent à ces sous-genres peut prêter à discussion et on peut se demander si vraiment il faut les inclure dans le genre *Helictotrichon*. La première de ces trois plantes se rapproche des *Danthonia*, la deuxième des *Archavenastrum* et la troisième, espèce fort intéressante, fait le lien entre les avoines annuelles et les vivaces. C'est en effet une plante vivace, mais qui par ses feuilles larges, planes, ses épillets grands (20-30 mm) et pendants rappelle les annuelles. Elle mériterait une étude attentive, mais nous n'avons pu nous procurer de graines de cette espèce. Ses racines, en coupe transversale, sont dépourvues de sclérenchyme comme celles des *Avena* et des *Avenochloa*; cette constatation vient à l'appui de la thèse de BAUM (1968) qui a probablement raison d'inclure cette espèce dans le genre *Avena* avec les annuelles.

Recherches cytologiques antérieures

Nous avons cru bon d'ajouter, à la fin de notre exposé sur l'histoire de la taxonomie des avoines, quelques mots sur les recherches cytologiques qui ont été faites à l'intérieur de ce groupe. Nous nous limiterons cependant à établir, par ordre chronologique, la liste des auteurs de ces travaux, en indiquant quelles espèces ils ont étudiées, puisque chaque cas est repris en détail au moment de l'étude de l'espèce concernée.

Il est possible que quelques travaux nous aient échappé et nous nous en excusons auprès de ceux qui les ont publiés, bien que nous ayons consulté pour ne rien oublier les listes de TISCHLER (celle de 1937 dont la partie bibliographique parut en 1936) et les Atlas de nombres chromosomiques de DARLINGTON & WYLIE (1955), LÖVE & LÖVE (1961), FEDOROV (1969).

1930	Emme	<i>A. pubescens</i>	
1934	Kattermann, in Tischler (1937)	<i>A. pubescens</i>	<i>A. versicolor</i> *
1939	Maude	<i>A. pratensis</i>	
1940	Maude	<i>A. pratensis</i>	
1945	Carson & Fyfe, in Darlington et Janaki Ammal (1945)	<i>A. pubescens</i>	
1948	Nygren, in Löve & Löve (1948)	<i>A. pubescens</i>	
1950	de Litardière	<i>A. albinervis</i>	<i>H. decorum</i>
		<i>A. bromoides</i>	<i>H. sempervirens</i>
		<i>A. pratensis</i>	<i>H. setaceum</i>
		<i>A. sulcata</i>	
1950	Lorenzo-Andreu & Garcia-Sanz	<i>A. bromoides</i>	
1953	Gardé & Malheiros-Gardé.	<i>A. sulcata</i>	<i>H. filifolium</i>
1953	Reese	<i>A. planiculmis</i>	
1954	Tateoka	<i>H. hideoi</i>	
1956	Skalinska	<i>A. versicolor</i>	
1960	de Wet	<i>H. turgidulum</i>	
1961	Hedberg	<i>A. pratensis</i>	<i>A. pubescens</i>
1961	Skalinska & all.	<i>A. planiculmis</i>	
1962	Sadanaga	<i>A. Hookeri</i>	<i>A. Schelliana</i>
		<i>A. pubescens</i>	
1963	Gadella & Kliphuis	<i>A. pubescens</i>	
1963	Sokolovskaya	<i>A. dahurica</i>	
1965	Tateoka	<i>H. elongatum</i>	
1965	Gervais	<i>H. setaceum</i>	
1966	Gervais	<i>A. albinervis</i>	<i>A. sulcata</i>
		<i>A. bromoides</i>	<i>A. versicolor</i>
		<i>A. compressa</i>	<i>H. decorum</i>
		<i>A. planiculmis</i>	<i>H. montanum</i>
		<i>A. pratensis</i>	<i>H. Parlatorei</i>
		<i>A. pubescens</i>	<i>H. sempervirens</i>
1966	Polatschek	<i>H. Parlatorei</i>	
1967	Hindáková & Cincura	<i>A. pubescens</i>	
1968	Gervais	<i>A. bromoides</i>	<i>H. filifolium</i>
		<i>A. pratensis</i>	<i>H. montanum</i>
		<i>H. convolutum</i>	<i>H. sarracenorum</i>
1968	Renzoni	<i>A. versicolor</i>	
1968	Tombal.	<i>A. versicolor</i>	<i>H. sempervirens</i>
		<i>H. montanum</i>	
1969	Fernandes & Queiros	<i>A. albinervis</i>	<i>A. sulcata</i>

* Il s'agit probablement d'une espèce du groupe *pratensis* - *planiculmis* et non d'*A. versicolor*.

Nous avons incorporé à cette liste de travaux nos propres comptages pour permettre au lecteur d'avoir une vue d'ensemble sur tout ce qui s'est écrit à propos des nombres chromosomiques des avoines vivaces depuis 1930 jusqu'à 1969. Quelques travaux seulement (SKALINSKA 1956, HEDBERG 1961, RENZONI 1968 et les nôtres 1966-1968) se rapportent en entier à l'étude d'une ou de plusieurs espèces d'avoines vivaces; les autres sont en général des listes plus ou moins élaborées de nombres chromosomiques divers dans lesquelles prennent place des comptages intéressant les avoines, parfois sans indication de provenance du matériel.

HELICTOTRICHON Besser

Apud Schultes in Roemer & Schultes Sys. veg. II, p. 526 (1827)

1) HELICTOTRICHON MONTANUM (VILL.) HENR.

L'*H. montanum* est un orophyte ouest-méditerranéen à vaste distribution géographique dont l'aire se morcelle, au sud, en petits territoires qui font figure de reliques. L'espèce est abondante dans les Alpes, du Mont Cenis jusqu'aux Alpes maritimes, dans les Préalpes, dans les Pyrénées, mais elle devient beaucoup plus rare dans le Massif Central, les Cévennes, la Sierra Nevada, les Monts Cantabres et dans l'Atlas marocain. En Italie, on la rencontre au Piémont.

Du point de vue de la phytosociologie et de l'écologie, cette plante se rencontre en particulier dans l'association à *Sesleria coerulea* et *Avena montana* décrite par LIPPMAN (1933) mais étudiée surtout par GUINOCHET (1938). Cet auteur nous donne en tout cas une analyse très poussée des caractéristiques écologiques de l'association, dans le Bassin supérieur de la Tinée. Elle se rencontre sur des pentes assez accusées (30° à 50°), en général sur des versants sud rapidement libérés de leur tapis de neige, sur des sols peu différenciés, secs, riches en calcaire et au pH élevé; il s'agit donc d'un groupement xérothermophile.

La limite supérieure de l'association se situerait vers 2400 m et on ne la rencontrerait plus haut qu'à l'état fragmentaire. Pour ce qui est de l'*H. montanum* lui-même, on le trouve à plus haute altitude du moins dans la partie sud de son aire (3300 m en Sierra Nevada, 2700-4150 m dans l'Atlas), ce qui se comprend très bien. Quant à la limite inférieure de l'espèce on peut la situer vers 1400 m dans les Alpes et les Pyrénées, mais BRAUN-BLANQUET (1923) signale qu'elle peut descendre jusqu'à 1200-1300 m dans les éboulis et rochers calcaires et volcaniques du Grand Aigoual.

Dans les Pyrénées, l'*H. montanum* se rencontre aussi sur des schistes et nous l'avons vu parfois dans des terrains caillouteux humides (Oulètes d'Aussou) ce qui nous paraît indiquer tout de même une certaine amplitude écologique pour cette espèce. On pourra trouver des renseignements plus autorisés sur l'écologie de l'*H. montanum* dans les Pyrénées orientales dans le travail de BRAUN-BLANQUET (1948).

NOMBRES CHROMOSOMIQUES CHEZ L'*H. MONTANUM*

DE LITARDIÈRE (1950) a été le premier à faire l'étude cytologique de l'*H. montanum*, comptant le nombre chromosomique $2n = 14$ sur une plante récoltée au Col du Lautaret (signalons aussi un autre comptage diploïde récent - TOMBAL 1968 - chez un individu de la même région). Nous avons nous-même publié, au cours de deux notes préliminaires (GERVAIS 1966, 1968a), les nombres chromosomiques de plusieurs individus d'*H. montanum* de diverses provenances, et avons découvert une race nouvelle, tétraploïde. Le Tableau qui suit, réunit les deux listes que nous avons déjà publiées et une quinzaine de comptages nouveaux que nous avons faits depuis.

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
	FRANCE			
65-573	Hte-Garonne: Bagnères-de-Luchon Leg. J. bot. du Lautaret	—	14	28
66-941	Hte-Garonne: Port de Vénasque Leg. P. Küpfer	2200 m	—	28
Herbier P. Küpfer	Htes-Pyrénées: Pic du Midi Leg. P. Küpfer	2750 m	14	—
66-125	Htes-Pyrénées: Gavarnie, près du Cirque Leg. C. Gervais	1500 m	—	28 + 0,2B
65-794	Htes-Pyrénées: Gavarnie, Vallée d'Aussou Leg. C. Gervais	1800 m	14	—
66-129	Htes-Pyrénées: près du village de Gavarnie Leg. C. Gervais	1450 m	—	28 + 1B
Herbier P. Küpfer	Htes-Pyrénées: Vignemale Leg. P. Küpfer	2800 m	14 + 0 à 1B	—
66-904	Htes-Pyrénées: Soum de Salètes, près d'Héas Leg. P. Küpfer	2400 m	14 + 0 à 1B	—
66-931	Basses-Pyrénées: Col d'Aubisque Leg. P. Küpfer	1450 m	14 + 0 à 1B	—
65-996	Basses-Pyrénées: Vallée d'Ossau, Pic d'Anéou, près du Col de Pourtalet I	2000 m	—	28
68-1099	Idem II	2000 m	—	28
62-626	Pyrénées-Orientales: Vallée d'Eyne Leg. L. Zeltner	2300 m	7	14
65-877	Pyrénées-Orientales: Serra Demori, au-dessus de Formiguères I	2400 m	—	14
65-884	Idem II	2400 m	—	14
68-1183	Idem III	2300 m	7	—
65-930	Pyrénées-Orientales: Pic des Cambres d'Aze au sud de Mt-Louis I	2700 m	—	14
65-938	Idem II	2700 m	—	14
65-945	Idem III	2700 m	—	14
65-959	Idem IV	2700 m	—	14 + 2B
65-924	Pyrénées-Orientales: Col des Neuf-Croix au-dessus du Lac de la Carança	2700 m	—	14
66-942	Pyrénées-Orientales: Vallée du Galbe Leg. P. Küpfer	2000 m	—	14
Herbier C. Gervais	Pyrénées-Orientales: Col de Pailhères Leg. C. Gervais	2000 m	7	—
66-916	Pyrénées-Orientales: Massif du Carlitte, Pic Péric	2400 m	—	14
68-1202	Pyrénées-Orientales: Vallée de Planes Leg. C. Gervais	2200 m	7	—

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
68-1277	Pyrénées-Orientales: Vallée de Llo, vers le Col de Fenestrelle Leg. C. Gervais	2100 m	7	—
62-326	Htes-Alpes: région du Col du Lautaret Leg. J. bot. du Lautaret	—	—	14
65-556	Idem	—	—	14
65-295	Htes-Alpes: Col d'Izoard Leg. Lab. de bot. de Grignon	2500 m	—	14
66-1010	Idem Leg. Prof. C. Favarger	2200 m	7	—
63-55	Htes-Alpes: Vallée du Queyras, près d'Abries Leg. Lab. de bot. de Grignon	—	7	14
66-13	Htes-Alpes: près de Ceillac Leg. Prof. C. Favarger	1700 m	—	14
65-1058	Idem	1700 m	—	14
65-1064	Idem	1700 m	—	14
69-1524	Htes-Alpes: Belvédère du Mt-Viso Leg. C. Gervais	2300 m	7	—
69-1534	Htes-Alpes: Chapelle du Clousis, au-dessus de St-Véran Leg. Prof. C. Terrier	2400 m	—	14
69-1436	Isère: Grand-Veymont Leg. C. Béguin	1570 m	—	14
68-116	Alpes-Maritimes: Mt-Mounier Leg. P. Küpfer	1850 m	7	—
ANDORRE				
Herbier P. Küpfer	Pas de la Case: Cirque de Fontnègre Leg. P. Küpfer	2580 m	7	—
68-4	Pic de la Casamanya Leg. P. Küpfer	2450 m	—	14
ESPAGNE				
68-88	Pyrénées espagnoles: Puerto de la Bonaigua Leg. P. Küpfer	2000 m	14	28
Herbier P. Küpfer	Pyrénées espagnoles: Puigmal Leg. P. Küpfer	2600 m	7	—
Herbier P. Küpfer	Sierra Nevada: Mulhacen Leg. P. Küpfer	3300 m	7	—
68-1449	Mts Cantabres: Picos de Europa, Pegna Olvidada Leg. P. Küpfer	1950 m	—	14
68-1546	Mts Cantabres: Pegna Prieta Leg. P. Küpfer	1950 m	—	14

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES DEUX RACES

A partir des données du tableau qui précède, nous avons pu dresser la Carte I. Elle nous révèle que la race tétraploïde colonise une bonne partie de la Chaîne pyrénéenne, du moins depuis la Vallée d'Ossau à l'ouest, jusqu'à la région de Puerto de la Bonaigua, dans les Pyrénées espagnoles, à mi-chemin entre Bagnères-de-Luchon et la frontière de l'Andorre.

La race diploïde, d'autre part, occupe les Alpes, probablement aussi toutes les Préalpes (bien que nous ayons un seul comptage), la partie orientale des Pyrénées, les Monts Cantabres et la Sierra Nevada. Nous n'avons malheureusement aucune donnée cytologique pour le Massif-Central, les Cévennes et l'Atlas.

Dans les Pyrénées, la limite entre l'aire de la race diploïde et celle du tétraploïde doit se situer un peu à l'ouest de l'Andorre, dans une zone d'interpénétration où il existe peut-être des triploïdes.

La distribution géographique des races de l'*H. montanum* n'est pas sans nous rappeler plusieurs cas analogues, mais il nous paraît nécessaire, avant d'en discuter, d'étudier la nature et les caractéristiques de la race tétraploïde.

MITOSE

Nous avons observé les chromosomes somatiques de l'*H. montanum* sur un grand nombre de métaphases ou de prophases dans les méristèmes radiculaires, surtout chez le type diploïde (Fig. 6 à 9). Sur la Figure 9, les chromosomes sont bien à plat et nous permettent de constater que tous les centromères sont médians ou submédians; ces chromosomes sont toutefois trop raccourcis pour nous laisser voir les satellites (au moins une paire) que nous avons pu observer chez plusieurs individus tant des Alpes que des Pyrénées. La Figure 8, avec des chromosomes plus longs, plus ou moins recourbés, ne nous permettrait pas d'établir un caryogramme, mais on y distingue nettement une paire de chromosomes à satellites et un autre chromosome (court) se terminant vraisemblablement par un petit satellite.

Chez l'*H. montanum* tétraploïde, nous avons négligé l'étude de la mitose (Figure 14) au profit de la méiose et c'est peut-être ce qui explique le peu de chromosomes à satellites que nous avons vu, même si théoriquement il devrait y en avoir deux fois plus.

Les chromosomes B semblent rares chez l'*H. montanum* diploïde où nous en avons trouvé une seule fois (Figure 7); ils sont beaucoup plus fréquents chez le tétraploïde, soit 5 cas pour 12 plantes étudiées.

MÉIOSE

Nous avons observé à maintes reprises les différents stades de la méiose chez l'*H. montanum*, du leptotène jusqu'à la rupture des tétrades. Nous avons pu voir aussi les mitoses qui précèdent la formation des cellules-mères et la première mitose pollinique (Figure 13). Notre but principal étant de déterminer les nombres chromosomiques, nous n'avons pas prêté d'attention spéciale à l'étude du processus méiotique lui-même, mais nous pouvons dire que chez le diploïde, son déroulement est tout à fait normal si l'on exclut les phénomènes de cytomixie et de «chromatin extrusion» fréquents au pachytène. Les Figures 10 à 12 nous montrent la diacynèse, la métaphase I et l'anaphase I. Nous traitons de la question de la cytomixie dans un chapitre à part consacré aux anomalies de la méiose et du pollen. Ce chapitre décrira aussi certains types de cellules géantes rencontrées chez les avoines (rarement chez l'*H. montanum*) peu après le stade de la rupture des tétrades.

Chez les plantes tétraploïdes, nous avons observé à la diacynèse et à la métaphase I, un fort pourcentage de chromosomes associés en tétravalents (Figures 15 à 18) ou beaucoup plus rarement en trivalents (Figure 16). Ce phénomène ne semble pas pour autant causer des perturbations qui se répercuteraient dans la formation de pollen plus ou moins anormal. Le pollen de l'*H. montanum*, tant diploïde que tétraploïde est généralement très régulier. On y rencontre bien sûr quelques cas de grains soudés, pyriformes ou encore des petits grains peu colorables, physiologiquement en retard, mais ces irrégularités sont le lot de toutes les espèces et nous en parlerons dans le chapitre des anomalies.

Nous avons essayé, d'autre part, de faire une analyse statistique sommaire des modes d'association des chromosomes en multivalents; les résultats sont les suivants:

Variation du nombre de tétravalents par CMP chez *H. montanum*

No de la plante étudiée	0	1	2	3	4	5	6	7	Nombre de CMP étudiées
66-904	4	12	8	7	6	0	0	0	37
65-573	3	24	41	28	14	7	2	0	120

Tableau III

(Nous ne tenons pas compte dans ce tableau des cas où nous avons observé des trivalents: soit 8 cas pour 66-904 et 7 cas pour 65-573.)

La première plante étudiée (66-904) ne nous a permis l'analyse complète que de 37 cellules-mères et le cas le plus fréquent est celui où l'on rencontre un seul tétravalent par CMP. La seconde plante (65-573), où notre analyse concerne 120 cellules-mères, nous apporte des résultats sans doute plus fiables; la classe la mieux représentée est ici celle des CMP à 2 tétravalents.

Il est possible que les classes où l'on devrait observer 3, 4, 5, 6, 7 tétravalents soient sous-représentées dans le tableau parce que, lorsque le nombre des multivalents augmente, il devient de plus en plus difficile aussi de démêler l'arrangement des chromosomes et d'être sûr de ce qu'on observe. De toute façon, cette analyse indique que la fréquence des multivalents est élevée et peut servir d'appui à l'hypothèse de l'origine par autotétraploïdie de ce taxon.

HYBRIDATION DIPLOÏDE $\times$ TÉTRAPLOÏDE

Nous avons utilisé, comme plantes femelles, pour nos deux premiers essais d'hybridation, des individus tétraploïdes castrés. Nous pouvions disposer d'autre part de plusieurs plantes diploïdes aptes à nous fournir du pollen. Ces deux tentatives aboutirent à des échecs: la première fois, avant tout pour des raisons techniques, exposées dans notre chapitre sur l'hybridation des avoines; la seconde fois apparemment parce qu'un tel croisement ne se révélait pas possible, les techniques employées nous ayant donné ailleurs de bons résultats.

Un troisième essai ayant été tenté en 1968, en utilisant cette fois la plante diploïde comme parent femelle, nous avons obtenu plusieurs graines dont quelques-unes au moins nous semblaient assez bonnes pour être semées, ce que nous avons fait. Ces graines n'ayant pas germé nous avons mis le reste dans des tubes d'agar, après désinfection, selon la technique que nous avons exposée dans un chapitre précédent. Nous n'avons pu obtenir de germination non plus par cette méthode, mais nous croyons que ces graines auraient pu germer. Leur apparence (Phot. 10) était meilleure que celle d'un autre hybride (Phot. 11) qui a pourtant germé. Nos meilleures graines avaient sans doute été gaspillées en les semant sans désinfection dans la terre et les autres ont peut-être été traitées trop longtemps au chlorure mercurique.

Ces expériences d'hybridation semblent indiquer en tout cas que le croisement *H. montanum* diploïde femelle par *H. montanum* tétraploïde mâle est possible mais que le croisement réciproque ne marche pas. Pour en être certain il faudrait toutefois répéter l'expérience.

MORPHOLOGIE

Les recherches cytologiques nous ayant démontré l'existence de deux races chromosomiques chez l'*H. montanum*, nous avons cherché à savoir s'il existait aussi des différences morphologiques entre ces deux taxons.

Sans nous attarder beaucoup sur cette question qui aurait pu être développée bien davantage, à la façon par exemple du travail d'HEDBERG (1967) sur les deux races d'*Anthoxanthum odoratum*, nous avons mesuré sur nos plantes (toutes cultivées en pots, placés en pleine terre, dans des conditions identiques) la hauteur et la largeur des feuilles de base, la hauteur des chaumes, la longueur des panicules, des épillets et de la feuille culmaire supérieure.

Nous devons conclure que si les individus tétraploïdes ont une nette tendance au gigantisme et présentent des moyennes supérieures pour les mesures effectuées, il n'est pas possible d'utiliser ces caractères à des fins d'identification parce que les variations individuelles sont trop fortes. La largeur des feuilles nous paraît être le caractère le plus fiable; elle peut atteindre 7 mm chez le tétraploïde et n'a jamais dépassé 4,5 mm chez les diploïdes que nous avons examinés.

Il faudrait tenir compte aussi du fait que les plantes même cultivées en pots, dans des conditions identiques, peuvent varier parce que certaines ont été obtenues de semis, d'autres transplantées de la nature; certaines sont en touffes serrées qui remplissent tout le pot, d'autres sont plus lâches; certaines sont en culture depuis plusieurs années, d'autres sont d'acquisition récente, etc. Ces facteurs sont difficiles à apprécier. Sur la photographie 13 nous présentons côte à côte un individu diploïde normal et un tétraploïde bien développé; les différences de taille sont évidentes, mais dans la nature ces caractères sont généralement plus ou moins masqués par la compétition ou par les déficiences du milieu écologique.

L'étude des coupes transversales de feuilles, parfois si utile pour débrouiller la systématique des groupes complexes (*A. pratensis*, *A. bromoides*), ne nous a été d'aucun secours pour séparer les deux races d'*H. montanum*. Nous avons essayé de mesurer l'épaisseur de la feuille d'un épiderme à l'autre vis-à-vis, par exemple, de la 2^e colonne de sclérenchyme à partir de la nervure centrale, mais ces mesures variaient presque du simple au triple chez un même individu, peut-être pour des questions d'âge.

Nous n'avons pas en revanche étudié, faute de temps, le type de vernation. St-Yves (1931) fait remarquer qu'on en rencontre deux chez l'*H. montanum*; un type où «le limbe est nettement convoluté dans la gaine», un autre où «le limbe est à peine convoluté ou nettement condupliqué dans la gaine». Il existe peut-être un rapport entre la polyploïdie (que St-Yves ne connaissait pas) et le degré d'enroulement des feuilles dans la gaine; les feuilles des polyploïdes, éventuellement plus larges, doivent s'enrouler par manque d'espace. Le texte de St-Yves, un peu obscur, semble vouloir dire toutefois que les deux types de vernation peuvent se retrouver sur un même individu.

Il n'a pas été possible de voir, à l'examen de coupes transversales de racines, de différences liées au nombre chromosomique. On retrouve, chez les deux races, à l'extérieur de l'endoderme, cet anneau de sclérenchyme qui nous paraît caractériser les *Helictotrichon* et ne se rencontre pas chez les *Avenochloa*.

L'examen fortuit de caryopses de deux plantes, l'une diploïde, l'autre tétraploïde, nous ayant montré une différence frappante de taille, à l'avantage du tétraploïde, nous avons pensé peser des échantillons de graines des deux races. Comme nous n'avons pas beaucoup de plantes tétraploïdes, il se révéla difficile de recueillir des graines en nombre suffisant et nous nous aperçûmes bientôt que ce caractère de taille était assez variable d'un individu à l'autre. Nous reproduisons quand même ici nos résultats dans le Tableau IV; il indique, outre la forte variation individuelle, des moyennes générales très proches l'une de l'autre. Le caractère «poids des graines» ne peut servir à des fins d'identification et n'est pas statistiquement d'usage facile pour les taxons qui nous intéressent.

2n	NUMÉRO DE LA PLANTE	NOMBRE DE GRAINES PESÉES	POIDS DES GRAINES MG	POIDS DE 100 GRAINES MG	POIDS MDYEN DE 100 GRAINES MG
14	66-13	110	248,4	225,8	
14	62-626	140	278,4	198,8	
14	65-556	100	181,9	181,9	
14	65-938	100	176,7	176,7	
14	65-295	70	112,1	160,1	
		520	997,5		191,8
28 + 1 B	66-931	50	113,6	227,2	
28	66-941	60	129,2	215,3	
28 + 0,2 B	66-125	150	287,0	191,3	
28 + 1 B	66-904	40	71,0	177,5	
28	68-1099	40	68,5	171,2	
		340	669,3		196,8

Tableau IV

Les mesures statistiques du diamètre des grains de pollen, beaucoup plus simples et rapides, devaient nous donner des résultats plus intéressants.

Nous avons récolté, pour cette étude, le pollen de dix individus (5 diploïdes et 5 tétraploïdes) au moment de l'anthèse ou à peu près. Ce pollen a été conservé dans notre fixateur habituel (3 alcool, 1 acide acétique) puis coloré par la solution de HRISHI ET MÜNTZING (1960). Nous avons mesuré, pour chaque individu, le grand diamètre de 100 grains de pollen en prenant la précaution de laisser sous la lamelle des débris d'étamines afin que le pollen ne soit pas aplati.

Les résultats, exposés dans notre Tableau V, montrent que les fréquences maxima (classes 17-18) chez le diploïde sont voisines mais différentes des fréquences maxima (classes 19-20) observées chez le tétraploïde.

DIFFÉRENCES PHYSIOLOGIQUES

Nous voulons simplement mentionner ici que la floraison du diploïde est plus précoce que celle du tétraploïde dans les conditions de culture à peu près uniformes du jardin. Pour l'année 1968, la floraison (anthèse) du diploïde a débuté le 6 mai, atteignant son maximum entre le 10 et le 14 mai. Chez le tétraploïde, le maximum de floraison a eu lieu entre le 23 et le 29 mai. Il existe une certaine variation entre individus ou entre panicules d'un même individu (un diploïde par exemple a fleuri le 29 mai), ce qui nous a permis de faire des hybridations.

DISCUSSION

Le premier point qui nous intéresse est de connaître le mode d'origine de la race tétraploïde.

Nous pensons qu'il s'agit d'autopolyploïdie, de la fécondation d'un ovule anormal à 14 chromosomes par un gamète mâle non réduit. Une nouvelle race ayant ainsi pris naissance, elle a pu coloniser l'aire qu'elle occupe maintenant, soit que ce territoire neuf se soit graduellement ouvert à la végétation, soit que la nouvelle race y ait supplanté la première déjà établie, ce qui nous semble moins probable.

On pourrait peut-être parler aussi d'allopolyplôidie segmentaire (STEBBINS, 1950) et imaginer par exemple le schéma suivant:

1° rencontre d'une race diploïde d'*H. montanum* en provenance de massifs refuges des Pyrénées orientales et d'une race diploïde aussi, mais différente, provenant de territoires refuges occidentaux (Mts Cantabres); 2° hybridation entre ces deux races dans les Pyrénées centrales; 3° polyploïdisation de l'hybride stérile. La définition de Stebbins op. cit. de l'allopolyplôidie segmentaire (p. 318 dans l'édition 1960), suppose la rencontre de races assez différentes entre elles, par un certain nombre de gènes et de segments, pour que l'hybride qui en résulte soit stérile. Nous nous demandons, vu l'uniformité de l'*H. montanum* à travers tout son territoire, si des hybrides entre individus de provenance différente seraient réellement stériles; nous nous permettons d'en douter, mais il faudrait en faire le test rigoureux pour en être certain.

L'observation de la méiose nous fournit d'autre part de bons arguments en faveur de l'autopolyploïdie: la fréquence des tétravalents à la diacinèse ou à la métaphase I et leur nombre qui atteint 4, 5, 6 par cellule, indiquent que quatre génomes identiques sont en présence. Les cellules sans multivalents sont rares et celles où leur grand nombre rend leur comptage impossible sont fréquentes.

STEBBINS (op. cit. p. 325) nous dit toutefois que l'allopolyplôidie segmentaire est un état instable qui, sous l'effet de la sélection, évolue tantôt vers l'autopolyploïdie, tantôt vers l'allopolyplôidie pure selon que les chromosomes des espèces parentes diffèrent par de petits ou par de longs segments. Le fait que nous rencontrons beaucoup de multivalents chez notre tétraploïde n'exclurait donc pas, suivant la théorie de Stebbins, une origine par allopolyplôidie segmentaire, mais il faut regarder ici l'ensemble des données sur lesquelles s'appuie notre hypothèse.

Le nombre élevé de tétravalents que nous observons à la méiose va de pair avec le fait que la race diploïde est très uniforme à travers toute son aire et que la race tétraploïde elle-même, bien que très

répandue, est presque passée inaperçue aux yeux des botanistes anciens, comme nous le verrons plus loin. Il ne nous paraît pas possible non plus de déceler chez l'*H. montanum* tétraploïde des traces d'hybridation et tout nous porte à croire que cette race dérive directement de l'*H. montanum* diploïde qui occupe une aire contiguë à la sienne.

Le second point de notre discussion concerne la distribution géographique de l'*H. montanum* et sa signification.

Comme nous l'avons vu, l'aire de répartition de l'*H. montanum* se morcelle en îlots parfois très éloignés (Sierra Nevada, Atlas) des régions alpiennes et pyrénéennes où l'espèce a son maximum d'extension.

La solution la plus simple serait d'invoquer le transport accidentel de graines dans des milieux favorables. Sans vouloir minimiser l'importance et l'efficacité de la dispersion des plantes par le vent ou par les animaux (FURON, 1958), facteurs qui jouent certainement un grand rôle sur de courtes distances, il faut sans doute chercher, pour expliquer la répartition actuelle d'*H. montanum*, des phénomènes à caractère plus général.

Le travail de QUÉZEL (1957) traitant de l'origine de la végétation des hautes montagnes de l'Afrique du Nord (où se rencontre justement l'*H. montanum*), nous fournit à ce sujet des indications très précieuses. Non seulement l'*H. montanum* fait partie de tout un cortège de plantes européennes plus ou moins nordiques émigrées en Afrique (que Quézel appelle élément eurosibérien-boréoaméricain), mais encore ces plantes ont pour ainsi dire voyagé en associations, ce qui enlève beaucoup de poids aux théories du transport fortuit de graines.

On aurait pu toutefois envisager deux hypothèses pour expliquer la présence de l'*H. montanum* dans l'Atlas et en Sierra Nevada: 1° les stations isolées d'*H. montanum* sont les restes d'une aire considérable occupée au tertiaire par cette espèce; 2° ces stations isolées marquent l'avance ultime (Atlas) et les jalons (Sierra Nevada) d'une espèce tertiaire plus nordique refoulée vers le sud au cours des glaciations quaternaires.

La solution que Quézel envisage est la seconde: les conditions climatiques et le relief très érodé des montagnes nord-africaines à l'oligo-miocène, n'ont pas dû permettre l'établissement d'une flore orophile froide avant la fin du tertiaire, au pliocène, période marquée par une nouvelle surrection atlasique. Les espèces ayant besoin d'une certaine quantité ou qualité de froid et d'humidité, les eurosibériennes-boréoaméricaines en particulier, sont les dernières arrivées sur les montagnes d'Afrique du Nord et sont des immigrants glaciaires.

Un autre problème nous est posé par la répartition des races chromosomiques d'*H. montanum*. Il nous paraît acquis que l'*H. montanum* tétraploïde est un autotétraploïde dérivé de populations diploïdes réfugiées à l'époque glaciaire dans certains massifs des Pyrénées orientales. Nous pouvons toutefois pousser plus loin nos réflexions en comparant la distribution des races d'*H. montanum* avec des cas analogues qui nous sont connus depuis les recherches de KÜPFER ET FAVARGER (1967), FAVARGER ET KÜPFER (1968), KÜPFER (1969).

Ainsi, en plus de l'*H. montanum*, on connaît un certain nombre d'espèces qui sont représentées dans les Pyrénées orientales (et parfois aussi dans la partie sud des Alpes) par une race diploïde alors qu'une race polyploïde correspondante occupe les Pyrénées centrales. Citons *Tanacetum alpinum*, *Anthemis carpathica*, *Bupleurum ranunculoides*, *Anthyllis montana*, *Erysimum grandiflorum-pyrenaicum* et aussi le cas d'*Agrostis borealis* étudié par BJÖRKMAN (1960). Il est probable que cette liste pourra s'allonger, au fur et à mesure que la cytologie des plantes pyrénéennes sera mieux connue.

Dans le domaine alpin et sur une plus vaste échelle, des phénomènes semblables de polyploïdisation croissante, en rapport avec des événements historico-géographiques, ont été mis en évidence et étudiés depuis plusieurs années déjà par Favarger; aussi, en ce qui concerne ces problèmes de chorologie et le problème pyrénéen en particulier, nous nous associons entièrement à ses conclusions: «Enfin, un certain nombre d'espèces sont principalement représentées à l'étage alpin des Pyrénées (surtout aux Pyrénées centrales) par un taxon polyploïde alors que le taxon diploïde habite les Pyrénées orientales (où il fait parfois figure de relique) ou bien les Alpes maritimes.»... «Il semble qu'on ait ici un phénomène assez général, comparable à celui que l'un de nous (FAVARGER, 1962) a nommé dans les Alpes pseudovicariance du type occidental-oriental, avec cette différence que les taxa à nombre chromosomique bas se trouvent ici à l'Est. Le phénomène est d'ailleurs difficile à expliquer. On peut imaginer pendant les glaciations une «zone de repli» allant des Alpes maritimes au pied des Pyrénées

orientales, puis à la fin des glaciations, une conquête à la fois des Alpes (du S-W au N-E) et des Pyrénées, de l'E à l'W, par des taxa polyploïdes (*Anthyllis montana*, *Erysimum grex grandiflorum-helveticum*, *Chrysanthemum alpinum*, *Bupleurum ranunculoides*). Que la polyplôidie ait précédé ou accompagné la migration est bien difficile à trancher.» (Dans FAVARGER ET KÜPPER 1968, p. 348-49).

NOMENCLATURE

Notre travail portant en premier lieu sur des questions de cytologie, nous n'avons pas étudié pour l'*H. montanum* toute la synonymie, heureusement réduite, ni recherché dans la bibliographie tous les taxons infraspécifiques qui ont pu être décrits. Toutefois nous dirons un mot de l'*Avena sedenensis* Clar., de l'*A. fallax* R. & S., de l'*A. sempervirens* sensu Lapeyrouse, de la sous-var. *glaucophylla* R. Lit. & Maire et des var. *planifolia* et *teretifolia* de Willk. & Lge.

Avena sedenensis Clar. ap. Lamk et DC. Fl. fr. III, p. 719 (1805) et DC. Fl. fr. VI, p. 260 (1815); *Arrhenatherum sedenense* (Clar.) Breistr., p. 65 (1963).

Dans un travail récent sur la phytogéographie du Diois, BREISTROFFER (1963) adopte le nom d'*Arrhenatherum sedenense* (Clarion ex DC.) Breistr. pour désigner l'*H. montanum*. C'est dire, si nous interprétons bien sa pensée malheureusement pas très explicitée, que la description de Villars (Hist. pl. Dauph., p. 151, 1787) est à rejeter pour ambiguïté et que la première description valable de ce taxon est celle de Lamark et DC. (Fl. fr. III, p. 719, 1805), sous le nom d'*Av. sedenensis* Cl.

Nous ne reprocherons pas à Breistroffer de transférer une partie de l'ancien genre *Avena* dans le genre *Arrhenatherum*; c'est une opinion défendable, soutenue par PORZTAL (1951), comme nous l'avons déjà vu, mais on peut toutefois s'étonner du rejet de l'épithète *montana* Vill.

La description de Villars, il faut bien l'avouer, comporte certaines erreurs et ambiguïtés: les remarques (en français) semblent trop insister en particulier sur la pubescence de la plante bien que la diagnose latine ne dise rien de plus que... «foliis subhirsutis»... C'est peut-être déjà trop pour l'*Av. montana*, plutôt glabre, mais le reste de la description, de même que les indications de lieu et d'habitat, correspondent bien au taxon tel que nous le connaissons. Villars écrit: «...elle diffère de la première (*A. pubescens*), en ce qu'elle est vivace (il croyait que l'avoine pubescente était annuelle), que ses feuilles sont beaucoup plus longues, plus pointues, plus roides, & forment des gazons plus ou moins épais. Elle en diffère encore par le nombre des tiges. Elle diffère des deux autres (*A. pratensis* et *A. bromoides*) par ses feuilles velues, plus longues, plus pointues, & par ses panicules plus écartés. Elle vient dans toutes les prairies de nos montagnes, à la Grande-Chartreuse, à la Mure, même dans les plaines, le long des torrents, & parmi les pâturages secs. Vivace.», p. 151.

Nous croyons reconnaître dans cette description, en nous plaçant dans le contexte de l'époque, la plante qui fait l'objet de notre chapitre. De plus, si on considère l'ensemble des espèces placées par Villars dans le genre *Avena*, il est clair qu'il n'a pas confondu l'*Av. montana* ni avec les espèces voisines *A. sempervirens* et *A. setacea* qu'il a lui-même décrites et qu'il nous montre en gravures, ni avec les autres espèces qui appartiennent à la flore du Dauphiné: *A. pratensis*, *A. pubescens*, *A. bromoides* et *A. versicolor*. Reste le cas de l'*A. Parlatoarei*, décrit plus tard (= *sempervirens* Host 1805) qui est plus rare et que Villars ne semble pas avoir connu.

Si Breistroffer ne reconnaît pas la validité de l'*Av. montana* Vill. (1787), il place en revanche en synonymie de son *Arr. sedenense*, l'*Av. montana* Vill. dans une description amendée par Mutel Fl. fr. IV, p. 60 (1837). Cette description corrigée est cependant postérieure au *sedenensis* Cl. décrit en 1805 et prioritaire.

Nous étant reporté à la description de l'*Av. montana* dans Mutel, nous avons constaté tout d'abord certaines erreurs dans la synonymie qu'il donne: il y met à la fois l'*A. sempervirens* et l'*A. sedenensis* sensu DC et aussi l'*A. sempervirens* Host qui, comme on le sait, désigne l'*A. Parlatoarei* Woods. Cela aurait pu logiquement conduire Mutel à nous donner une description large (et erronée) de l'*Av. montana*, mais pourtant son texte est précis, bien fait, exact sous le rapport des indications géographiques et se rapporte visiblement à un seul taxon, ce qui pourrait justifier Breistroffer de le mettre en synonymie de son *Arr. sedenense*.

A notre avis toutefois, il faut considérer la description de Mutel et surtout la note qui l'accompagne comme un témoignage en faveur de la validité de l'*A. montana* de Villars. Cette note dit ceci: «Il existe ici au premier abord une difficulté, parce que Villars dit les feuilles velues, et que celles-ci ont presque toujours le limbe glabre. Mais les gaines inférieures sont souvent brièvement hérissées ou pubescentes dans toute leur longueur, et presque toujours assez longuement poilues en dehors à la base des feuilles. Aussi M. Decandolle dit, avec raison, la plupart des feuilles glabres, dans sa description de l'*A. sedenensis*. Tout le reste se rapporte très-bien à la description de Villars. Cette avoine, la plus commune de toutes sur les montagnes du Dauphiné, n'a pu lui échapper, et si ce n'est pas son *A. montana*, alors comment l'a-t-il nommée? Enfin ce qui tranche définitivement la question, c'est qu'elle se trouve en très-bon état sous ce nom dans son herbier» (op. cit., p. 61).

Nous avons retrouvé aussi dans le Supplément final de la Flore française de Mutel (1838) la note suivante de nature à lever les derniers doutes qui pourraient subsister sur l'identité de l'*A. montana* de Villars: «*Avena montana*. Ajoutez à l'observation que Villars, qui dit dans sa phrase les feuil. de cette plante presque hérissées, les a aussi rencontrées presque glabres: car il caractérise très-bien son *Avena montana*, t. I, p. 286, à l'article des herborisations de la Grande-Chartreuse, où il dit, *pedalis, folia scabra, vix pilosa*, etc. Ainsi disparaît la seule difficulté très-médiocre du reste devant la masse de preuves qui constatent l'identité de la plante décrite dans notre Flore avec l'*Avena montana* Vill. J'ajouterai encore que Villars ne pouvait croire qu'une plante aussi commune sur toutes les montagnes du Dauphiné ait échappé à ses prédécesseurs, ce qui l'avait embarrassé beaucoup, et lui avait fait penser que ce pouvait être l'*Avena pubescens* L. Mais dans ses dernières corrections il a effacé de sa main la ligne 4 en remontant de la page 286, t. I, ainsi conçue: *certe est Avena pubescens* L., et a marqué en marge le signe δ (deleatur)» (op. cit., p. 178).

L'identité de la plante de Villars nous étant connue, on peut en revenir à la question de sa synonymie avec l'*A. sedenensis*. Après avoir lu le texte de Mutel, cette synonymie complète ne laisse guère de doute. ST-YVES (1931) qui a vu dans l'Herbier Delessert les échantillons d'*A. sedenensis* utilisés par De Candolle pour la rédaction de la Flore française est du même avis. Nous avons vu aussi ces échantillons au Conservatoire botanique de Genève; c'est bien la plante habituellement désignée sous le nom d'*Av. montana* Vill. et elle en possède toutes les caractéristiques.

Que notre opinion ou celle de Breistroffer sur la synonymie ou la non-synonymie entre l'*A. montana* Vill. et l'*A. sedenensis* Cl. soit la bonne, il est clair de toute façon que l'*A. sedenensis* Cl. ne doit pas être considéré, à la façon d'Ascherson & Graebner (Syn. II, I, p. 249) et de Rouy (Fl. de France XIV, p. 127), comme une variété de l'*A. montana* Vill.

Pour terminer, signalons avec Breistroffer une petite erreur de St-Yves à ne pas répéter: St-Yves croyait (l.c., p. 391) que Lamarck et De Candolle indiquaient comme localité, outre les «Alpes de Seyne», «de sable sur le bord de la Méditerranée; en Provence; entre Albenga et Loano près de Nice» (p. 719) pour leur *Av. sedenensis*. En réalité, cette indication géographique se rapporte au numéro 1575 de la Flore française, c'est-à-dire au *Festuca maritima*. St-Yves note par ailleurs avec raison des inexactitudes dans les remarques de De Candolle sur l'*A. sedenensis* (Fl. fr. VI, p. 260). Ces remarques, ayant trait aux ligules, sont plus ou moins fausses et embrouillent la première description de l'*Av. sedenensis*.

Avena fallax Roem. & Schult. Syst. veg. II, p. 672 (1817). (L'Index Kewensis indique par erreur la page 692.)

D'après l'Index Kewensis, l'*A. fallax* R. & S. serait synonyme d'*A. montana* Vill. Cette opinion s'appuie peut-être sur Ascherson & Graebner, Husnot, Rouy, Bonnier et Grenier & Godron qui considéraient en effet ces deux plantes comme identiques. Nous fiant aux arguments de St-Yves (1931) qui n'était pas de cet avis et nous appuyant aussi sur HACKEL (1877) et sur WILLKOMM (1893), nous avons utilisé par le passé (GERVAIS 1968 a, b) le nom d'*A. fallax* R. & S. pour désigner une espèce du groupe *filifolia* Lag. habitant les montagnes bétiques et que nous pensions pouvoir retrouver jusque dans les Monts Cantabres.

Ayant pris connaissance plus tard de la description originale de Roemer et Schultes, nous devons modifier quelque peu notre jugement: nous croyons que l'*A. fallax* R. & S. est un synonyme de l'*A. sempervirens* sensu DC. et que cet *A. sempervirens* DC. comprend probablement deux espèces: l'*A. cantabrica* Lag. et l'*A. sempervirens* Vill. Nous reviendrons plus loin sur cette question.

Par contre, l'*A. sempervirens* Vill. sensu Roemer & Schultes (et on pourrait ajouter sensu Schrader – Fl. germ. I, p. 376, 1806 – car Roemer et Schultes empruntent leur description à Schrader), équivaut *pro parte maxima*, par sa description et par la synonymie indiquée avec l'*A. sedenensis*, à l'*A. montana* Vill.

Schrader, de même que Roemer & Schultes qui le copient, confondent tout simplement l'*Av. montana* Vill. (ou l'*A. sedenensis*) avec l'*A. sempervirens* Vill. Ils englobent toutefois dans leur *A. sempervirens* Vill. l'*A. sempervirens* de Host, à ligule oblongue, décrit plus tard valablement sous le nom d'*Av. Parlatoarei* par Woods; c'est pourquoi leur description, tout à fait exacte par ailleurs, ajoute «ligule oblongue d'après Host». C'est sans doute pour cette raison aussi qu'ils allongent l'aire géographique de leur *A. sempervirens* jusqu'aux Alpes noriques: «In saxis rupibus alpium noricarum, et maritimarum, inque Pyrenaeis.»

En somme, Roemer et Schultes, par une fâcheuse interversion, en appelant *A. sempervirens* Vill. l'*A. sedenensis* de De Candolle, se doivent de trouver un autre nom dans leur Flore pour désigner l'*A. sempervirens* de De Candolle, d'où leur *A. fallax*.

Nous croyons donc correct de mettre en synonymie de l'*A. montana* Vill. non pas l'*A. fallax* R. & S., à la façon de l'Index Kewensis, mais l'*A. sempervirens* Vill. sensu Schrader Fl. germ. I, p. 376 (1806) et sensu Roemer et Schultes Syst. veg. II, p. 672 (1817) *pro parte maxima*.

Avena sempervirens Vill. sensu Lapeyrouse Hist. abr. pl. Pyr., p. 50 (1813) et sensu Bentham Cat. pl. Pyr., p. 63 (1826).

Lapeyrouse, dans son Histoire abrégée des plantes des Pyrénées, énumère 12 espèces d'avoines pyrénéennes en utilisant une nomenclature assez déroutante: on y trouve en particulier les *A. sempervirens* Vill. et *setacea* Vill. De toute évidence, le premier binôme s'applique à l'*A. montana* Vill., d'après les localités géographiques mentionnées et parce qu'on ne voit pas dans sa liste quel autre nom il aurait pu donner à cette espèce très fréquente.

Bentham, à la suite de Lapeyrouse, emploie aussi dans son Catalogue (p. 63) le nom d'*A. sempervirens* Vill., mais se demande, par un point d'interrogation, si ce n'est pas plutôt l'*A. sedenensis* DC. donc l'*A. montana*.

Avena montana Vill. var. *teretifolia* Willk. & Lge subvar. *glaucophylla* R. Lit. & Maire, Mem. Soc. Sc. Nat. Maroc IV, I, p. 24 (1924); f. *glaucophylla* (R. Lit. & Maire) Maire, Fl. Afr. Nord II, p. 294 (1953).

Cette sous-variété, réduite plus tard par Maire au rang de forme, a été décrite d'après des spécimens à feuilles glauques provenant de l'Atlas marocain. Nous avons vu au Conservatoire botanique de Genève une de ces plantes, récoltée par de Litardière en 1923 (Hte Vallée de l'acif Ifni). Sa taille et la largeur de ses feuilles rappellent le type diploïde.

La glaucescence des feuilles n'est pas un caractère propre aux *H. montanum* du Maroc; nous avons en culture à l'Institut de botanique des individus complètement glauques, en provenance des Alpes et des Pyrénées, qui pourraient même être utilisés comme graminées ornementales. Nous avons voulu savoir, en semant les graines de trois de ces plantes et en cultivant séparément les plantules obtenues, si le caractère «glauque» se maintenait; nous avons obtenu les résultats suivants, en F₁:

65-1064: 10 plantes glauques obtenues sur 19, soit environ 50 % de plantes glauques
65- 938: 11 plantes glauques obtenues sur 21, soit environ 50 % de plantes glauques
65- 884: 19 plantes glauques obtenues sur 19, soit 100 % de plantes glauques

Tout se passe comme si ces plantes, pratiquement autostériles, avaient été fécondées par les individus non glauques environnants, le caractère «glauque» étant sous la dépendance d'un gène à l'état homozygote chez la plante portant le no 65-884 et à l'état hétérozygote chez les deux autres.

En conclusion, il semble justifié de conserver au rang de forme cette variation mineure, encore que le caractère «glauque» ne soit pas toujours aussi nettement tranché que chez les trois plantes que nous avons étudiées. Il faut toutefois procéder au transfert suivant: *Avena montana* Vill. f. *glaucophylla* (R. Lit. & Maire) Maire Fl. Afr. Nord, p. 294 (1953) devient *Helictotrichon montanum* (Vill.) Henr. f. *glaucophyllum* (Maire) Gervais, comb. nov. Nous avons observé ces individus glauques que chez l'*H. montanum* diploïde (ssp. *montanum*).

Avena montana Vill. var. *teretifolia* Willk. & Lge et var. *planifolia* Willk. & Lge, Prodr. Fl. hisp. I, p. 69 (1869).

Au cours d'une de nos premières publications sur les graminées alpines (GERVAIS 1966), travail où nous faisons mention pour la première fois de la race tétraploïde pyrénéenne de l'*H. montanum*, nous avons émis l'opinion qu'il n'y avait pas de taxons infraspécifiques, décrits chez l'*H. montanum*, qui auraient pu correspondre aux races mises en évidence par la cytologie.

Par la suite, nous avons observé dans nos cultures que les plantes tétraploïdes avaient parfois des feuilles remarquablement larges (Phot. 13), ce qui ne se produisait jamais chez les diploïdes. De même, en herbier, certains individus supposés tétraploïdes d'après leur provenance, avaient des feuilles larges et se trouvaient parfois classés sous la var. *planifolia*. Nous en sommes venu à nous demander si les var. *teretifolia* et *planifolia*, établies par Willkomm et Lange sur le critère de la largeur des feuilles, ne correspondaient pas justement à des états de la plante dus à la polyploïdie. Cela nous est même confirmé par le fait que les trois localités mentionnées par Willkomm pour sa variété *planifolia* (Pegna Blanca, Castaneza, Marboré) couvrent assez bien l'aire du tétraploïde. La var. *teretifolia*, à feuille étroite, est mentionnée d'autre part pour la Sierra Nevada où l'*H. montanum* est diploïde. Les données de la cytologie semblent donc s'accorder assez bien avec les différences morphologiques remarquées chez l'*H. montanum* par Willkomm et Lange.

St-YVES (1931) en qui nous avions peut-être, encore une fois, une confiance trop absolue, était d'avis que les deux variétés décrites par Willkomm et Lange n'étaient que «de simples états temporaires» (p. 390) sans importance systématique. Il avait sans doute raison lui aussi, car ainsi que nous l'avons vu dans notre étude morphologique des races d'*H. montanum*, l'amplitude des variations de la largeur des feuilles chez le tétraploïde est trop importante pour permettre une distinction radicale entre les deux races. Willkomm et Lange avaient été frappés par les différences et St-Yves par les ressemblances.

Nous proposons toutefois d'utiliser la variété *planifolia* déjà décrite par Willkomm et Lange, en l'élevant au rang de sous-espèce, pour désigner la race tétraploïde de l'*H. montanum*; nous aurons ainsi: *Helictotrichon montanum* (Vill.) Henr. ssp. *montanum* = la race diploïde typique; *Helictotrichon montanum* (Vill.) Henr. ssp. *planifolium* (Willk. & Lge) Gervais, comb. et stat. nov., basé sur *Avena montana* Vill. var. *planifolia* Willk. & Lange, Prodr. Fl. hisp. I, p. 69 (1869) = la race tétraploïde.

Le rang de sous-espèce semble convenir parfaitement à la race tétraploïde, caractérisée par une tendance au gigantisme, des feuilles généralement plus larges, des grains de pollen plus gros, une floraison plus tardive et une aire géographique propre.

SYNONYMIE

Helictotrichon montanum (Vill.) Henr. Blumea 3, p. 430 (1940).

Avena montana Vill. Hist. pl. Dauph. II, p. 151 (1787), Mutel Fl. fr. IV, p. 60 (1837).

Avena sedenensis Cl. ap. Lamk & DC. Fl. fr. III, p. 719 (1805), DC. Fl. fr. VI, p. 260 (1815).

Avena sempervirens Vill. sensu Schrader Fl. germ. I, p. 376 (1806) p. p. max.

sensu Lapeyrouse Hist. abr. pl. Pyr., p. 50 (1813)

sensu Roemer & Schultes Syst. veg. II, p. 672 (1817) p. p. max.

sensu Bentham Cat. pl. Pyr., p. 63 (1826) non Vill.

Arrhenatherum montanum (Vill.) Potz. Engler bot. Jahrb. 75, p. 329 (1951).

Arrhenatherum sedenense (Cl. ap. DC.) Breistr. Bull. Soc. bot. Fr. 89^e Session extraord., p. 65 (1963).

DESCRIPTION

Plante vivace cespiteuse (Planche I) à feuilles un peu raides, hautes de 10 à 25 cm, larges de 2 à 4,5 mm, glabres ou possédant quelques poils vers la base, scabres à la marge, d'abord enroulées puis planes et même convexes et de nouveau enroulées en se desséchant, vertes et luisantes à la face inférieure, d'un

vert $\pm$ grisâtre à la face supérieure; celle-ci profondément cannelée et recouverte de minuscules écailles surtout sur les angles des cannelures; coupe transversale de la feuille présentant des piliers de sclérenchyme vis-à-vis des faisceaux libéro-ligneux; vieilles feuilles plus ou moins persistantes de même que les gaines qui forment des manchons d'un blanc-beige ou gris clair. Gainés glabres ou un peu pubescentes, fendues vers le haut mais entières et onguiculées dans leur partie inférieure. Ligule très courte (1 mm), ciliée au sommet. Tiges de 30 à 90 cm de hauteur; feuille culmaire supérieure de 0,9 à 5 cm de longueur, panicules de 5 à 15 cm de longueur, contractées, ouvertes à l'anthèse puis contractées de nouveau. Epillets longs de 7 à 12 mm, ayant ordinairement 3 fleurs (parfois 4), la dernière étant rudimentaire, toutes articulées et se détachant à maturité, dépassant de peu les glumes inégales. Rachis et base des lemma très velus; ceux-ci échancrés-bimucronés et portant vers le milieu du dos une arête subcylindrique genouillée, tordue. Caryopse de 3 à 4 mm de longueur, hispide au sommet.

ssp. *planifolium* (Willk. & Lge) Gervais feuilles de 3 à 7 mm de largeur
f. *glaucophyllum* (Maire) Gervais feuilles entièrement glauques.

2) HELICTOTRICHON DECORUM (JANKA) HENR.

Cette espèce est reconnaissable à ses feuilles longues et larges dont les limbes, glauques à la face supérieure et d'un vert brillant à la face inférieure, sont généralement plan-convexes et plus ou moins involutés à la marge. Elle se rapproche de l'*H. montanum* par sa structure foliaire, sans lui ressembler extérieurement, et se trouve classée avec cette dernière dans le sous-genre *Archavenastrum* en compagnie d'espèces asiatiques et africaines. L'*H. decorum* est un endémique des montagnes de Transylvanie (Siebenbürgen) et semble particulièrement abondant dans la région de Turda (près de Cluj, Roumanie) d'où provient la majeure partie des spécimens d'herbier que nous avons examinés. Le spécimen de Sibérie cité par St-Yves (Herb. Fl. ross. a Mus. bot. Acad. Petrop. No 1398: Sibérie, près de Minussinsk) appartient d'après Holub à l'*H. desertorum*, à en juger par les exsiccata en sa possession (voir HOLUB 1962 b, p. 160).

Nous avons pu trouver dans un travail de HOOISAN (1965) sur la végétation calcicole des Cheile (= gorges) Fenesului, formés par les massifs de Dîmbau et de Corabia, au sud-ouest des Monts de Trascau, un certain nombre de renseignements sur l'écologie de l'*H. decorum* et sur les associations dans lesquelles on le rencontre.

L'espèce est calcicole et préfère les éboulis grossiers en exposition sud, entre 700 et 1250 m. Dans l'*Avenastretum decori*, association des versants sud, l'avoine occupe à elle seule la plus grande partie de la surface, mais se retrouve aussi avec plus ou moins d'abondance dans le *Festucetum glaucae*, le *Seslerietum rigidae* et le *Poetum nemoralis coarctatae*.

MITOSE ET MÉIOSE

Le nombre chromosomique de cette espèce ($2n = 14$) a été compté pour la première fois par de LITAROÏÈRE (1950) sur du matériel reçu du Jardin botanique de Cluj. Nos résultats, portant sur trois individus, sont identiques sauf que nous avons trouvé chez l'une de nos plantes un petit chromosome B.

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
66-284	ROUMANIE Transylvanie, distr. Aiud. rochers calc. des Cheile Aiudului, entre Poiana et Valisoara. Leg. I. Gergely	900 m	7 + 0 à 1B	14 + 1B

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
66-765	HONGRIE? Provenance non précisée. Leg. Hort. bot. & Lab. geobot. Acad. Sc. hung.	—	—	14
68-534	ROUMANIE Cheile Rimetului (Aiud). Leg. St. Suteu, Radu Marin	—	7	—

Les chromosomes mitotiques de l'*H. decorum* (Fig. 20), observés sur des méristèmes radiculaires, possèdent des centromères médians ou sub-médians et nous n'y avons pas rencontré de satellites ni de constriction secondaires nettement reconnaissables.

Nous avons consacré davantage de temps à l'étude de la méiose en raison de l'intérêt que présentait le comportement du petit chromosome B aux anaphases I et II, chez la plante des Cheile Aiudului. Les résultats de ces observations sont présentés dans notre chapitre sur les chromosomes B. Nous avons constaté par ailleurs que les différentes étapes de la méiose se déroulaient normalement; les Figures 21 à 23 représentent la métaphase I, des fins d'anaphase I et II. Le pollen contenait occasionnellement des grains soudés deux à deux, d'autres un peu plus petits que des grains normaux ou encore, plus rarement, des grains très petits, ce qui laisse supposer que certaines irrégularités méiotiques, peut-être difficiles à déceler, se produisent tout de même; ceci chez la plante des Cheile Aiudului.

L'*H. decorum* étant une espèce endémique, ne présentant pas, en l'absence de races chromosomiques, de problèmes de génétique ou de distribution géographique particuliers, nous donnerons simplement une description de la plante, basée sur les individus que nous avons en culture et sur les spécimens d'herbier dont nous avons pu disposer.

SYNONYMIE

Nous reprenons ici la synonymie présentée dans le Conspectul Florei Romaniei de Grecescu (1898), sans la vérifier mais en corrigeant quelques petites erreurs évidentes.

Helictotrichon decorum (Janka) Henr. Blumea 3, p. 430 (1940).

Avena decora Janka Termész. rajz. Füzetek VIII, p. 28 (1884).

Heuffelia convoluta Schur Enum. pl. transs., p. 763 (1866).

Avena coronensis Schur olim.

Avena sempervirens Baumg. Enum. stirp. Transs. III, p. 260 (1816) et Auct. transs. plurim., non Vill.

Avena Besseri Schur. Oest. bot. Zeit., p. 73 (1860), non Griseb.

Avena Parlatores Fuss Fl. Transs., p. 726 (1866), non Woods.

DESCRIPTION

Plante vivace cespiteuse (Planche II) dont les touffes sont constituées de feuilles desséchées-convolutées et de feuilles vertes de l'année; celles-ci hautes de 30 à 50 cm, larges de 4 à 7 mm, planes ou même convexes avec des marges très scabres s'involuant, les plus jeunes dressées, les autres plus ou moins retombantes et présentant des torsions; face inférieure glabre, luisante, d'un vert gai; face supérieure glauque, très rude, profondément striée; coupe transversale présentant vis-à-vis des nervures des piliers

de sclérenchyme non reliés entre eux du côté de l'épiderme inférieur par un tapis de sclérenchyme. Gaines glabres, pubescentes à leur entrée ou finement pubescentes sur toute leur surface, d'un rouge violacé au début mais devenant jaunâtres ou blanchâtres par la suite. Tiges de 0,6 à 1 m de hauteur; feuille culmaire supérieure assez longue (8-12 cm), dressée, plane ou pliée en deux; ligule très courte c. 0,5 mm, entièrement garnie de poils au sommet. Panicules de 10-15 cm de longueur, à rameaux longs, fins, $\pm$ flexueux. Epillets de 10 à 14 mm de longueur, portant 3 à 4 fleurs (la dernière avortée) aristées, toutes articulées et décidues dépassant un peu les glumes jaunâtres ou violacées. Lemma de la fleur inférieure mesurant 8 à 10 mm de longueur, souvent violacé à la base, se terminant par 2 pointes soutendues par les nervures qui se continuent jusqu'à l'extrémité du lemma; poils du callus atteignant $\frac{1}{5}$ à $\frac{1}{4}$ de la longueur du lemma. Caryopse d'environ 4 mm de longueur, velu au sommet.

3) HELICTOTRICHON SEMPERVIRENS (VILL.) PILGER

L'Helictotrichon sempervirens est une espèce de l'étage subalpin ou montagnard supérieur, confinée à la partie sud des Alpes (Hautes- et Basses-Alpes, Alpes-Maritimes, Piémont) où elle a donné son nom à une alliance des pelouses écorchées, l'*Avenion sempervirentis* définie par BARBERO (1968). Cette espèce remarquable, de grande taille, formant de grosses touffes par ses feuilles basilaires raides et d'un beau vert cendré, colonise des terrains calcaires rocaillieux, les éboulis fixés et croît entre 1300 et 2500 m d'altitude.

POIRION (1960) qui a observé des peuplements importants de cette espèce dans les Préalpes de la Côte d'Azur nous donne les indications suivantes: «L'écologie de notre Avoine est, dans les Préalpes, caractérisée par deux facteurs principaux. Elle pousse sur un sol essentiellement pierrenx souvent karstique, constitué par des roches jurassiques calcaires plus ou moins dolomitiques, très sec en été. D'autre part, la plante est héliophile et ne se trouve jamais à l'ombre des forêts voisines. Lumière, sécheresse et chaleur de l'été lui font rechercher l'adret des chaînes qui sont presque toutes orientées Est-Ouest. Cependant elle ne se trouve que dans des stations assez bien enneigées l'hiver.» L'auteur considère aussi les zones occupées par cette avoine (sauf les escarpements) comme des formations dégradées à la suite de l'action de l'homme qui favorise l'extension de cette plante rare et nuisible au détriment de la forêt et des pâturages.

De Candolle, Parlato et Bubani l'indiquaient pour les Pyrénées et beaucoup d'auteurs les ont suivis en ajoutant «à retrouver». Nous connaissons très mal nous-même la flore des Pyrénées, mais l'étude de la synonymie et du cheminement de la pensée des auteurs anciens nous inclinent à penser que l'*H. sempervirens* a été confondu avec des espèces du groupe de l'*H. filifolium* (Lag.) Henr. sensu lato, rencontrée dans les Pyrénées, du moins du côté espagnol. Les auteurs modernes qui connaissent bien les plantes pyrénéennes, par exemple GAUSSEN ET LEBRUN (1961), croient que la présence de l'*H. sempervirens* y est très douteuse. Nous reviendrons d'ailleurs sur cette question un peu plus loin.

NOMBRES CHROMOSOMIQUES CHEZ L'H. SEMPERVIRENS

Le nombre chromosomique de l'*H. sempervirens* a été compté pour la première fois par de LITARDIÈRE (1950). La plante étudiée, en provenance de Lus-la-Croix-Haute (Drôme) et désignée sous le nom d'*Av. sempervirens* Vill. ssp. *eu-sempervirens* Breistr., se révéla hexaploïde avec $2n = 42$ chromosomes. C'est aussi le nombre que nous avons trouvé chez les 7 individus que nous avons en culture.

Récemment, TOMBAL (1968) rapportait le nombre $n = 14$ pour un *H. sempervirens* récolté dans les Alpes-Maritimes, au Col de Bleine. A ce propos, une de nos plantes vient précisément de cet endroit; nous l'avons obtenue à partir de graines offertes dans l'Index seminum de la Station alpine du Lautaret. Nous ignorons si la plante de Tombal provient de la même source, mais la nôtre est en tout cas de l'*H. sempervirens* typique autant par son aspect que par son nombre chromosomique $2n = 42$.

Nous ne savons rien malheureusement du phénotype de la plante de Tombal, mais il n'est pas impossible que deux races, l'une tétraploïde et l'autre hexaploïde, soient partiellement sympatriques. Cela pourrait éclairer le problème de l'origine de l'avoine hexaploïde, mais l'importance même de cette question demande une confirmation: existe-t-il réellement au Col de Bleine (et ailleurs) deux types chromosomiques d'*H. sempervirens*?

Tombal, d'autre part, tire de son comptage des conclusions qui ne sont pas tout à fait exactes: il place l'*H. sempervirens* parmi les espèces ayant «deux types chromosomiques – un diploïde et un tétraploïde – auxquels correspondent deux écotypes distincts» l.c., p. 10; pour ce faire, il met son comptage tétraploïde en parallèle avec un comptage diploïde réalisé par de LITARDIÈRE (1950). L'auteur aurait dû préciser que ce comptage diploïde se rapportait, selon la terminologie employée par de Litardière, à l'*Av. sempervirens* Vill. ssp. *setacea* (Vill.) Breistr.; or, la plupart des botanistes considèrent ce taxon comme une bonne espèce, sous le nom d'*Avena setacea* Vill. De plus, Tombal aurait dû tenir compte d'abord et avant tout du nombre hexaploïde $2n = 42$ rapporté aussi dans le travail de de Litardière pour l'*Av. sempervirens* ssp. *eu-sempervirens* Breistr.

TÉMOIN	PROVENANCE	ALTITUDE	n	2n
59-1256	Alpes-Maritimes, Col de Turini Leg. Prof. C. Favarger	1600 m	21 + 0 à 5B	42 + 5B
65-231	Alpes-Maritimes, Authion Leg. Prof. C. Favarger	1850 m	—	42
68-1101	Alpes-Maritimes, Col de Bleine, près de Thorens Leg. R. Ruffier-Lanche	—	—	42
62-322	Htes-Alpes, région du Lautaret, Pont de l'Alp Leg. R. Ruffier-Lanche	1800 m	21	42
66-442	Htes-Alpes, Col du Noyer, éboulis calcaires Leg. Lab. Recherches sur les Plantes fourragères (Versailles)	1400 m	21	—
66-444	Htes-Alpes, Col de Gleize, près de Gap Leg. Lab. Recherches sur les Plantes fourragères (Versailles)	1350 m	21	—
69-1118	Htes-Alpes, La Roche de Rame Leg. Lab. Recherches sur les Plantes fourragères (Versailles)	—	—	42 + 1B

Rectification: Au cours d'une note préliminaire (GERVAIS 1966), nous avons mentionné dans un Tableau de nombres chromosomiques, p. 90, un *H. sempervirens* venant de Grèce, ayant $2n = 42 + 1B$. Cela résulte selon toute probabilité d'une confusion entre sachets de graines et cette plante (No 65-551 de nos cultures) provient sans doute des Alpes françaises.

MITOSE

Nous n'avons rien observé de particulier au cours du déroulement de la mitose chez l'*H. sempervirens* si l'on excepte la présence occasionnelle de chromosomes B. Les 42 chromosomes (Fig. 24) sont métacentriques ou submétacentriques et nous n'avons pas vu de satellites sauf sur des chromosomes «au naturel», non raccourcis par la colchicine, à la mitose pollinique (Fig. 32). Nous avons essayé d'établir le caryogramme de l'*H. sempervirens*, en nous aidant de quelques bonnes métaphases aux chromosomes assez raccourcis et disposés à plat, dans l'espoir de mettre en évidence une hétérogénéité ou une démarcation entre deux groupes de chromosomes. Si les chromosomes les plus courts, comparés aux plus longs, n'atteignent que les $\frac{2}{3}$ de ces derniers, nous avons constaté en revanche qu'on passe d'un extrême à l'autre par une série graduelle de dimensions de sorte qu'il n'est pas possible d'isoler chez l'*H.*

sempervirens quelque génome ancestral de grands ou de petits chromosomes, à supposer que l'espèce soit un allopolyploïde.

MÉIOSE

L'étude des tissus staminaux de quatre individus d'*H. sempervirens* sur les sept que nous possédons, nous a permis d'observer plusieurs stades de la méiose: la diacinèse (Fig. 25), la métaphase I (Fig. 26, 27), l'anaphase I (Fig. 28, 29), etc.

Nous avons supposé, à la suite de l'observation de mitoses polliniques anormales chez un *H. sempervirens* du Col de Turini (GERVAIS 1966), que le comportement méiotique de cet individu, sinon de tous les *H. sempervirens*, devait être perturbé par la présence de multivalents. C'est pourquoi notre étude de la méiose s'est attachée avant tout à répondre à cette question.

Nous avons de fait trouvé, tel qu'attendu, chez la plante du Col de Turini et chez les trois autres individus étudiés, un pourcentage de multivalents assez important. Le nombre de cellules-mères possédant des multivalents n'était pas aussi élevé que chez l'*H. montanum* tétraploïde mais, à défaut de statistiques, disons que ces cellules n'étaient pas rares. Quant à la proportion, plus faible aussi, de chromosomes impliqués par cellule-mère dans la construction de multivalents, on peut s'en faire une idée par le Tableau VI.

TÉMOIN	UNIVALENTS	BIVALENTS	TRIV.	TETRAV.	PENTAV.	HEXAV.	CHR. B	FIG.
62-322	—	19	—	1	—	—	—	—
	—	14	—	2	—	1	—	25
	—	13	—	1	—	2	—	—
66-442	—	16	—	1	—	1	—	—
	—	16	—	1	—	1	—	—
	—	19	—	1	—	—	—	—
	—	19	—	1	—	—	—	—
66-444	—	18	—	—	—	1	—	27
	—	14	—	2	—	1	—	—
59-1256	—	10	—	4	—	1	5	—

NOMARE ET TYPES DE MULTIVALENTS CHEZ 10 CELLULES-MÈRES D'*H. sempervirens*
Tableau VI

Il est particulièrement intéressant de constater la présence d'un ou même de deux hexavalents dans 7 cellules-mères sur les 10 analysées dans le tableau. Quant aux tétravalents, ils sont encore plus nombreux et nous discuterons plus loin du sens qu'il convient d'attribuer à leur présence.

Si nous avons eu assez de peine, chez cette plante hexaploïde, à trouver des cellules où il était possible de faire le partage, sans trop de risques d'erreur, entre les bivalents et les divers types de multivalents, nous avons observé souvent en revanche dans d'autres cellules, à côté de chromosomes emmêlés, des hexavalents facilement reconnaissables à leur forme qui rappelle vaguement une agrafe (Phot. 14 à 16). C'est dire que notre tableau représente un faible échantillonnage sans grande valeur statistique et que les cellules avec des multivalents sont plus fréquentes que le tableau ne le laisse paraître.

Signalons enfin, pour clore la liste de nos observations sur la méiose de l'*H. sempervirens*, plusieurs types d'anomalies que nous avons pu apercevoir. Nous nous bornerons ici à les énumérer rapidement puisque nous consacrons un chapitre particulier à la description de ces diverses irrégularités, plus ou moins fréquentes chez les avoines.

Nous avons observé d'abord, au pachytène, des phénomènes de cytomixie et de «chromatin extrusion» puis, à la métaphase I, nous avons constaté la présence de syncytia dans une étamine de la plante du Col de Turini. Ces cellules géantes (Phot. 17) comportaient des chromosomes trop emmêlés pour qu'on puisse les compter et on peut se demander d'autre part si elles auraient pu se diviser normalement et produire du pollen, ce qui semble douteux.

L'anaphase I, malgré la présence de multivalents, était le plus souvent régulière et les divisions inégales (Fig. 29) peu fréquentes. En revanche, nous avons observé à maintes reprises des chromosomes en retard (Fig. 31) ce qui peut conduire aussi, par leur élimination sous forme de micronucléi, à la production de pollen anormal. Les Figures 29 et 30 montrent encore des ponts anaphasiques avec élimination de fragments acentriques. La présence, à proximité, de nombreux chromosomes B qui stationnent à l'équateur cellulaire, cherchant à se scinder en chromatides ou qui se séparent après avoir formé des paires, prête peut-être à confusion. Notons en dernier lieu que l'on rencontre aussi chez l'*H. sempervirens*, toujours au stade où les tétrades viennent de se défaire en grains de pollen indépendants, de ces cellules géantes dont nous avons déjà parlé à propos de l'*H. montanum*. Nous essayons d'en expliquer l'origine dans notre chapitre sur les anomalies.

Comme nous l'avions déjà mentionné dans notre note de 1966, on rencontre chez l'*H. sempervirens* des mitoses polliniques aberrantes: la Figure 32 nous fait voir 22 chromosomes A, un chromosome B et une structure en forme de croix que nous ne pouvons expliquer; la Figure 33 nous montre 23 chromosomes A et 3 chromosomes B; la Figure 34 laisse une certaine part à l'interprétation, mais on y dénombre au moins 28 chromosomes A et 6 chromosomes B. Un tel nombre de chromosomes A en surplus (7 de plus que le nombre normal 21) nous permet presque de supposer, pour l'expliquer, l'existence de mécanismes autres que la séparation inégale des chromosomes des multivalents. La Figure 35 enfin, représente une mitose pollinique normale à 21 chromosomes (+ 3B).

Les diverses irrégularités méiotiques (si on peut appeler ainsi les multivalents ou les ponts anaphasiques) que nous venons de passer en revue devraient se traduire par la formation de pollen plus ou moins anormal. C'est ce que nous avons constaté en effet dans certaines étamines où le diamètre des grains de pollen variait du simple au double; dans d'autres étamines par contre le pollen était dans l'ensemble normal. Il existe sous ce rapport des variations entre les individus, entre les panicules ou entre les fleurs d'un épillet. Encore faut-il se demander si la fréquence de certaines anomalies n'est pas due en grande partie à la transplantation de nos avoines dans un milieu qui n'est pas le leur. Il faudrait pour pouvoir répondre à toutes ces questions entreprendre des recherches et des expérimentations minutieuses qui ne sont pas actuellement de notre ressort.

NOMENCLATURE

L'*H. sempervirens* (Vill.) Pilger ou, pour reprendre la terminologie en usage dans le passé, l'*Avena sempervirens* Vill., est une espèce qui a été mal comprise par plusieurs anciens botanistes, ce qui a donné lieu à une grande confusion dans la nomenclature. Nous n'avons pas étudié à fond toute la question, mais nous espérons que notre travail apportera quelque lumière sur ce sujet.

La description de l'*Avena sempervirens* remonte à Villars; on la trouve dans son «Prospectus de l'histoire des plantes du Dauphiné», p. 17, publié en 1779. Cette première description est reprise plus tard, en 1785, dans la «Flora Delphinalis» (œuvre de Villars insérée par Gilibert dans le premier volume de son édition du *Systema plantarum* de Linné) puis dans l'«Histoire des plantes du Dauphiné» II, p. 140 (1787), où la diagnose est suivie d'une description plus détaillée en français et s'accompagne d'une gravure. Cette gravure, sans doute, ne nous permet pas de distinguer des caractères aussi importants que le type de ligule, mais on y reconnaît bien l'*A. sempervirens* d'autant plus que l'*A. setacea*, espèce très voisine, est figurée sur la même planche et nous permet de constater que Villars avait bien compris ce groupe.

Mutel, qui a vu des échantillons d'*A. sempervirens* dans l'herbier de Villars et connaissait très bien lui-même cette espèce, en précise la description (Fl. fr. IV, p. 61-2, 1837) et confirme l'exactitude de celle de Villars.

D'autre part, ST-YVES (1931) nous dit avoir examiné dans l'herbier De Candolle un spécimen d'*A. sempervirens*, déterminé par De Candolle lui-même (étiquette écrite de sa main) et conclut à l'identité de l'*A. sempervirens* sensu DC avec la plante de Villars. Nous avons vu aussi ce spécimen au Conservatoire botanique de Genève et la plante, sans indication de provenance, est apparemment en effet de l'authentique *A. sempervirens* Vill. Nous croyons cependant que De Candolle, tout en connaissant la plante de Villars, avait aussi reçu (peut-être de Ramond qu'il remercie expressément dans l'introduction de la Flore française) des plantes pyrénéennes appartenant à l'*H. cantabricum* qu'il a pu assimiler par erreur au taxon alpin.

Cette hypothèse nous semble confirmée par l'exégèse du texte de Parlatore, Fl. ital. I, p. 277 (1848), relatif à son *A. striata* Lamk. Cette espèce (au sens de Parlatore) est basée exclusivement sur des plantes des Monts Cantabres que Parlatore a reçues de Bubani et sur des spécimens pyrénéens d'*A. sempervirens* que Parlatore a vus dans l'herbier de De Candolle.

Les échantillons de Bubani se rapportent certainement à l'*A. cantabrica* Lag. et si Parlatore leur adjoint des *A. sempervirens* pyrénéens de De Candolle, c'est qu'il devait exister entre ces échantillons une certaine ressemblance. A notre avis, l'*A. striata* de Parlatore est synonyme de l'*A. cantabrica* Lag. et les échantillons pyrénéens d'*A. sempervirens* de De Candolle sont probablement aussi en réalité de l'*A. cantabrica*.

Nous comprenons mal que Rouy écrive dans sa Flore de France XIV, p. 130, à propos de l'*A. sempervirens* Vill.: «Indiqué dans les Pyrénées par De Candolle, Parlatore et Bubani; à retrouver.» De même Husnot Descr. gram., p. 40 (1896), parlant de l'*A. sempervirens* Vill. écrit: «Parlatore (Fl. it., p. 278) dit en avoir vu des échantillons dans l'herbier de De Candolle et que Bubani l'a récoltée dans les Pyrénées occidentales à Ascoin, dans le Mont Azcorde.» Rouy et Husnot, se fiant à la synonymie donnée par Parlatore, ont donc pensé que son *A. striata* Lamk désignait l'*A. sempervirens* Vill., ce qui nous semble une interprétation erronée des faits. Comme nous le verrons plus loin, le véritable *A. sempervirens* Vill. dans le travail de Parlatore porte le nom d'*A. Notarisii*.

Le démêlé séculaire à propos de la présence de l'*A. sempervirens* Vill. dans les Pyrénées trouve peut-être ici son explication la plus vraisemblable.

Nous nous proposons d'énumérer dans la liste qui suit quelques synonymes de l'*H. sempervirens* et de clarifier aussi un certain nombre de fausses interprétations relatives à cette espèce. Host, Schrader, Lapeyrouse, Roemer & Schultes, Besser, Benthams, Ledebour, Koch, Parlatore, Cesati Passerini & Gibelli, pour nommer ceux dont nous avons pu consulter les ouvrages, ont utilisé en effet le binôme de Villars pour désigner des plantes différentes de la sienne, croyant sans doute tout simplement corriger ou compléter sa description princeps ou étendre son aire géographique.

Ces confusions s'expliquent très facilement: la conformation de la ligule, caractère très important, n'avait pas été précisée par Villars ni même par De Candolle dans ses premières descriptions de l'*A. sempervirens*. De Candolle toutefois, mentionne dans son Supplément, Fl. fr. VI, p. 260 (1815), à propos de l'*A. sedenensis*, pour distinguer cette dernière espèce, que «dans l'*A. sempervirens* l'entrée de la gaine des feuilles est munie d'une houppe de poils qui tient lieu de languette», ce qui n'est d'ailleurs pas tout à fait exact. Autre source d'erreur, les indications géographiques de De Candolle relatives à la présence d'*A. sempervirens* dans les Pyrénées, ont conduit certains botanistes à rapprocher de l'*A. sempervirens* DC. (ou de l'un de ses synonymes *A. fallax* R. & S., *A. striata* Lamk.) différentes espèces du groupe *filifolia* Lag.

Avena striata Lamark, Encycl. meth. I, p. 332 (1783)

L'*A. striata* Lamk., interprété plus tard de diverses façons par Koch, Parlatore et St-Yves lui-même, nous paraît être un synonyme certain de l'*A. sempervirens* Vill. et de l'*A. sempervirens* DC. (si on en exclut les spécimens pyrénéens). Il est fait mention de cette synonymie dans la troisième édition de la Flore française de Lamark et De Candolle, Vol. III, p. 35 (1805). Puisque ces auteurs connaissaient évidemment les plantes qu'ils avaient eux-mêmes décrites, il semble superflu de se demander si cette synonymie est juste! De plus, la description primitive de Lamark est assez claire: on ne rencontre pas en effet au Dauphiné, quelque autre espèce d'avoine haute de 3 à 4 pieds qui posséderait des feuilles glauques, étroites, raides, striées intérieurement, etc. Lamark lui-même ajoute après sa diagnose: «An *Avena sempervirens* Vilar. Prospect. 17.»

Avena sempervirens Vill. sensu Host, Icones descrip. gram. austr. III, p. 28, t. 41 (1805)

Cette plante mentionnée par Host pour les Breineralpen, décrite comme ayant une ligule oblongue et représentée par une gravure magnifique, est sans aucun doute possible l'*H. Parlatoei* (Woods) Pilger selon la terminologie moderne. Beaucoup d'auteurs ont suivi Host dans son acception de l'*A. sempervirens*.

Avena sempervirens Vill. sensu Schrader, Fl. germ., p. 376 (1806)

L'*A. sempervirens*, au sens de Schrader, comme nous l'avons déjà constaté (p. 36), englobe dans une définition élastique, à la fois la plante de Host et l'*A. montana* de Villars. C'est donc un nomen confusum.

Avena sempervirens Vill. sensu Lapeyrouse, Hist. abr. pl. Pyr., p. 50 (1813) et

Avena sempervirens Vill. sensu Bentham, Cat. pl. ind. Pyr., p. 63 (1826)

Nous avons déjà vu (p. 36), que ces deux plantes correspondent à l'*H. montanum* (Vill.) Henr.

Avena sempervirens Vill. sensu Roemer & Schultes, Syst. veg. II, p. 671 (1817)

Roemer & Schultes s'en tiennent à la description de l'*A. sempervirens* de Schrader, comme nous l'avons écrit (p. 36). Leur *A. sempervirens* est donc aussi un nomen confusum puisqu'il recouvre deux espèces.

Avena fallax Roemer & Schultes, Syst. veg. II, p. 672 (1817)

Ayant attribué à l'*A. sempervirens* Vill. une signification différente de celle de l'*A. sempervirens* DC., ce en quoi ils n'avaient pas tout à fait tort, Roemer & Schultes se voient obligés de créer leur *A. fallax* pour remplacer l'*A. sempervirens* DC. et ne pas faire double emploi d'une même épithète. L'*A. fallax* R. & S. semble donc fondé uniquement sur un jeu de nomenclature et le type de cette plante n'est autre chose que l'*A. sempervirens* de De Candolle. Ainsi que nous l'avons écrit précédemment, nous croyons que l'*A. sempervirens* de De Candolle correspond à l'*A. sempervirens* de Villars sauf ses spécimens pyrénéens qui appartiennent d'après nous à l'*A. cantabrica* Lag. L'*A. fallax* de Roemer & Schultes conserve donc les mêmes ambiguïtés que l'*A. sempervirens* DC. ce qui a pu justifier HACKEL (1877), WILLKOMM (1893) et ST-YVES (1931) d'utiliser le nom d'*A. fallax* R. & S. pour désigner des plantes du groupe *filifolia-cantabrica*.

Avena sempervirens Host sensu Besser Enum. pl. Volh., p. 6 (1822), et

Avena sempervirens Vill. sensu Ledebour Fl. altaica, p. 89 (1829)

Besser utilise le nom d'*A. sempervirens*, emprunté à Host, pour désigner une plante de Podolie décrite plus tard par Grisebach (in Ledeb. Fl. ross. IV, p. 415, 1853) sous le nom d'*A. Besseri* et incorporée par HOLUB (1962b) à l'*H. desertorum* (Less.) Nevskij. Quant au taxon décrit par Ledebour, l'Index Kewensis le donne aussi comme synonyme de l'*H. desertorum*, mais nous ne connaissons pas assez bien les plantes de ce groupe pour juger du bien-fondé de cette synonymie.

Avena sempervirens Vill. sensu Koch Syn. fl. germ. helv., p. 796 (1838) et

Avena sempervirens Vill. sensu Koch Syn. fl. germ. helv. II, p. 919 (1844)

Koch mentionne dans la première édition de son Synopsis un *A. sempervirens* Vill. pour la Styrie et le Tyrol du Sud; il s'agit sans doute de l'*A. sempervirens* de Host (donc de l'*H. Parlatoei*), mais l'auteur ne fait pas mention de la forme des ligules et adjoint même à cette espèce l'*A. sedenensis* comme variété. Nous retrouvons là en somme l'*A. sempervirens* sensu Schrader dont Koch s'est probablement inspiré.

Dans la seconde édition, parue un peu plus tard, l'*A. sempervirens* Vill. occupe toujours la place de l'actuel *H. Parlatoarei*, mais cette fois Koch signale qu'il se distingue des *A. fallax*, *sempervirens* DC. et *sedensis* par sa ligule oblongue; il ajoute aussi, dans la distribution géographique, les Alpes bavaïses et la Carniole. La nouvelle description de Koch s'est donc précisée et débarrassée de certaines erreurs et est pleinement synonyme de celle de Host.

L'*A. striata* Lamk, mis en synonymie de l'*A. sempervirens* dans la première édition du Synopsis de Koch, est considéré dans la seconde comme une bonne espèce. La plante que Koch décrit sous ce nom d'*A. striata* provient de l'île de Lossino (au sud de l'Istrie) où elle a été recueillie par Tommasini; elle correspond certainement à l'*H. convolutum* (Presl) Henr. Nous possédons en effet dans l'Herbier de l'Institut de botanique de Neuchâtel deux de ces récoltes de Tommasini et c'est bien de l'*H. convolutum*. L'*A. striata* de Koch est aussi indiqué par Boissier Fl. orient. V, p. 545 (1884), comme synonyme d'*A. convoluta* Presl.

Avena sempervirens Vill. sensu Parlatoarei Fl. ital. I, p. 276 (1848)

Parlatore, dans le premier volume de sa «Flora italiana» (1848), entièrement consacré aux graminées, partage l'opinion de Host et décrit lui aussi, sous le nom d'*A. sempervirens* Vill. (non DC.), l'espèce qui sera appelée précisément *A. Parlatoarei* par Woods. La description de Parlatore, p. 276, est exacte et les localités géographiques qu'il indique (Alpes de Tende, Mont-Cenis, Monte Codeno près du lac de Côme, Monte Baldo, etc.) correspondent bien à la distribution géographique de cette espèce, en Italie.

Toutefois, un détail dans les observations qui font suite à cette description nous laisse perplexe: Parlatore nous dit avoir reçu de Verlot un *A. sempervirens*, identique à ceux d'Italie (à ligule longue) et provenant du Mont Célize, près de Gap; il en conclut que cette espèce est bien l'*A. sempervirens* de Villars qui l'indique justement pour le Gapençais. Parlatore s'est-il trompé ou rencontre-t-on réellement l'*H. Parlatoarei* au Mont Célize? Cela importe assez peu, au fond, parce que le véritable *A. sempervirens* de Villars est pour le moins présent également dans cette région. Parlatore lui-même ajoute dans ses observations, qu'il a reçu aussi de Jordan un *A. sempervirens* à ligule courte, provenant du Mont Aurouse (près de Gap aussi). Cette deuxième plante n'embarrasse pas pour autant Parlatore qui l'incorpore tout simplement à son *A. Notarisii*. Nous avons là une indication intéressante sur la nature de l'*A. Notarisii* dont nous parlerons maintenant.

Avena Notarisii Parl. Fl. ital. I, p. 279 (1848)

Parlatore, croyant que l'*A. striata* Lamk (ou *sempervirens* DC. ou *fallax* R. & S.) est une espèce pyrénéenne (connue aujourd'hui sous le nom d'*H. cantabricum*), convaincu aussi de l'identité de l'*A. sempervirens* Vill. avec l'espèce à ligule longue (*H. Parlatoarei*) qu'il a vue en Italie et peut-être reçue du Mont Célize, se voit contraint de trouver un nom inédit pour l'espèce à ligule courte des Alpes ligures et du Mont Aurouse, d'où son *A. Notarisii* qui, dans sa Flore, occupe simplement la place du véritable *A. sempervirens* de Villars.

Que l'*A. Notarisii* représente d'après GOLA (1912), ASCHERSON & GRAEBNER (1898-1902), ROUY (1913), FIORI (1923-25), ST-YVES (1931) une forme ou une variété particulière de l'*A. sempervirens* Vill., à feuille culmaire plane, etc. nous le voulons bien, mais il nous semble que ce sont là des notions surajoutées à l'idée beaucoup plus simple de Parlatore. La source de ces erreurs vient encore une fois d'une fausse interprétation de l'*A. striata* Lamk sensu Parlatore que Gola, Ascherson & Graebner, Rouy, Fiori et St-Yves ont pris pour l'*A. sempervirens* Vill.; dans ce cas l'*A. Notarisii*, juxtaposé à l'*A. striata*, ne peut devenir en effet, pour ces auteurs, qu'une forme ou une variété. Nous croyons que Parlatore a su distinguer par ses trois espèces (*A. sempervirens* Vill. *A. striata* Lamk et *A. Notarisii*) trois groupes réels mais que sa terminologie seule est fautive; Parlatore aurait dû créer pour la première un nom nouveau (ce que Woods a fait deux ans plus tard) et appeler les deux autres respectivement *A. cantabrica* Lag et *A. sempervirens* Vill.

Avena sempervirens Vill. sensu Cesati, Passerini & Gibelli Comp. Fl. it. I, p. 62 (1884)

Ces auteurs utilisent le nom d'*A. sempervirens* Vill. pour désigner l'avoine à ligule longue (= *A. Parlatoarei* Woods) et le nom d'*A. Notarisii* pour la plante à ligule courte des Alpes ligures, c'est-à-dire le vrai *A. sempervirens* Vill. Ils s'en tiennent donc à la terminologie de Parlatoare qu'ils ont bien comprise; le fait qu'ils ne mentionnent pas l'*A. striata* Lamk (sensu Parlatoare) prouve une fois de plus que cette dernière espèce désignait bien pour ces auteurs, comme nous l'avons expliqué, uniquement des plantes pyrénéennes assimilables à l'*A. cantabrica*.

SYNONYMIE

Helictotrichon sempervirens (Vill.) Pilger Fedde Rep. Spec. nov. Reg. Vegt., 45 p. 7 (1938).

Avena sempervirens Vill. Prosp., p. 17 (1779), Fl. delph., p. 10 (1785), Hist. pl. Dauph. II, p. 140 (1787). DC. Fl. fr. III, p. 35 (1805 et 1815) p. p. max., spec. pyrenaic. exclusis. Mutel Fl. fr. IV, p. 61 (1837). Non Host Gram. austr. III, p. 28 (1805) nec Schrader Fl. germ., p. 376 (1806) nec Lapeyrouse Hist. abr. pl. Pyr., p. 50 (1813) nec Roemer & Schultes Syst. veg. II, p. 671 (1817) nec Besser Enum. pl. Volh., p. 6 (1822) nec Bentham Cat. pl. ind. Pyr., p. 63 (1826) nec Ledebour Fl. alt., p. 89 (1829) nec Koch Syn. Fl. germ. helv., p. 796 (1838) nec Koch Syn. fl. germ. helv. II, p. 919 (1844) nec Parlatoare Fl. it. I, p. 276 (1848) nec Cesati, Passerini & Gibelli Comp. Fl. it. I, p. 62 (1884).

Avena striata Lamk Encycl. meth. I, p. 332 (1783) non Koch Syn. fl. germ. helv. II, p. 919 (1844) nec Parlatoare Fl. it., p. 277 (1848) nec Bubani Fl. pyr. IV, p. 324 (1901).

Avena fallax R. & S. Syst. veg. II, p. 672 (1817) p. p. max., spec. pyrenaic. exclusis.

Avena Notarisii Parl. Fl. it. I, p. 279 (1848), Cesati, Passerini & Gibelli Comp. Fl. it. I, p. 62 (1884).

DESCRIPTION

Plante vivace (Planche III) formant de grosses souches compactes constituées de vieilles gaines persistantes et de nouvelles feuilles; celles-ci hautes de 15 à 60 cm, larges de 2 à 4 mm (sur notre matériel vivant), dressées, raides, piquantes ou même munies d'un mucron court, planes avec de légères torsions ou le plus souvent en gouttières, d'un beau vert cendré, légèrement scabres sur les bords, glabres ou avec quelques poils à proximité de la gaine; face supérieure profondément striée, papilleuse et poilue dans le creux des stries. Vieilles feuilles junciformes, arquées, tordues et se brisant net à la hauteur de la ligule. Coupe transversale des feuilles des innovations présentant vis-à-vis des nervures principales des piliers de sclérenchyme reliés entre eux du côté de la face inférieure par un tapis continu de sclérenchyme accolé à l'épiderme. Gainnes coriaces, jaunâtres ou blanchâtres, ordinairement glabres, mais présentant souvent des auricules munies de touffes de poils; celles qui ont perdu leur feuille laissant voir au bout la ligule. Tiges peu nombreuses, de 60 à 150 cm de hauteur; feuille culmaire supérieure variable, longue de 1 à 10 cm, fermée, piquante, dressée. Ligule de 1 à 1,5 mm laciniée-ciliée. Panicules de 8 à 20 cm de longueur, penchées, assez lâches et ouvertes. Epillets jaune-verdâtre ou tachetés de violet, longs de 11 à 14 mm et portant 2-3 fleurs dépassant de peu les glumes lancéolées; la fleur inférieure seule ou les deux inférieures étant aristées; la 3^e est stérile ou uniquement staminée. Rachis et base des fleurs munis de longs poils droits; fleur inférieure articulée et décidue entraînant les deux autres dans sa chute. Caryopse long de 4 à 6 mm, velu au sommet. Cette plante commence à fleurir à la fin de mai dans les conditions de culture du Jardin botanique de Neuchâtel.

Husnot, Gram., p. 40 (1896), a décrit une var. *pubescens* de l'*A. sempervirens*; la pubescence des feuilles est le seul caractère qu'il indique. Ayant eu le loisir d'observer en herbier quelques spécimens très caractéristiques à cet égard, nous croyons que cette variété pourrait être maintenue en effectuant le transfert suivant:

H. sempervirens (Vill.) Pilger var. *pubescens* (Husn.) Gervais. Comb. nov., basé sur *A. sempervirens* Vill. var. *pubescens* Husnot.

On trouvera, après la description de l'*H. setaceum*, quelques réflexions sur l'origine de l'*H. sempervirens*.

4) HELICTOTRICHON SETACEUM (VILL.) HENRARD

Contrairement à l'espèce précédente qui est le plus grand des *Helictotrichon* alpiens, l'*H. setaceum* est une espèce de petite taille. Les deux plantes ayant une certaine ressemblance, St-Yves (1931) en arrive à dire que l'*H. setaceum* est une sorte d'*H. sempervirens* en miniature, mais cette opinion, qui le conduit à interpréter l'*H. setaceum* comme une simple variété de l'*H. sempervirens*, ne nous paraît pas juste même si un certain nombre d'auteurs l'ont adoptée. Nous en donnerons plus loin les raisons.

Les deux plantes possèdent à peu près la même répartition géographique, c'est-à-dire l'extrémité sud de la chaîne alpine et son versant sud-ouest, cette aire débordant aussi un peu sur l'Italie. Pour nommer, du nord au sud, les départements français dans lesquels on peut rencontrer l'*H. setaceum*, nous mentionnerons avec Rouy (Fl. de Fr. XIV, p. 129) l'Isère, la Drôme, les Hautes-Alpes, les Basses-Alpes, la Vaucluse (Mont-Ventoux), les Alpes-Maritimes. Cette espèce reste malgré tout une plante très rare, connue surtout d'un certain nombre de stations classiques isolées dont on peut trouver une liste par exemple dans HUSNOT (1896).

L'*H. setaceum* croît en général sur les rochers calcaires à l'étage subalpin ou montagnard supérieur, entre 1200 et 1900 m d'après les renseignements que nous avons pu tirer des herbiers. BARBERO (1968), décrivant une alliance nouvelle des Alpes ligures, l'*Avenion sempervirentis*, où l'*H. setaceum* joue le rôle d'espèce caractéristique, lui assigne le domaine des pelouses écorchées, les éboulis en voie de fixation, les plates-formes karstiques et une altitude variant entre 1300 et 2100 m.

Il faut encore mentionner ici la découverte récente par MELZER (1967) dans les Karawanken, d'un *Helictotrichon* décrit comme une espèce nouvelle, l'*H. petzense* Melzer (du Mont Petzen), qui au dire même de MELZER (1968), diffère très peu de l'*H. setaceum* et pourrait y être rattaché comme une sous-espèce ou une variété. Cette découverte assez étonnante mais tout à fait certaine, non seulement agrandit considérablement l'aire de l'*H. setaceum*, mais nous apporte encore, par le caractère relictuel de la station où croît la plante, des informations précieuses sur l'histoire et l'origine de cette graminée.

L'*H. setaceum* et l'*H. petzense* appartiennent au fond à une même espèce qui s'est quelque peu différenciée en deux entités à la suite d'un long isolement géographique. Il faut supposer que cette espèce occupait autrefois une aire alpine continue et que son repli actuel aux deux extrémités de l'arc alpin s'explique par l'action des glaciers quaternaires qui ont scindé son aire primitive. Melzer explique que son *H. petzense* s'est maintenu grâce à son aptitude à coloniser les fentes de rocher où il ne rencontre pas de concurrence. Ces niches écologiques qu'il occupe aujourd'hui, entre 1600 et 1950 m d'altitude, dans les parois de petits cirques glaciaires (Karen) en voie de désagrégation, représentent un habitat secondaire conquis après la disparition des glaciers.

L'*H. petzense* se retrouve dans deux associations des fentes de rochers calcaires: le *Potentilletum caulescentis* et l'association à *Potentilla Clusiana* et à *Campanula Zoysii* décrites par AICHINGER (1933). D'après cet auteur, le *Potentilletum caulescentis* et son vicariant altitudinal, l'association à *Potentilla Clusiana* et *Campanula Zoysii* seraient des associations très anciennes qui auraient survécu par endroits aux glaciations; c'est peut-être au sein de ce groupement que se serait conservé, d'après Melzer, l'*H. petzense*.

NOTE: Nous nous demandons si l'*H. petzense* n'était pas déjà connu de quelques botanistes anciens qui ne savaient pas à quelle espèce pouvait bien se rapporter cette plante. Ainsi Bertoloni (Fl. it. I, p. 700, 1833) mentionne qu'il a reçu, sous le nom d'*A. sempervirens*, une plante de Carniole ayant une ligule très courte, tronquée, ciliée, des épillets un peu plus grands que ceux de l'*H. Parlatorei* (qu'il décrit sous le nom d'*A. sempervirens* Vill.), de longs poils à la base des fleurs, etc. La description de Bertoloni correspond bien à l'*H. petzense* et l'indication géographique «ex Carnia» pourrait à la rigueur s'appliquer à cette espèce qui croît non loin des régions frontalières de l'ancienne Carniole et pourrait se rencontrer ailleurs qu'au Mont Petzen, d'où on la connaît maintenant.

Koch (Syn. fl. germ. helv. II, p. 920, 1844) fait aussi allusion à cette plante qu'il rattache à l'*A. sempervirens* DC. à cause de sa ligule courte. Notons que Koch se trompe en disant que Bertoloni place cette espèce ambiguë sous l'*A. fallax* alors qu'elle est mise en réalité sous l'*A. sempervirens* Vill. L'allusion de Koch à la plante de Bertoloni est au demeurant parfaitement claire.

NOMBRES CHROMOSOMIQUES CHEZ L'H. SETACEUM

Comme nous en avons déjà dit un mot, le nombre chromosomique de cette espèce, $2n = 14$, a été compté pour la première fois par DE LITARDIÈRE (1950) sur un individu provenant de Lus-la-Croix-Haute (rochers calcaires, 1700–1745 m, montagne de Clairet, Drôme) et identifié comme étant l'*Avena sempervirens* Vill. ssp. *setacea* (Vill.) Breistr. subvar. *leiocolea* (Gola) St-Y.

De notre côté, nous avons compté ce même nombre (Gervais, 1965) sur un individu des Préalpes françaises obtenu par les soins du Jardin botanique du Lautaret et cultivé à Neuchâtel depuis 1962 (no 62–317) avant le début de notre travail sur les avoines. Nous avons indiqué par erreur dans notre note, p. 61 : «Chartreuse du Vercors, Drôme», en interprétant mal certaines indications géographiques du Catalogue où les plantes étaient offertes. Renseignements pris, notre avoine provient du Col de Rousset, versant Drôme, falaises, vers 1500 m.

Ayant procédé dernièrement à l'étude d'une dizaine de racines, pour nous renseigner davantage sur la morphologie des chromosomes de cette espèce, nous avons trouvé dans un cas le nombre $2n = 14 + 2B$ (Fig. 36). La chose peut s'expliquer du fait que plusieurs graines, sans doute récoltées sur des individus différents, ont été utilisées lors du semis de notre avoine.

MITOSE

Les sept paires de chromosomes de cette espèce (Fig. 36 et 37) présentent des centromères médians ou sub-médians et nous n'avons pas vu de satellites ni de constriction secondaires, du moins pas clairement. Nous avons observé ces chromosomes une première fois sur des coupes colorées au violet cristal (GERVAIS, 1965, Fig. 1) et plus tard sur une dizaine de racines colorées au carmin acétique et écrasées selon la technique décrite au début de notre travail.

Une racine, comme nous l'avons dit précédemment, se révéla posséder deux chromosomes B. Ceux-ci, très courts et possédant chacun un centromère médian (Fig. 38), ne différaient pas, vus en métaphase, des autres chromosomes B que nous avons observés chez les avoines où seule la position du centromère variait. Nous avons remarqué par contre, sur des cellules en prophase avancée, que l'un des chromosomes B présentait comme un petit satellite rattaché à la masse du chromosome par un ou deux filaments (Fig. 36 et 39). Nous ne savons pas s'il s'agit réellement de satellites, ce qui est extrêmement rare chez les chromosomes B, d'après BATTAGLIA (1964).

MÉIOSE

Il nous a été possible d'observer à peu près tous les stades de la méiose chez cette espèce et nous représentons par les Figures 40 à 42 des chromosomes en diacinèse, en métaphase I, en anaphase I. Au pachytène, comme chez la plupart de nos avoines, nous avons remarqué des phénomènes de cytomixie et de «chromatin extrusion»; le processus de la méiose étant par ailleurs régulier, il semble que ces anomalies, si elles se produisent dans la nature, restent sans effet sur les stades ultérieurs de la méiose, à moins que nous puissions relier ce phénomène à celui de la formation de cellules géantes, mais nous discuterons plus loin de ces problèmes. Ces cellules géantes, ou syncytia, que nous essaierons de définir dans notre chapitre sur les anomalies, étaient particulièrement fréquentes chez l'*H. setaceum* (1 à 8 par étamine) et visibles depuis la rupture des tétrades jusque parmi les grains de pollen.

Nous avons examiné le pollen de l'*H. setaceum* sur une cinquantaine d'étamines plus ou moins mûres. En général, il est régulier, mais nous avons rencontré dans certains cas jusqu'à 10% peut-être de grains anormaux, plus ou moins petits, peu ou pas colorables. Nous avons rencontré aussi une étamine possédant un certain nombre de grains de pollen de grande taille.

Nous n'avons pu observer à la méiose les chromosomes B que nous savions exister par ailleurs dans certaines racines. Nous ne pensons pas qu'il s'agisse d'un cas de variation du nombre des B entre les tissus somatiques et les étamines, mais nous croyons que les semences de cette plante étaient hétérogènes et qu'en poussant davantage nos recherches, nous aurions pu isoler des panicules, et par là des individus possédant des chromosomes B.

NOMENCLATURE

Nous n'avons pas vu la toute première description de l'*A. setacea* de Villars parue dans le «Prospectus de l'histoire des plantes de Dauphiné», p. 16 (1779), mais seulement la deuxième, celle de la «Flora delphinalis», p. 9 (1785) et une troisième publiée dans l'«Histoire des plantes du Dauphiné» II, p. 144 (1787).

La deuxième description, en tout cas, nous indique en peu de mots des caractéristiques écologico-géographiques «*in alpium fissuris calcareis editis ad Glandas prope Die, ad Noyers*» et morphologiques «*culmus basi tomentosus: folia setacea glabra rigida*» qui nous laissent reconnaître déjà le taxon que Villars voulait dépeindre.

Enfin, le texte plus élaboré de l'«Histoire des plantes du Dauphiné», accompagné d'une excellente gravure, nous permet de lever les derniers doutes qui pourraient subsister. Cette gravure en effet, où l'*A. setacea* est représenté aux côtés de l'*A. sempervirens*, nous laisse voir les principaux caractères distinctifs de cette espèce: sa taille plus petite que celle de l'*A. sempervirens*, ses gaines culmaires finement pubescentes, ses feuilles sétacées et raides, ses gaines foliaires persistantes, ses épillets triflores. De fait, cette espèce, à l'encontre de l'*A. sempervirens*, n'a guère donné lieu à controverse sur son identité et la synonymie qui la concerne est réduite.

Presque tous les auteurs mettent l'*A. subulata* Lamark en synonymie avec l'*A. setacea* Vill.; cette opinion paraît tout à fait justifiée pour plusieurs raisons. En premier lieu, la description de Lamark (Illustr. des Genres I, p. 201, no 1113, 1791), malgré sa brièveté, nous indique des traits caractéristiques... «feuilles sétacées, veloutées sur leur gaine»... qui s'appliquent de toute évidence à l'*A. setacea* de Villars. D'autre part, la «Flore française» de Lamark et De Candolle III, p. 37 (1805), fait mention de l'*A. setacea* Vill. comme espèce tandis que l'*A. subulata* s'y retrouve en synonymie; on peut penser que ces auteurs étaient aptes à juger de la question. Lamark, ou plutôt Poiret qui continua son Encyclopédie, reprend pourtant le nom d'*A. subulata* dans le Supplément du Dictionnaire encyclopédique I, p. 541 (1810), citant cette fois l'*A. setacea* de Villars en synonymie. Poiret ne tient donc pas compte de la priorité, mais on constate encore ici que les deux taxa sont considérés comme identiques.

Outre ces cas de synonymie, un certain nombre d'auteurs ont utilisé le nom d'*A. setacea* Vill. pour désigner diverses graminées qui n'appartiennent vraisemblablement pas à cette espèce. L'Index Kewensis énumère les *A. setacea* de Baumgarten (ex Schur, Enum. Pl. Transs.) de Muhlenberg (ex Trin. in Mém. Acad. Pétersb.) et de Parlatores (Fl. ital.); nous y ajouterions l'*A. setacea* sensu Lapeyrouse, Hist. pl. Pyr., p. 50, 1813.

Lapeyrouse en effet, dans son Histoire abrégée des plantes des Pyrénées, utilise le nom d'*A. setacea* Vill. pour désigner des plantes récoltées au Port de Rat, passage qui se situe sur la frontière nord-ouest de l'Andorre à l'altitude de 2500 m. Il est assez difficile de savoir à quelle espèce au juste s'applique cet *A. setacea* sensu Lapeyrouse, mais il est peu probable que ce soit au véritable *A. setacea* de Villars d'autant plus que Lapeyrouse se trompe déjà en utilisant le nom d'*A. sempervirens* Vill. pour désigner l'*A. montana* Vill. L'examen de la synonymie proposée par Lapeyrouse pour son *A. setacea* ne nous éclaire pas davantage; on y retrouve comme dans la «Flore française» de Lamark et De Candolle l'*A. subulata* Lamk et l'*A. aurata* All.

Cet *A. aurata*, décrit très succinctement par Allione en 1785 dans sa «Flora Pedemontana» II, p. 255, no 2254 (Lamark et De Candolle citent par erreur le no 2259), pourrait éventuellement s'appliquer à l'*A. setacea* de Villars, mais seul l'examen du type d'Allione serait de nature à nous renseigner, sa description étant beaucoup trop générale. En tout cas, la référence à Haller, Hist. stirp. II, p. 230, no 1488 (1768), que reprennent aussi Lamark et De Candolle, est certainement fautive. La plante de

Haller, no 1488, indiquée entre autre pour la Vallée de Bagnes, correspondrait peut-être d'après GAUDIN (1811 et 1828) à une variété de l'*Agrostis rupestris* Willd. (= *Agr. alpina* Scop.) mais non à l'*A. setacea* Vill.

Nous n'avons pas vu les descriptions des *A. setacea* de Baumgarten et de Muhlenberg et nous ne savons pas si la synonymie présentée dans l'Index Kewensis est juste : les deux *A. setacea* de Baumgarten (voir Index Kew.) seraient de l'*Agrostis rupestris* et du *Deschampsia flexuosa*; celui de Muhlenberg correspondrait à l'*Aristida dichotoma*.

On retrouve chez Parlatores deux descriptions de l'*A. setacea* Vill.; l'une dans la «Flora palermitana», œuvre inachevée publiée en 1845, l'autre dans la «Flora italiana» dont le premier volume parut en 1848. Seule la seconde description, celle de la «Flora italiana» I, p. 281, est juste et correspond à la plante de Villars. La première (Fl. pal. I, p. 133) se rapportait en partie du moins à l'*A. sempervirens* Vill. sensu Parlatores, c'est-à-dire à l'*H. Parlatores* (Woods) Pilger selon la terminologie moderne. Cette synonymie nous est indiquée par Parlatores lui-même qui écrit sous son *A. sempervirens*: «*Avena setacea* Parl. fl. pal. I, p. 133, ex parte». Notons au passage que l'Index Kewensis fait une erreur de citation en parlant de la Fl. it. I, p. 133, au lieu de dire Fl. pal. I, p. 133.

Trois autres questions nous restent à voir : quelle valeur systématique faut-il accorder à l'*Avena leiocolea* Gola, à l'*Helictotrichon petzense* Melzer et à l'*Helictotrichon setaceum* lui-même ? Ce dernier point pourra faire l'objet de notre discussion générale, en fin de chapitre, sur l'ensemble des taxons du groupe *sempervirens-setaceum*.

Nous avons étudié, pour répondre à la première question, le texte de GOLA (1912) relatif à son *A. leiocolea* et examiné quelques individus de cette espèce récoltés au Mont Aurose et identifiés par St-Yves. Dans un travail intitulé «Le avene piemontesi della sez. *Avenastrum* Koch», Gola consacre cinq pages, illustrées de quelques photographies, à l'analyse des variations morphologiques à l'intérieur de l'*A. setacea* Vill., ce qui le conduit à créer une nouvelle espèce, l'*A. leiocolea*, elle-même suivie d'une variété (var. *major*) et de deux formes (f. *viridis* et f. *glaucescens*).

L'*A. leiocolea* se distingue de l'*A. setacea* s. str. par l'absence de pubescence sur les gaines des chaumes et par sa distribution géographique qui coïnciderait, à quelques exceptions près, avec les régions subalpines des Alpes cottiennes et maritimes italiennes. La variété *major* est une race de grande taille aux feuilles plus larges, vertes (f. *viridis*) ou plus souvent glauques (f. *glaucescens*).

Bien que cette nomenclature, rattachée à des variations morphologiques mineures, ait été délaissée, le travail de Gola reste une intéressante contribution à la connaissance de l'*H. setaceum* et il n'est pas impossible même que ces différentes taxons, à la suite de recherches cytologiques, se révèlent tout à fait bien fondés. Nous pensons en particulier à la forme *glaucescens* de la var. *major* qui représente en somme un intermédiaire entre les *H. sempervirens* et *setaceum* et pourrait bien être de nature hybride. Cette variété se rencontre au Val Macra.

Quant à l'*A. leiocolea* lui-même, il est bien possible qu'il soit diploïde; nous avons vu en effet que DE LITARDIÈRE (1950) rapporte le nombre $2n = 14$ pour une plante qu'il appelle *A. sempervirens* ssp. *setacea* subvar. *leiocolea*. Ce qui nous fait hésiter, c'est que la provenance de la plante étudiée par De Litardière (Lus-la-Croix-Haute, Drôme) ne correspond pas aux localités types mentionnées par Gola de sorte que la plante de De Litardière n'est peut-être pas identique à celle de l'auteur italien. De toute façon nous pensons que l'*A. leiocolea*, dans sa variété typique à feuilles courtes et à chaumes glabres (ce caractère est plus variable que Gola ne le pensait; PARLATORES (1848) et HUSNOT (1896) le signalaient déjà), devrait être considéré comme une simple variété de l'*H. setaceum*, ce qui nous oblige à proposer le transfert suivant : *H. setaceum* (Vill.) Henr. var. *leiocoleum* (Gola) Gervais, comb. et stat. nov. basé sur *Avena leiocolea* Gola Av. piem., p. 65 (1912). Notons que St-Yves (1931) qui considère l'*A. setacea* de Villars comme une simple variété de l'*A. sempervirens* Vill., relègue l'*A. leiocolea* Gola au rang de sous-variété : subv. *leiocolea* (Gola) St-Y., p. 408.

Le cas de l'*H. petzense* est plus embarrassant; nous n'avons pas pu nous procurer de matériel de cette espèce et notre opinion sur ce taxon ne s'appuie que sur la description, les figures et les remarques de MELZER (1967 et 1968).

L'*H. petzense* est certainement très voisin de l'*H. setaceum* comme Melzer le souligne lui-même à plusieurs reprises et le confirme en utilisant la description de l'*Avena setacea* Vill. de St-Yves pour l'appliquer, en la modifiant aux endroits nécessaires, à son *H. petzense*. Cette façon de procéder lui permet de faire ressortir les différences entre les deux taxons tout en montrant qu'ils se ressemblent.

L'*H. petzense* se distingue de l'*H. setaceum*, tel que St-Yves le décrit, par ses feuilles généralement plus larges, sa ligule un peu plus longue (0,2 à 0,5 mm d'après Melzer), par ses chaumes plus ou moins velus sous la panicule et par les dimensions beaucoup plus grandes des épillets mesurant 12 à 15 mm de longueur (voir la Figure 4 dans Melzer 1967). St-Yves rapporte quant à lui 10 à 12 mm pour la longueur des épillets et la plupart des auteurs (Husnot, Rouy, Coste, Bonnier) 8 à 10 mm seulement. Les épillets que nous avons mesurés nous-même ne dépassaient jamais 12 mm.

Les caractères différentiels invoqués par Melzer semblent donc assez importants bien que surtout d'ordre quantitatif; nous pourrions toutefois formuler ici deux remarques. La première concerne la dimension des épillets: Gola (op. cit., p. 64) qui a pris soin de mesurer chez son *A. leiocolea* la longueur des épillets, des glumes et des glumelles nous rapporte des mesures qui se rapprochent de celles de Melzer, soit 12 à 14 mm pour la longueur des épillets, 11 mm pour la glumelle inférieure de la première fleur, etc. Si les mesures de Gola sont exactes, comme il y a tout lieu de le supposer, l'*Av. leiocolea* se rapprocherait beaucoup de l'*H. petzense* par ses caractères floraux tout en s'en éloignant par la glabrescence de ses chaumes et la finesse de ses feuilles.

Notre deuxième remarque a trait précisément à la largeur des feuilles; celles de l'*Av. leiocolea* n'auraient pas plus de 0,48 à 0,64 mm de diamètre, d'après Gola. St-Yves mentionne de son côté pour l'*Av. setacea* des diamètres variant entre 0,6 à 0,7 mm tandis que Melzer indique lui, pour son *H. petzense*, des mesures un peu supérieures: 0,7 à 0,8 mm. Nous avons trouvé pour notre part, chez les plantes des Préalpes que nous avons en culture au Jardin, des résultats différents selon que les mesures étaient effectuées sur du matériel vivant (0,7 à 0,9 mm) ou sur du matériel sec (0,5 à 0,8 mm), certaines feuilles n'étant pas circulaires mais nettement pliées en deux.

Les caractères distinctifs de l'*H. petzense*, la longueur des épillets et la largeur des feuilles en tout cas, ne seraient donc pas aussi nets que Melzer l'a cru. Il faudrait réunir pour le vérifier toute une collection d'*H. setaceum* de diverses régions et les comparer. Il reste cependant que l'*H. petzense* représente un extrême (ce n'est pas étonnant vu son isolement géographique) auquel il convenait d'attribuer une appellation propre.

Les fortes dimensions de la plante de Melzer suggèrent à première vue qu'il s'agit d'un polyploïde issu de l'*H. setaceum* diploïde, ce qui n'est pas impossible. Le cas des *H. petzense* et *setaceum* serait alors un autre exemple de «pseudo-vicariance du type occidental-oriental» (FAVARGER 1962) et se rapprocherait plus particulièrement de celui de *Valeriana celtica* L. étudié par FAVARGER (1965). Comme chez nos avoines, l'aire géographique de cette espèce est coupée en deux dans les Alpes par une lacune de 350 km (600 km dans le cas des *H. setaceum* et *petzense*). La plante est représentée à l'extrémité est de l'arc alpin par une «race» (ssp. *celtica*) à c. 96 chromosomes et par une «race» (ssp. *pennina*) à c. 48 chromosomes dans la partie ouest de la chaîne.

Autre hypothèse, il est très possible aussi que l'*H. petzense*, taxon relictuel, ait conservé un nombre chromosomique primitif diploïde et se soit différencié morphologiquement sur place à la faveur de son isolement. Il apparaît donc tout à fait urgent de déterminer le nombre chromosomique de cette plante autant pour connaître son histoire que pour savoir du même coup s'il faut parler de variété, de sous-espèce ou encore d'espèce à supposer que le caryotype de l'*H. petzense* n'ait aucun rapport avec celui de l'*H. setaceum*.*

NOTE: Comme plusieurs auteurs l'ont signalé déjà, Ascherson & Graebner se sont trompés en plaçant l'*H. setaceum* aux côtés de l'*H. Parlatorei* parmi les espèces à ligule longue, lui attribuant des ligules de 4 mm de hauteur!

SYNONYMIE

Helictotrichon setaceum (Vill.) Henr. Blumea 3, p. 430 (1940).

Avena setacea Vill. Prosp., p. 16 (1779), Fl. delph., p. 9 (1785) et Hist. pl. Dauph. II, p. 144 (1787). Mutel Fl. fr. IV, p. 58 (1837) spec. pyr. exclusiv. Parlatore Fl. it. I, p. 281 (1848) non Fl. pal. I, p. 133 (1845), nec Lapeyrouse Hist. abr. pl. Pyr., p. 50 (1813).

Avena aurata All. Fl. pedem. II, p. 255, no 2254 (1785)?

Avena subulata Lamk Illustr. I, p. 201, no 113 (1791) et Encycl. Suppl. I, p. 541 (1810).

* Le nombre chromosomique de l'*H. petzense* et de l'*H. x krischae*, $2n = 14$, nous est maintenant connu: voir Sauer W. (1970) Carinthia II, 160/80. Jahrgang, S. 79-87, Klagenfurt.

DESCRIPTION

Plante vivace, cespitueuse (Planche III), dont les touffes sont constituées de vieilles gaines persistantes et de feuilles vertes à pousses intravaginales. Feuilles longues de 10 à 40 cm (parfois davantage; 60 cm pour la var. *major* de Gola), enroulées-sétacées, subulées, de 0,4 à 0,9 mm de diamètre, glabres à l'extérieur, d'un beau vert brillant tournant au jaune depuis la pointe en vieillissant; vieilles feuilles devenant assez raides et arquées, caduques et se brisant net au niveau de la ligule. Face supérieure des feuilles très poilue et profondément striée mais possédant moins de côtes que l'*H. sempervirens*. Coupe transversale présentant vis-à-vis des nervures principales des piliers de sclérenchyme reliés entre eux du côté de la face inférieure par un tapis continu de sclérenchyme accolé à l'épiderme. Gaines plus ou moins coriaces ou papyracées, glabres, jaunâtres ou blanchâtres. Tiges hautes de 15 à 50 cm (certains auteurs indiquent 15 à 70 cm) ne dépassant pas de beaucoup les feuilles de base, gaines culmaires finement pubescentes (sauf chez la var. *leiocoleum* qui est glabre), fendues et comme renflées vers le milieu (*vaginae medio ventricosae*). Feuilles culmaires enroulées-sétacées, généralement assez longues et dressées; ligule ciliée, très courte. Panicules de 5–8 cm de longueur, peu ouvertes et à branches courtes ± scabres-hispides surtout dans leur partie supérieure et sous les épillets. Ceux-ci jaunâtres ou tachetés de violet, longs de 8–12 mm (12–14 mm pour la var. *leiocoleum*? Le spécimen que nous avons vu, du Mont Aurose, identifié par St-Yves, possède de petits épillets de 8–10 mm, mais cette plante ne provient pas des localités types indiquées par Gola), possédant 3–4 fleurs ne dépassant pas (ou de peu) les glumes inégales, les deux premières ou parfois toutes étant aristées mais l'inférieure seule articulée et décidue. Lemma de la première fleur long de 7–11 mm, bimucroné; callus muni de longs poils atteignant la base de l'arête. Caryopse long de 4–5 mm, hispide au sommet. L'*H. setaceum* fleurit au début de mai dans les conditions de culture du Jardin botanique de Neuchâtel.

DISCUSSION

Après avoir examiné et essayé de définir les *Helictotrichon sempervirens* et *setaceum* dans leurs caractéristiques cytologiques, leur morphologie, leur habitat, leur distribution géographique, il ne fait pas beaucoup de doute, sur la base de ces renseignements, que ce sont deux espèces distinctes même s'il est vraisemblable qu'elles soient proches parentes. Nous ne voulons pas revenir sur les détails, mais les différences de nombres chromosomiques (14 et 42), de même que les grandes différences de taille, de largeur des feuilles, de pubescence, nous indiquent clairement que ces deux taxons sont bien individualisés, «spécifiés», non seulement si on confronte les extrêmes mais si on compare même la grande masse des individus des deux groupes.

Au cours de notre étude de la méiose d'*H. sempervirens*, nous avons noté chez les individus examinés, la présence d'assez nombreux multivalents, soit des tétravalents, soit des hexavalents. La présence de ces hexavalents retrouvés chez quatre plantes de provenance différente, ne s'explique vraisemblablement pas par des interchanges segmentaires mais plutôt par une certaine homologie entre quelques chromosomes au moins, de chacun des six génomes réunis chez l'*H. sempervirens*. On peut envisager alors, pour essayer de comprendre comment l'*H. sempervirens* a pu prendre naissance, un certain nombre d'hypothèses, mais il faut supposer qu'une seule espèce, ou encore des taxons très voisins, y ont participé: nous aurions dans le premier cas de l'autopolyploïdie pure, dans le second de l'allopolyplôidie segmentaire («segmental allopolyplôidie», STEBBINS 1947) éventuellement combinée à de l'autopolyploïdie et donnant naissance à un autoallohexaploïde.

La présence d'hexavalents nous semble exclure en effet pour l'*H. sempervirens* une origine par allopolyplôidie ou par autoallopolyplôidie, hypothèse dans laquelle les espèces parentales seraient les bonnes espèces actuelles (*H. Parlatorei*, *setaceum*, etc.). Ces espèces nous paraissent trop nettement différenciées pour que des appariements entre les chromosomes de leurs génomes respectifs puissent se produire fréquemment et conduire à la formation d'hexavalents. On pourrait supposer cependant que les espèces actuelles dérivent d'ancêtres génétiquement plus rapprochés entre eux que ne le sont

leurs descendants et que la naissance de l'*H. sempervirens* remonte à cette époque. C'est en somme revenir à l'hypothèse de l'allopolyploïdie segmentaire que nous admettions au début.

Des essais d'hybridation seront sans doute nécessaires entre les *H. Parlatoresi* et *setaceum* d'une part, entre ces deux espèces et l'*H. sempervirens* d'autre part pour vérifier s'il existe des liens de parenté entre les génomes de ces différents taxons. Il faudrait peut-être aussi étendre ces recherches aux *H. desertorum* et *convolutum* qui sans atteindre le territoire de l'*H. sempervirens*, touchent presque celui des *H. Parlatoresi* et *petzense*. L'*H. desertorum* atteint la Basse-Autriche et l'*H. convolutum* remonte les rives de l'Adriatique jusqu'au sud de l'Istrie. Ces deux plantes ont une anatomie foliaire de même type que celle des *H. setaceum*, *Parlatoresi* et *sempervirens* et leur aire géographique était peut-être plus vaste dans le passé. Nous avançons ces hypothèses sous toute réserve, d'autant plus que le nombre chromosomique de l'*H. desertorum* ne nous est pas connu et nous ménage peut-être des surprises.* Il est possible aussi que l'*H. sempervirens* ait des liens de parenté avec les espèces du groupe *sarraceno-rum* - *filifolium* - *cantabricum*; certains *H. cantabricum* en particulier ressemblent à l'*H. sempervirens* et possèdent le nombre chromosomique $2n = 84$ qui est juste le double de celui de l'*H. sempervirens*.

Les quelques essais de croisement que nous avons tentés au début de nos recherches ont été infructueux, mais nous croyons que nous pourrions actuellement réussir, si nous disposions du temps nécessaire, de nouvelles techniques nous ayant permis d'obtenir chez les *Avenochloa pratensis*, *bromoides*, etc. plusieurs hybrides intéressants.

A ce sujet, MELZER (1967) signale que son *H. petzense*, très voisin ou vicariant de l'*H. setaceum*, s'hybride spontanément avec l'*H. Parlatoresi* qui croît dans des stations avoisinantes; il décrit donc sous le nom d'*H. × krischae* Melzer, un hybride qui posséderait des caractères intermédiaires entre les deux espèces parentes. Il serait intéressant d'observer chez cet hybride naturel s'il y a appariement à la méiose entre les chromosomes des deux génomes en présence.

Pour revenir au problème de l'origine de l'*H. sempervirens*, examinons en premier lieu l'hypothèse de l'autopolyploïdie. Il est permis de penser que l'*H. sempervirens* a pu prendre naissance à partir de l'*H. setaceum* qui lui ressemble et occupe le même territoire que lui. A propos de cette ressemblance, ST-YVES (1931) écrit: «on peut considérer le groupe *setacea* comme n'étant qu'une réduction en toutes ses parties de l'*A. sempervirens*», p. 408. Notre hypothèse trouve ainsi, grâce à des considérations d'ordre morphologique, une certaine vraisemblance.

On peut imaginer que cette polyploïdisation s'est faite en deux étapes, selon un schéma bien connu: a) formation d'une plante triploïde par union d'un gamète normal, à 7 chromosomes, d'*H. setaceum* avec un gamète non réduit, à 14 chromosomes, de la même espèce, b) redoublement du nombre chromosomique de ce triploïde par la rencontre de deux gamètes à 21 chromosomes.

L'*H. sempervirens*, s'il avait pris naissance ainsi, posséderait six génomes identiques, ce qui expliquerait la présence d'hexavalents à la méiose comme nous l'avons observé. Le nombre assez restreint de ces hexavalents et celui apparemment plus élevé des tétravalents pourrait provenir soit de ce que les tétravalents représentent en réalité des chaînes potentielles incomplètes de six chromosomes que les lois du hasard auraient empêché de se constituer, soit qu'un début de différenciation des chromosomes ait effacé en partie les homologies primitives.

La démonstration de ces pertes d'homologie paraît avoir été faite chez certaines races tétraploïdes de maïs par GILLES & RANDOLPH (1951). Ces auteurs ont constaté, au cours d'une période de 10 ans, une diminution notable du nombre de tétravalents dans les cellules-mères. Ces phénomènes ne se produisent certainement pas avec la même rapidité chez les avoines, mais ils expliquent peut-être pourquoi chez beaucoup de nos hauts polyploïdes du groupe *pratensis-planiculmis* nous n'observons pas de multivalents; ces espèces seraient des polyploïdes relativement anciens (mésopolyploïdes, FAVARGER 1961) possédant 49, 56, 63 paires bien individualisées de chromosomes.

En apportant quelques modifications au schéma d'autopolyploïdie exposé plus haut, on peut concevoir toute une série de situations passant par degrés, de l'autopolyploïdie pure à l'autoallopolyploïdie. Nous croyons, comme nous l'avons déjà expliqué, qu'il faut rechercher l'origine de l'*H. sempervirens* plutôt du côté de l'autopolyploïdie, mais nous n'excluons pas que ce taxon ait pu prendre naissance de deux populations d'*H. setaceum* différant par la nature de leurs gènes (autoallopolyploïdie génique) ou par la structure de leurs chromosomes (autoallopolyploïdie segmentaire), ces

* Ce nombre nous est maintenant connu: $2n = 14$. Voir Holub, Mesicek et Javurkova (1971) Folia Geobot. Phytotax., Praha, 6: 179-214.

catégories ne servant au fond qu'à désigner des étapes d'un phénomène à caractère continu. A cet égard, l'existence de « races » chez l'*H. setaceum* (*H. setaceum* s. str., *H. set.* var. *leiocoleum*, *H. petzense*) milite en faveur de l'hypothèse d'une autopolyploïdie plus ou moins mitigée, l'*H. sempervirens* étant peut-être issu de leur rencontre.

Signalons pour terminer que les individus intermédiaires entre les *H. sempervirens* et *setaceum* que St-Yves dit avoir rencontrés (et aussi ces *A. leiocolea* var. *major* f. *glaucescens* décrits par Gola) pourraient provenir simplement de rétrocroisements entre les *H. sempervirens* et *setaceum*.

5) HELICTOTRICHON CONVOLUTUM (PRESL) HENR.

L'*H. convolutum* ayant été subordonné autrefois à l'*H. filifolium* (Lag.) Henr. par un certain nombre d'auteurs, dont St-Yves (1931), nous aurions pu traiter de cette espèce en même temps que des avoines du groupe *filifolium*. Toutefois, à la lumière de nos connaissances actuelles, il ne fait pas beaucoup de doute que c'est un taxon différent qu'il convient d'étudier à part.

Nous possédons un bon nombre d'individus de cette espèce mais de deux provenances seulement : les uns viennent de semences recueillies en Grèce par les soins de Monsieur R. Ruffier-Lanche (Olympe, éboulis calcaires exposés au sud vers 1200–1300 m, près de Prioni), les autres nous ont été rapportés vivants par Monsieur E. Senaud (Italie, Calabre, San Filippo près de Reggio).

La distribution géographique de l'*H. convolutum* se limite à certaines régions méditerranéennes : Sicile, Calabre, Dalmatie, Grèce. Il semble cependant que la répartition exacte de cette espèce soit encore mal connue ; ainsi nous n'avons pas trouvé mention du Mont Olympe, d'où nous avons une plante, ni dans les ouvrages que nous avons consultés (BOISSIER 1867–1888, DE HALACSY 1900–1904, HAYEK 1927–1933), ni dans les herbiers que nous avons examinés. Les flores et les herbiers nous indiquent plutôt un certain nombre de localités classiques dispersées sur un territoire très vaste et peu exploré par les botanistes.

A cet égard, les spécimens d'herbier que nous avons vus nous permettent de dresser la liste suivante de stations, auxquelles il faut ajouter les plantes du Mont Olympe et de San Filippo : Sicile, pâturages secs, montagneux au-dessus de S. Martino Leg. Huet du Pavillon ; Calabre, rochers granitiques du Monte Catania au-dessus de Pellarò, 200–300 m, Leg. Huter, Porta, Rigo ; Dalmatie, île de Lossino (Losinj) Leg. Tommasini ; Grèce, rochers du Taygète au-dessus d'Androvista Leg. De Heldreich ; Mont-Pentélique près d'Athènes Leg. De Heldreich.

Nous pouvons compléter cette première liste, très modeste, par les indications (qui se recoupent souvent) tirées des flores et de divers travaux botaniques : pour la Calabre, PARLATORE (1848) signale les Monts Pollino et Sila ; pour la Sicile, St-Yves (1931) nous dit que la plante est fréquente mais ne mentionne que Palerme, sur la fois d'exsiccata ; pour la Dalmatie, il faut ajouter Malfi, non loin de Raguse (Dubrovnik), d'après des exsiccata cités par St-Yves, et aussi un bon nombre d'îles (Hvar, Brac, Solta, Dugi, Otok, Rivanj, Korcula), en plus de Losinj, où HORVATIC (1961–62, 1963) signale la présence de l'*H. convolutum* dans des relevés phytosociologiques ; pour la Grèce enfin, les indications de lieux rapportées par De Halacsy sont les plus détaillées et nous permettent d'ajouter le Mont Strungula (Epire), le Mont Parnes et l'Hymette (Attique), le Mont Panachaïcon, le Mont Corfi près de Xylocastron (Achaïe). De Halacsy mentionne aussi trois localités de l'île de Corfou où la plante avait déjà été signalée par BARBEY (1882) sous le nom d'*Avena sempervirens*.

Nous n'avons jamais vu cette plante sur place, dans son habitat naturel et nous connaissons peu de chose de ses préférences écologiques, des limites altitudinales entre lesquelles elle peut croître, etc. Toutefois on pourrait probablement trouver dans les nombreux travaux de Horvatic sur la végétation des îles dalmates et des côtes yougoslaves, des indications sur l'écologie de cette espèce. La seule publication que nous avons examinée à cet effet (HORVATIC 1961–62) nous a montré que l'*H. convolutum* faisait partie de l'*Erico-Rosmarinetum*, du *Cisto-Ericetum* et de diverses sous-associations où il joue le rôle d'espèce caractéristique d'ordre (*Cisto-Ericetalia*) et d'alliance (*Cisto-Ericion*). Ceci nous donne une bonne idée du type de végétation dans lequel se rencontre l'*H. convolutum*.

Autre source de renseignements, les Flores et les indications consignées sur les étiquettes d'herbier nous apprennent que la plante se rencontre à basse altitude (archipel dalmate) ou plus fréquemment sur des collines (Sicile, Calabre, île de Corfou) ou encore à des altitudes plus élevées sur différentes chaînes ou sommets de Grèce; les plantes du Mont Olympe, par exemple, croissaient vers 1200-1300 m. L'espèce préfère les terrains rocaillieux, secs, ensoleillés (ou s'en accommode) et semble calcicole bien que nous ayons pu lire sur une étiquette «... ad rupes graniticos, in Monte Catania supra Pellaro...» Huter, Porta, Rigo ex itin. ital. III. Il serait sans doute incorrect de considérer l'*H. convolutum* comme un orophyte, bien qu'en Grèce, comme nous le verrons plus loin, nous avons peut-être affaire à une variété particulière éventuellement liée à une question d'altitude.

MITOSE ET MÉIOSE

Les deux plantes que nous possédons, celle de Calabre et celle du Mont Olympe, se sont révélées toutes deux diploïdes avec $2n = 14$ chromosomes, nombre que nous avons déjà publié dans une note (GERVAIS 1968a).

Il nous a été possible d'observer les chromosomes somatiques sur un certain nombre de prophases et de métaphases (Fig. 43), dans les tissus des pointes de racines, mais nous n'avons remarqué aucun trait particulier, propre à nous permettre d'identifier facilement les paires. Les chromosomes de cette espèce, en effet, ne varient pas beaucoup en longueur, ne possèdent apparemment pas de constriction secondaires tandis que leurs centromères sont tous médians ou sub-médians. Nous avons aperçu toutefois sur une métaphase de première division pollinique (Fig. 46) un chromosome possédant des satellites. Il se peut que le traitement des racines par la colchicine ait été trop long et que le raccourcissement trop prononcé des chromosomes nous ait masqué ces satellites (ou d'autres détails) sur les mitoses somatiques.

L'étude de la méiose de cette espèce ne présentant pour nous aucun intérêt particulier, nous n'y avons pas attaché d'attention spéciale. Ce que nous en avons vu nous a paru normal, si l'on excepte les anomalies mineures que sont la cytomixie au début du pachytène et la présence de quelques grains de pollen petits ou, beaucoup plus rarement, très gros. Les Figures 44 à 46 illustrent quelques stades de la méiose et de la mitose pollinique.

NOMENCLATURE

L'*Avena convoluta* a été décrit pour la première fois par Presl dans son ouvrage intitulé «Cyperaceae et Gramineae siculae», paru en 1820. La description est assez brève, mais elle est exacte et nous restitue les caractères distinctifs essentiels de l'espèce: épillets triflores, égalant les glumes; fleurs poilues à la base; feuilles rigides, convolutées; ligule très courte, tronquée; racine fibreuse, vivace. De plus, les indications géographiques «in rupibus montis Cucii Panormi» coïncident avec les stations connues de cette espèce.

Si le problème de l'identité de la plante de Presl ne se pose pas, un certain nombre d'auteurs, TENORE (1824-29), GUSSONE (1826), BERTOLONI (1833), WOODS (1850) et quelques autres, ont cru cependant que l'espèce avait déjà été décrite par Roemer & Schultes, sous le nom d'*A. fallax* (Sys. veg. II, p. 672, 1817) et que le binôme de Presl était un synonyme.

Ainsi que nous l'avons expliqué précédemment, l'*A. fallax* R. & S. n'est rien d'autre que l'*A. sempervirens* sensu De Candolle; d'autre part, cet *A. sempervirens* DC. englobe à notre avis deux espèces: l'*A. sempervirens* Vill. et l'*A. cantabrica* Lag. Comme l'*A. cantabrica* fait partie du groupe *filifolia* Lag., dans lequel certains auteurs placent aussi l'*A. convoluta*, il est compréhensible (bien qu'incorrect) que le nom d'*A. fallax* R. & S. (= *sempervirens* DC. = *cantabrica* p. parte) ait été utilisé pour désigner l'*A. convoluta*.

D'autres botanistes, dont VISIANI (1842) et KOCH (1844), ont employé, eux, le nom d'*A. striata* Lamk pour désigner l'*A. convoluta*. Visiani raisonne sans doute de la même façon que les auteurs cités

précédemment mais, en toute logique, il considère que le nom d'*A. striata* Lamk (Enc. I, p. 332, 1784), donné par Roemer & Schultes en synonymie de leur *A. fallax* (Syst. veg. II, p. 672, 1817), est antérieur et prioritaire. D'après nous, toutefois, cette synonymie n'est pas exacte: l'*A. striata* Lamk est un synonyme strict de l'*A. sempervirens* Vill. tandis que l'*A. fallax* R. & S. est synonyme de l'*A. sempervirens* DC. qui englobe encore l'*A. cantabrica*.

Koch, quant à lui, considère les *A. sempervirens* Vill., *sempervirens* DC., *striata* Lamk comme autant d'espèces distinctes et il regarde l'*A. fallax* R. & S. comme synonyme d'*A. sempervirens* DC., ce en quoi il a raison. Il reste donc difficile de comprendre pour quel motif Koch choisit le nom d'*A. striata*, décrit par Lamark comme une plante du Dauphiné, pour désigner l'*A. convoluta*.

Pour terminer, il nous reste à étudier le problème des avoines de Grèce dont nous avons dit un mot précédemment. L'*H. convolutum* est-il remplacé dans ce pays par une espèce voisine mais différente, l'*Avena Heldreichii* Parl.? Si oui, quel rang convient-il d'accorder à ce taxon, quel territoire occupe-t-il et s'hybride-t-il avec l'*H. convolutum* typique? Autant de questions auxquelles nous essaierons de répondre dans la mesure où nous le permet le peu de documents que nous avons.

L'*A. Heldreichii* a été décrit par Parlatore (Fl. palerm. I, p. 111, 1845) d'après du matériel rapporté du Mont Taygète par De Heldreich. Les principaux caractères distinctifs de cette espèce sont les suivants: épillets possédant 5-6 fleurs (3-4 pour l'*H. convolutum*) et par conséquent, glumes plus courtes que les fleurs (chez l'*H. convolutum* les glumes et les fleurs sont subégales); plante de grande taille, atteignant 4 pieds de hauteur; feuilles très longues, scabres à la marge; glume inférieure trinerve (uninerve chez l'*H. convolutum*).

Ascherson & Graebner qui assez curieusement mettent l'*A. convoluta* Presl en synonymie avec l'*A. filifolia* Lag. décrivent en revanche l'*A. Heldreichii* comme une race de ce même *A. filifolia*. D'après ces auteurs, l'*A. filifolia* H. Heldreichii (Parl.) A. & G. se distinguerait par ses épillets ayant jusqu'à 7 fleurs, par sa taille atteignant 1 m, par ses glumes plus grandes dont l'inférieure serait trinerve, leur description étant basée sur des spécimens reçus de De Heldreich et concordant avec celle de Parlatore.

St-Yves, de son côté, considère l'*A. filifolia* Lag. comme une grande espèce où prennent place, à titre de variétés, les *A. convoluta* Presl et *Heldreichii* Parl. La var. *Heldreichii* serait caractérisée par la hauteur de ses chaumes mesurant 0,8 à 1 m (60 à 70 cm pour la var. *convoluta*), par le diamètre plus grand de ses feuilles, par des épillets un peu plus longs et des glumes inférieures trinerves. St-Yves ne parle pas du nombre de fleurs, mais le reste de sa description est conforme à celles d'Ascherson & Graebner et de Parlatore.

Nous reportant au matériel d'herbier, il nous a été possible d'examiner 4 échantillons de ce taxon litigieux (3 du Mont-Taygète et 1 du Mont-Pentélique), tous récoltés par De Heldreich sauf un du Taygète. Sans aller jusqu'à écrire, comme Boissier, «Notae quibus cl. Parlatore *A. Heldreichii* ab *A. convoluta* sejunctit valde fallaces sunt» Fl. or. V., p. 545, cette étude nous laisse quelque peu indécis: dans l'ensemble, les plantes grecques dont les plus longues tiges mesuraient 63, 75, 87, 94 cm, sont plus grandes que les *A. convoluta* typiques, mais nous avons trouvé des hauteurs de 75-80 cm sur les échantillons de Tommasini récoltés dans l'île de Lossino. D'autre part, le nombre de fleurs par épillets ne nous a pas paru dépasser 4, bien que sur certaines panicules trop mûres, les fleurs étant toutes articulées et décidues, quelques-unes aient pu se perdre au sommet de l'épillet sans que cela n'apparaisse. Reste le caractère de la présence de 3 nervures à la glume inférieure: d'après les annotations laissées par St-Yves en 1929, sur trois de nos spécimens, il semble que cet auteur se soit basé avant tout sur ce caractère; il note même sur 2 échantillons, que la glume inférieure étant uninerve, ceux-ci convergent vers la var. *convoluta*. C'est dire que ce critère est de peu de valeur ou qu'il existe des plantes intermédiaires (hybrides?) et que là aussi, la démarcation entre les *A. Heldreichii* et *convoluta* n'est pas nette.

Toutefois, ayant précisément en culture des plantes de Grèce (Mont-Olympe) appartenant vraisemblablement à l'*A. Heldreichii* et un certain nombre d'individus d'*A. convoluta* typique, provenant de Calabre, nous avons pu établir d'intéressantes comparaisons «in vivo» entre les deux taxons.

Au premier abord, les différences de hauteur des chaumes ou du feuillage ne nous ont guère frappé, certaines tiges d'*A. convoluta* dépassant même celles de notre *A. Heldreichii* supposé. Par contre, nous avons remarqué que l'*A. convoluta* avait un port plus étalé, des feuilles plus planes, moins raides, moins scabres à la marge et d'un vert plus pâle que celles des plantes de Grèce. Ces dernières ont des feuilles dressées, pliées en gouttière, assez scabres et d'un vert à mi-chemin entre le jaunâtre et le bleuté.

Continuant notre analyse, l'examen du nombre de fleurs par épillet devait nous donner les résultats suivants: les *A. convoluta* de Calabre possédaient ordinairement 3 fleurs, rarement 4 tandis que les plantes de l'Olympe en avaient de 4 à 6, rarement 3, ce qui confirme assez bien les observations de Parlato et d'Ascherson & Graebner, en y apportant quelques nuances. Le nombre des nervures de la glume inférieure nous semble être cependant un caractère inconstant et sans importance taxonomique; ce nombre variait de 1 à 3 chez les deux taxons (à la glume supérieure, il atteignait 5 chez les plantes de l'Olympe contre 3 pour les autres mais encore là, ce caractère n'est pas stable).

En résumé, l'examen de spécimens d'herbier de l'*A. Heldreichii* ne nous a pas permis de séparer nettement ce taxon de l'*A. convoluta* s. str., mais on peut dire, d'une façon générale, que les plantes grecques sont plus grandes. D'autre part, l'étude du matériel vivant nous a montré aussi des différences entre les deux taxons, a) dans le nombre de fleurs par épillet, b) dans l'aspect du feuillage.

Bien que nous nous méfions de ce dernier caractère (aspect du feuillage), parce que les plantes ne sont pas cultivées ici dans leur milieu naturel, nous croyons, sur la base de notre brève étude morphologique et sur le témoignage d'un certain nombre de botanistes, qu'il existe réellement une somme de petites différences séparant les plantes de montagnes de Grèce des autres populations. Ceci pourrait sans doute se démontrer facilement par un examen statistique de la question, même s'il existe des cas intermédiaires.

Du point de vue de la nomenclature, nous ne pensons pas qu'il faille attribuer à l'*A. Heldreichii* le rang d'espèce en raison de la finesse des caractères différentiels invoqués, ni celui de variété en raison du grand nombre de ces caractères. Le rang de sous-espèce est sans doute plus approprié parce que nous sommes apparemment en présence ici d'un début de différenciation par «spéciation lente» de 2 taxons de souche commune.

Le partage de l'*A. convoluta* en deux taxons nous oblige au remaniement suivant: l'*Avena Heldreichii* Parl. devient *Helictotrichon convolutum* (Presl) Henr. ssp. *Heldreichii* (Parl.) Gervais, comb. et stat. nov. basé sur *Avena Heldreichii* Parl. Fl. Palerm. I, p. 111 (1845). La plante typique répond à la description de Presl et prend le nom d'*H. convolutum* (Presl) Henr. ssp. *convolutum*.

ST-YVES (1931) a observé aussi, sur du matériel provenant de l'île de Corfou (Mont Hagios Deka), certains individus possédant des gaines et des feuilles pubescentes au moins dans leur partie inférieure. Il en fait une forme (f. *pubescens*) qu'il rattache à l'*A. convoluta* typique. Pour garder cette forme, il faut procéder à un transfert, le nom de la plante pubescente devenant: *H. convolutum* (Presl) Henr. ssp. *convolutum* f. *pubescens* (St-Y.) Gervais, comb. nov., basé sur *Avena filifolia* Lag. var. *convoluta* (Presl) St-Y. subvar. *typica* St-Y. f. *pubescens* St-Y., p. 420.

SYNONYMIE

Helictotrichon convolutum (Presl) Henr. Blumea 3, p. 430 (1940).

Avena convoluta Presl Cyp. et Gram. sic., p. 31 (1820).

Avena fallax R. & S. sensu Tenore Fl. nap. III, p. 96 (1824-29).

(Tenore nous dit aussi p. 96 qu'il avait appelé autrefois cette plante *A. sesquitertia* et *A. semper-virens*).

Avena fallax R. & S. sensu Gussone Pl. rar., p. 50 (1826).

Avena fallax R. & S. sensu Bertoloni Fl. it. I, p. 700 (1833).

Avena fallax R. & S. sensu Woods Tour. Fl., p. 405 (1850).

Avena striata Lamk sensu Viviani Fl. dalm. I, p. 70 (1842).

Avena striata Lamk sensu Koch Syn. Fl. germ. helv. II, p. 919 (1844).

DESCRIPTION

Plante vivace cespiteuse (Planche IV), dont les touffes sont constituées à la fois de vieilles feuilles desséchées et de feuilles vertes; celles-ci hautes de 20 à 40 cm, assez raides, dressées ou un peu retom-

bantes et arquées, glabres, $\pm$ ouvertes en gouttière ou même planes, larges de 2–3 mm, devenant condu-
 pliées en se desséchant, d'un vert un peu jaunâtre à légèrement bleuté, à marges assez scabres chez
 la ssp. *Heldreichii*; face supérieure profondément striée et présentant en coupe transversale vis-à-vis
 des nervures, des piliers de sclérenchyme reliés entre eux, du côté de la face inférieure, par un tapis
 continu de sclérenchyme accolé à l'épiderme; côtes plates sur le dessus (non pas arrondies). Gaines
 glabres, blanchâtres; ligule très courte de 0,3–0,6 mm de hauteur, finement ciliée au sommet. Tiges de
 40 à 80 cm de hauteur (atteignant 1 m chez la ssp. *Heldreichii*), feuille culmaire supérieure dressée,
 ouverte en «v», pointue, longue de 2, 5 à 7 cm. Panicules de 10 à 12 cm de longueur, penchées, ouvertes
 à l'anthèse. Epillets de 11–13 mm de longueur, portant 3–4 fleurs aristées, toutes articulées et décidues,
 égalant ou dépassant de peu les glumes; celles-ci teintées de violet de même que les fleurs. Chez la
 ssp. *Heldreichii* les épillets possèdent 4–6 fleurs aristées dépassant de beaucoup les glumes, surtout au
 moment de leur maturité, comme si tous les axes de l'épillet s'allongeaient. Lemma de la fleur inf. long
 de 10–11 mm, poils du callus n'atteignant que le quart de la longueur de la fleur. Axes très velus.
 Caryopse long de 3,5–4 mm, velu au sommet.

LES AVOINES DU GROUPE FILIFOLIUM

Nous avons pu étudier une dizaine d'individus appartenant au groupe de l'*Helictotrichon filifolium*
 (Lag.) Henr. Nos recherches, même si elles ont porté sur un aussi petit nombre de plantes vivantes,
 nous amènent à conclure que le groupe *filifolium* est en réalité composé de trois bonnes espèces, nette-
 ment définies tant par leurs nombres chromosomiques différents que par leurs caractères morpholo-
 giques et leur distribution géographique. Ce sont les *H. filifolium* (Lag.) Henr. s. str., *cantabricum*
 (Lag.) Gervais et enfin l'*H. sarracenorum* (Gandoger) Holub, espèce que nous avons appelée à tort
Avena fallax R. & S. (GERVAIS 1968 a, b). Nous dirons plus loin le pourquoi de cette nomenclature.

6) HELICTOTRICHON FILIFOLIUM (LAG.) HENR.

Cette espèce est une plante de grande taille, caractérisée principalement par la forte coloration rouge-
 brun de ses gaines et par ses longues feuilles filiformes, glabres à l'extérieur. Notons que plusieurs
 avoines possèdent des gaines teintées de rouge ou de violacé, surtout lorsqu'elles sont jeunes, mais cette
 coloration disparaît par la suite. Chez l'*H. filifolium*, le rouge-brun des gaines est permanent et bien
 marqué.

L'*H. filifolium* s. str. est une espèce restreinte au sud-est de l'Espagne et à l'Afrique du Nord.
 St-YVES (1931) indique bien p. 418, un *A. filifolia* s. str. récolté par Sennen, no 5198, qui proviendrait
 des environs de Burgos, mais il semble que cet auteur ait été en réalité fort embarrassé par cette plante
 et par certains spécimens récoltés à Valverde (Castille) qu'il ne savait où caser. En tout cas, ce même
 numéro 5198 est cité encore p. 422, comme étant cette fois un *A. filifolia* var. *convoluta* subvar.
fallax f. *velutina* et provenant non plus de Burgos mais de Valverde! Enfin, p. 422 plus haut, on re-
 trouve les plantes de Burgos et de Valverde mentionnées ensemble comme représentant une forme
 ambiguë sise entre la subvar. *fallax* et la var. *Lagascae*. Nous avons vu d'ailleurs dans l'herbier de
 St-Yves un spécimen de chacune de ces plantes (celles de Burgos et de Valverde) et il s'agit d'*H. cantab-
 ricum*, espèce plus nordique que l'*H. filifolium*.

Nous avons noté, en examinant les herbiers de Neuchâtel et du Conservatoire botanique de Ge-
 nève, au moins un échantillon d'*H. filifolium* typique pour les huit provinces espagnoles suivantes:
 Prov. de Grenade: Sierra Tejada, à 4000 pi., Boissier; Sierra de la Sagra; Sierra de Huescar, Bourgeau.
 Prov. d'Almería: Sierra de Maria. Prov. de Murcie: Sierra d'Espugna, Sennen. Prov. de Jaén: Sierra
 de Castril, 1500 m. Prov. d'Albacete: pentes calc. du Mont-Muron près d'Almansa, Font-Quer. Prov.
 d'Alicante: près de Calpe, Font-Quer. Prov. de Castellón: Segorbe, montagnes calcaires, alt. 500 m,
 Pau. Prov. de Teruel: Sierra de Balaclocha, 1200 m.

Quant à la distribution géographique de l'*H. filifolium* en Afrique, où ne se rencontre que la plante
 à gaines rouge-brun, elle est consignée dans l'excellente «Flore de l'Afrique du Nord» de Maire (Vol.
 II, 1953).

Les indications relatives aux types de stations où se rencontre l'*H. filifolium* sont assez maigres dans les Flores, mais on fait toujours mention de rochers, de pentes rocailleuses sèches, calcaires. Maire indique pour l'Afrique du Nord «Pâturages rocailleux, forêts claires des montagnes calcaires et siliceuses dans les régions semiarides». Comme dans le cas de l'*H. convolutum* et de celui de l'*H. cantabricum*, que nous étudierons, ces plantes ne sont pas des orophiles stricts et peuvent descendre presque jusqu'au niveau de la mer. Les indications que donnait BOISSIER (1839-45) sur les limites supérieures et inférieures de l'*H. filifolium*, qu'il situait entre 6000 et 4000 pieds, sont pour le moins à reviser.

Un travail récent des RIVAS-GODAY et RIVAS-MARTÍNEZ (1967) sur les «matorrales» et les «tomillares» de la péninsule Ibérique, vient à point nous renseigner sur l'écologie de l'*Avena filifolia* ssp. *filifolia* (selon la nomenclature employée par ces auteurs) et sur les groupements végétaux dans lesquels il s'insère. L'espèce est classée parmi les plantes caractéristiques d'un ordre nouveau, l'*Anthyllidetalia terniflorae* et se retrouve dans quatre des nouvelles associations décrites dans cette étude. A ces 4 associations, vient aussi s'ajouter l'*Elaeoslino-Avenetum filifoliae* décrit par BOLOS (1957). Nous renvoyons le lecteur à ces travaux qu'il serait trop long de commenter ici.

MITOSE ET MÉIOSE

Nous ne possédons qu'un seul individu appartenant à l'*H. filifolium* s. str. (no 66-1077). Il nous a été donné par notre ami P. Küpfer qui l'a récolté sur terrain calcaire (Alt. 950 m, matorral à *Quercus coccifera* et *Q. ilex*) entre Chinchilla et Bonete, dans la province d'Albacete.

Nous avons eu beaucoup de peine à compter sur mitose le nombre chromosomique de cette espèce à cause, semble-t-il, de la dureté particulière des racines chez les avoines de ce groupe. Nous avons utilisé la technique du «squash» et la méthode des coupes colorées au violet cristal mais sans parvenir à trouver le nombre exact $2n = 84$, obtenu par l'observation plus facile de la méiose. Les chromosomes somatiques de l'*H. filifolium* ne paraissent pas différer sensiblement ni par leur taille ni par leur morphologie de ceux que nous avons observés chez d'autres espèces ayant des degrés voisins de polyploidie. Les centromères sont médians ou submédians et nous n'avons pas aperçu de satellites ni de constriction secondaires nettes.

Cette plante n'a jamais fleuri abondamment (3 panicules en 4 ans), mais nous avons pu observer à peu près tous les stades de la méiose: le pachytène accompagné comme toujours de cytomixie et de «chromatin extrusion», la diacinèse et la métaphase I où se rencontraient occasionnellement 1 ou 2 multivalents (trivalents, tétravalents, pentavalents?) l'anaphase et la télophase I. La Figure 47 nous montre une métaphase I avec 40 bivalents et 1 tétravalent.

Nous n'avons malheureusement aucune statistique à fournir sur le nombre et le type de multivalents rencontrés et leur présence nous indique peu de choses sur l'origine de l'*H. filifolium*. Ces multivalents sont peut-être causés par de l'hybridité structurale ou proviennent de restes d'homologies, que le temps n'a pas encore effacés, entre les génomes qui constituent cette espèce; la polyploidie de cette plante n'est peut-être pas des plus anciennes.

A l'appui de cette thèse, on pourrait voir dans l'espèce diploïde *H. sarracenorum* (= *A. filifolia* var. *velutina* Boissier), qui occupe un territoire restreint et plus alpin à l'intérieur de l'aire de l'*H. filifolium*, un ancêtre direct de cette dernière. L'examen des coupes transversales de feuilles nous suggère en tout cas l'existence de liens de parenté étroits entre l'*H. filifolium* et l'*H. sarracenorum* et des rapports plus lointains entre ces deux espèces et l'*H. cantabricum*. Dans ces conditions, il semble que nous devrions placer l'*H. filifolium* parmi les mésopolyploïdes, selon la terminologie mise en honneur par FAVARGER (1961); ceci pourrait peut-être se vérifier par des essais d'hybridation.

Il serait sans doute imprudent de prétendre, ayant étudié un seul individu d'*H. filifolium*, que cette plante possède toujours 84 chromosomes, mais le peu de multivalents rencontrés, de même que la stabilité des caractères morphologiques de l'espèce, milite en faveur de cette hypothèse. Nous ne pouvons tenir compte du nombre chromosomique $2n = 14$ rapporté pour l'*H. filifolium* par GARDÉ ET MALHEIROS-GARDÉ (1953), parce que ce comptage, réalisé sur une plante dont l'origine n'est pas précisée, peut très bien concerner l'*H. sarracenorum*.

NOMENCLATURE

L'*Avena filifolia* a été décrit en 1816 par Lagasca dans un travail intitulé «Genera et species plantarum, quae aut novae sunt, aut nondum recte cognoscuntur», p. 4. La description est brève, mais on y retrouve les caractères principaux de la plante (épillets triflores, feuilles convolutées – filiformes) complétés par des indications géographiques précises qui nous renseignent sur l'identité du taxon concerné. D'autre part BOISSIER (1839–45) nous donne plus tard une excellente description de l'espèce en accord certainement avec les idées de Lagasca qu'il a rencontré en Espagne.

Les explorations botaniques de Boissier dans les Sierra sud-espagnoles devaient toutefois lui faire découvrir des *A. filifolia* particuliers à feuilles plutôt courtes et fortement pubescentes. Les ayant décrites sous le nom d'*A. filifolia* var. *velutina*, Boissier crée pour désigner la forme typique une var. *glabra*. Cette deuxième variété, caractérisée par ses longues feuilles glabres et par ses gaines d'un rouge brillant, comme le signale Boissier, correspond donc à l'*A. filifolia* de Lagasca et en est synonyme.

A l'encontre de WILLKOMM & LANGE (1870), Boissier n'inclut pas expressément dans sa var. *glabra* l'*A. cantabrica* Lag. ni même l'*A. convoluta* Presl qui pourrait être considéré, nous dit-il, comme une troisième variété. La var. *glabra* de Willkomm a un sens plus large que celle de Boissier et n'en est pas complètement synonyme.

SYNONYMIE

Helictotrichon filifolium (Lag.) Henr. Blumea 3, p. 430 (1940).

Avena filifolia Lag. Gen. et Spec. pl., p. 4 (1816).

Avena filifolia Lag. var. *glabra* Boissier Voy. bot. Esp. II, p. 655 (1839–45); Willkomm Fl. Hisp. I, p. 68 (1870) p. parte.

Avena filifolia Lag. f. *glabra* (Boiss.) Willk. Fl. Hisp. Suppl., p. 18 (1893) p. parte.

A. filifolia Lag. var. *Lagasciae* St-Yves Candollea 4, p. 416 (1931).

H. filifolium (Lag.) Henr. ssp. *filifolium* var. *filifolium* in Paunero Anal. Inst. bot. Cavanilles 17, p. 266 (1959).

DESCRIPTION

Plante vivace cespiteuse (Planche V), dont les touffes sont constituées à la fois de vieilles feuilles desséchées et de feuilles vertes; celles-ci hautes de 25 à 60 cm, épaisses de 1 à 1,5 mm, filiformes, pointues sans être très piquantes, raides et dressées sauf les vieilles qui sont arquées ou tordues, extérieurement glabres et d'un vert à peine délavé, condupliquées ou laissant voir (in vivo) par une étroite rainure l'intérieur glaucescent et recouvert de poils courts qui s'allongent au voisinage de la gaine; marges légèrement scabres (Willkomm décrit une var. *scabra* dans le Suppl. du Prodr. Fl. Hisp., p. 18, 1893); face supérieure profondément striée et présentant en coupe transversale, vis-à-vis des nervures, des piliers de sclérenchyme reliés entre eux, du côté de la face inférieure, par un tapis continu de sclérenchyme accolé à l'épiderme; côtes ordinairement convexes sur le dessus. Gainés glabres, brun-foncé ou rougeâtres, les intérieures luisantes, montrant en coupe transversale un tapis continu de sclérenchyme vis-à-vis de l'épiderme extérieur. Tiges de 60 à 120 cm de hauteur, feuille culmaire supérieure dressée, de 3–5 cm de longueur, ligule très courte (0,2 à 0,5 mm) et entièrement garnie de poils au sommet. Panicules de 12 à 20 cm de longueur, ouvertes à l'anthèse; rameaux fins. Epillets de 14 à 17 mm de longueur, portant 2 à 4 fleurs aristées, toutes articulées et décidues, égalant à peu près les glumes teintées de brun à la base. Lemma de la fleur inférieure mesurant de 12 à 15 mm, bidenté, jaunâtre ou verdâtre, parfois tacheté d'un peu de violacé vers le sommet; poils du callus atteignant la base de l'arête et plus de $\frac{1}{3}$ de la longueur du lemma. Nous n'avons pas vu les caryopses. Floraison au début de juin, dans les conditions de culture du Jardin botanique de Neuchâtel.

7) HELICTOTRICHON SARRACENORUM (GANDOGGER) HOLUB

Cette plante correspond à l'*A. filifolia* var. *velutina* de BOISSIER (1839-45), de WILLKOMM & LANGE (1870) et à l'*A. fallax* R. & S. f. *velutina* sensu HACKEL (1877).

Elle peut se distinguer facilement de la précédente par plusieurs caractères mentionnés par ces auteurs: feuilles plus courtes, plus larges, très pubescentes sur les deux faces; feuilles culmaires planes; gaines blanchâtres ou d'un brun clair, etc. Notre ami, P. Küpfer, qui a rencontré à la Sierra Tejada l'*H. sarracenorum* à haute altitude et l'*H. filifolium* plus bas, nous dit cependant que les touffes d'*H. sarracenorum* étaient très développées et leurs feuilles pratiquement de même taille que celles de l'*H. filifolium*, ce caractère ne lui étant d'aucune utilité pour distinguer les deux espèces.

La distribution géographique de l'*H. sarracenorum*, pour autant que nous la connaissions, coïncide assez bien avec l'aire du *Lavandulo-Genistion boissieri*, alliance décrite par RIVAS-GODAY ET RIVAS-MARTÍNEZ (1967) dans laquelle l'*Avena filifolia* ssp. *velutina*, selon la terminologie employée par ces auteurs, représente une des espèces caractéristiques. Rivas-Goday et Rivas-Martínez nous donnent, p. 48, une carte du territoire virtuel occupé par l'alliance.

On pourra trouver aussi dans QUÉZEL (1953) d'autres renseignements sur la nature des associations dans lesquelles se rencontre l'*H. sarracenorum*. Cet auteur, dans une analyse de la végétation de la Sierra Nevada, mentionne en effet la présence d'«*Avena filifolia*» dans deux associations des «landes à xérophytes épineux sur substrat calcaire» sans préciser s'il s'agit des plantes glabres à gaines rouges ou de la var. *velutina* de Boissier. De l'avis de notre ami, P. Küpfer, qui connaît bien à la fois les avoines et la Sierra Nevada, ces plantes appartiennent à la var. *velutina* dont il nous a rapporté précisément quelques individus de ces régions; il n'y a pas encore vu par contre d'*A. filifolia* typique.

Nous avons déjà noté que l'*H. sarracenorum* occupait à l'intérieur de l'aire de l'*H. filifolium* un territoire restreint et présentait un caractère orophile plus marqué que cette dernière espèce. La liste de stations que nous avons pu établir en nous basant sur différents travaux botaniques et sur notre matériel vivant, ne comprend en tout cas pratiquement que des «sierra» dont les altitudes dépassent 1000 m.

Environs de Guadix	Küpfer (1000 m)
Sierra Nevada (Dornajo)	Küpfer (2000 m), Quézel (1800-1850 m), Hackel
Sierra Nevada (Cerro del Trevenque)	Quézel (1700-1950 m)
Sierra de Alfacar	Hackel
Sierra Magina	Paunero
Puerto de Pandera	Rivas-Goday et Rivas-Martínez (1350 m)
Sierra de Gador	Rivas-Goday et Rivas-Martínez (1500 m)
Sierra Tejada	Boissier (1800 m), St-Yves, Paunero, Küpfer (1300 m)

L'*H. sarracenorum* serait donc, en résumé, une espèce calcicole se rencontrant entre 1000 et 2000 m, uniquement dans les provinces de Grenade, de Jaén, d'Almería et de Málaga.

MITOSE ET MÉIOSE

Nous avons déjà rapporté pour cette espèce le nombre chromosomique $2n = 14$ dans une note préliminaire (GERVAIS 1968 a) où cette plante était appelée provisoirement *Avena fallax* R. & S. Nous n'avons pas effectué depuis d'autre comptage. Le nombre $2n = 14$ indiqué pour l'*H. filifolium* par GARDÉ & MALHEIROS-GARDÉ (1953), sans indication de provenance, se rapporte vraisemblablement aussi à cette plante.

TÉMOIN	PROVENANCE		ALT.	n	2n
66-1073	Prov. de Grenade, 14 km après Guadix entre Purullena et Diezma Leg. P. Küpfer	I	1000 m	7 + 0 à 2B	14 + 2B
66-1075	Idem	II	1000 m	7	14
67-134	Prov. de Grenade, Sierra Nevada, Dornajo Leg. P. Küpfer		2000 m	—	14

Concernant la mitose, nous avons observé un certain nombre de prophases et de métaphases dans les cellules des méristèmes radiculaires, sans rien remarquer de particulier sauf la présence de deux chromosomes B, à centromère médian, sur une des plantes de Guadix (Fig. 48). On aperçoit aussi sur cette figure un chromosome portant un satellite ou une constriction secondaire terminale. Les chromosomes, par ailleurs, sont sensiblement de même taille et possèdent tous des centromères médians ou sub-médians. Gardé & Malheiros-Gardé l. c., ayant effectué leur comptage chromosomique sur une mitose pollinique, mentionnent qu'un chromosome (voir leurs figures 2 et 3) possède un satellite, qu'un autre est isobrachial et que les 5 derniers sont hétérobrachiaux; nous voyons là une confirmation du fait que la plante qu'ils ont étudiée est un *H. sarracenorum*.

Nous n'avons pu approfondir comme nous l'aurions voulu l'étude de la méiose chez cette espèce. Pourtant certaines irrégularités que nous avons observées chez la plante possédant des chromosomes B (c'est celle-là que nous avons surtout étudiée) n'étaient pas sans piquer notre curiosité. Une première observation nous faisait voir (Fig. 50) une métaphase II irrégulière présentant d'un côté 8 chromosomes et un B. Ce phénomène n'a rien de bien extraordinaire sauf si sa fréquence est grande comme nous l'avons constaté une fois chez un *A. versicolor* ayant aussi des chromosomes B. Notre attention devait être attirée davantage par le nombre élevé des tétrades anormales, phénomène que nous n'avions encore jamais vu chez les avoines. Les tétrades étaient tantôt plus petites que des tétrades normales (Phot. 18) ou plus souvent, elles présentaient un type anormal de cloisonnement (Phot. 19 à 21) ce qui est causé par une mauvaise orientation du fuseau dans les cellules, comme nous l'avons constaté chez bon nombre de télophases II (Phot. 22). Ce phénomène a été observé entre autre par BOSEMARK (1957), chez des *Alopecurus pratensis* possédant des chromosomes B, sans qu'on puisse affirmer qu'ils en sont la cause.

Les autres stades de la méiose que nous avons vus nous ont parus normaux si l'on excepte la cytomixie toujours fréquente au pachytène. La diacinèse chez la plante possédant des B nous montrait ceux-ci généralement appariés (Fig. 49); on remarquera sur la même figure deux bivalents associés au nucléole. Du côté du pollen, nous avons noté qu'il était plutôt régulier chez la plante sans B étudiée, mais que chez l'autre plante les petits grains étaient assez fréquents; cette dernière observation cadre assez bien avec ce que nous avons vu au stade des tétrades.

NOMENCLATURE

La plante dont il est question ici a été découverte par Boissier et rattachée par lui à l'*A. filifolia* Lag., sous le nom de var. *velutina*. Elle est décrite dans l'ouvrage intitulé «Voyage botanique dans le Midi de l'Espagne», p. 655 (1839-45).

La description bien faite de Boissier ne laisse aucun doute sur l'identité de la plante concernée et nous possédons par surcroît dans l'herbier de Neuchâtel un isotype provenant des récoltes de Boissier à la Sierra Tejada.

On pourrait peut-être s'étonner du fait que cette avoine n'ait reçu que le rang de variété. L'explication très simple en est fournie par les notes de Boissier (p. 655); cet auteur considère les *A. filifolia*, *sedensis*, *setacea* et *sempervirens* Vill. comme des plantes à peu près identiques dans leurs parties florales et se demande si les divergences rencontrées dans la nature de leur feuillage ne sont pas due au

terrain et à l'altitude. De même, il est d'avis que l'*A. cantabrica* est probablement identique à l'*A. filifolia* et que l'*A. convoluta* n'est qu'une variété de cette dernière. Dans ces conditions les plantes velues et à gaines blanches ne pouvaient être qu'assimilées à une variété d'un *A. filifolia* sensu latissimo. On n'avait pas fait à l'époque d'études sur l'anatomie foliaire de ces espèces et on n'en connaissait pas les nombres chromosomiques.

Dans deux notes antérieures (GERVAIS 1968 a, b) nous avons appelé l'*H. sarracenorum* actuel du nom d'*Avena fallax* R. & S. Nous étions convaincu à ce moment-là que le groupe *filifolia* se divisait en deux espèces: l'*A. filifolia* Lag. s. str. à gaines rouges et l'*A. fallax* R. & S. à gaines blanchâtres ou brun clair, cette dernière espèce colonisant les montagnes du Nord-Ouest de l'Espagne et aussi celles du Sud-Est, sous une forme velue un peu différente.

Nous avons fait par la suite deux constatations qui ont modifié nos idées: 1° Les plantes à gaines blanchâtres du Nord-Ouest de l'Espagne (*A. cantabrica* Lag.), dont nous avons reçu des exemplaires vivants et dont nous avons compté le nombre chromosomique, représentaient une espèce totalement différente des plantes à gaines blanchâtres et à feuilles velues des montagnes du Sud-Est. 2° Le nom d'*A. fallax* R. & S. Syst. veg. II, p. 672 (1817), n'était pas valide ni pour désigner l'ensemble des plantes à gaines blanchâtres ni pour désigner l'*A. cantabrica* Lag. seul ou l'*A. filifolia* var. *velutina* seul.

Après avoir étudié le texte de Roemer & Schultes que nous n'avions pas en main en 1968, nous nous sommes rendu compte que la description de l'*A. fallax* n'était pas basée sur une récolte particulière provenant d'Espagne ou d'ailleurs mais désignait, par un jeu de nomenclature, l'*A. sempervirens* sensu De Candolle. Il est possible, pour des raisons que nous avons déjà évoquées, que l'*A. sempervirens* DC. comprenne à la fois le véritable *A. sempervirens* de Villars et l'*A. cantabrica*. L'*A. fallax* R. & S. comporte donc les mêmes ambiguïtés que l'*A. sempervirens* DC., dont il est synonyme, et ne peut être considéré comme désignant uniquement l'*A. cantabrica* et encore moins toutes les plantes à gaines blanchâtres.

Le nom d'*A. fallax* étant éliminé (il faudrait sans doute regarder les *A. sempervirens* DC. et *fallax* R. & S. comme des nomina confusa), le seul autre habilité à désigner, comme nous l'entendons, les plantes diploïdes à feuilles velues et à gaines blanchâtres des montagnes du sud-est de l'Espagne, reste l'*A. filifolia* var. *velutina* qu'il faut élever au rang d'espèce. A cet effet, GANDOGHER (1913) qui a vu la plante dans le sud de l'Espagne, a proposé le nom d'*Avena sarracenorum*, transféré plus tard dans le genre *Helictotrichon* par HOLUB (1959 b).

On trouvera, dans la synonymie qui précède notre description, le nom d'*A. filifolia* Lag. var. *convoluta* (Presl) St-Y. subvar. *fallax* (R. & S.) St-Y. f. *velutina* (Boiss.) St-Y. Cette nomenclature utilisée par St-Yves nous indique que ce botaniste avait un concept très large de l'espèce comme on le verra aussi à propos de l'*A. pratensis*. La subvar. *fallax* désigne pour St-Yves toutes les plantes à gaines pâles, c'est-à-dire les *A. cantabrica* et *filifolia* var. *velutina*.

D'autre part, PAUNERO (1959) dans un excellent travail sur les avoines espagnoles, n'accorde que le rang de variété à la plante de Boissier que nous considérons ici comme une bonne espèce, et la désigne sous le nom d'*H. filifolium* (Lag.) Henr. ssp. *filifolium* var. *velutinum* (Boiss.) Paun. Cet auteur raisonne de la façon suivante: après avoir effectué des coupes transversales dans les gaines de divers *H. filifolium* de provenances et de phénotypes différents, il constate que les gaines des plantes du sud-est de l'Espagne (*H. filifolium* et *H. filifolium* var. *velutinum*) possèdent un tapis continu de sclérenchyme vis-à-vis de l'épiderme inférieur tandis que ce tapis fait défaut dans les gaines des plantes du nord-ouest espagnol.

Il est alors justifié de grouper sous le nom d'*H. filifolium* ssp. *cantabricum* les plantes nordiques à gaines blanchâtres sans tapis continu de sclérenchyme et de subdiviser en deux variétés l'*H. filifolium* ssp. *filifolium* sur la base de la couleur des gaines et de la pubescence des feuilles, ces deux caractères étant jugés d'importance secondaire.

Paunero toutefois ne connaissait pas les nombres chromosomiques de ces différents taxons et il semble que son travail ne soit basé que sur l'étude de matériel d'herbier. Cultivés côte à côte, les *H. filifolium*, *sarracenorum* et *cantabricum* ne se ressemblent pas.

SYNONYMIE

Helictotrichon sarracenorum (Gandoger) Holub Preslia 31, p. 50 (1959 b).

Avena sarracenorum Gandoger Bull. Soc. bot. France 60, p. 420 (1913).

Avena filifolia var. *velutina* Boiss. Voy. Bot. Esp. II, p. 655 (1839-45). Willkomm Prod. Fl. Hisp. I, p. 68 (1870). Dans le Supplément paru en (1893) Willkomm se demande, influencé par Hackel, si la var. *velutina* n'appartient pas plutôt à l'*A. fallax* R. & S.

Avena fallax R. & S. f. *velutina* Hackel Oest. bot. Zeitschr. 27, p. 120 (1877). Citant ce travail de Hackel, St-Yves (p. 421) se trompe en le datant de 1902; nous avons reproduit cette erreur dans une de nos notes (GERVAIS 1968 a).

Avena filifolia Lag. var. *convoluta* (Presl) St-Y. subvar. *fallax* (R. & S.) St-Y. f. *velutina* (Boiss.) St-Y. Candollea 4, p. 422 (1931).

Helictotrichon filifolium (Lag.) Henr. ssp. *filifolium* var. *velutinum* (Boiss.) Paunero. Anal. Inst. bot. Cavanilles 17, p. 266 (1959).

Avena filifolia Lag. subsp. *velutina* (Boiss.) Rivas-God. & Rivas-Mart. Anal. Inst. Bot. Cavanilles 25, p. 156 (1967).

Avena fallax R. & S. sensu Gervais Bull. Soc. neuchâtel. Sc. Nat. 91, p. 107 (1968) p. parte.

DESCRIPTION

Plante vivace cespiteuse (Planche V) dont les touffes sont constituées à la fois de vieilles feuilles desséchées et de feuilles vertes; celles-ci hautes de 15 à 25 cm, larges de 2 à 3,5 mm, planes avec de légères torsions ou un peu fermées en gouttière, dressées, raides, pointues et devenant parfois très piquantes lorsqu'elles sont desséchées, légèrement scabres à la marge; face inférieure d'un vert parfois un peu jaunâtre, densément pubescente ou parfois glabre; face supérieure glauque, finement pubescente, profondément striée et présentant en coupe transversale vis-à-vis des nervures, des piliers de sclérenchyme reliés entre eux, du côté de la face inférieure, par un tapis continu de sclérenchyme accolé à l'épiderme; côtes convexes sur le dessus. Gaines blanchâtres ou brun clair, les intérieures luisantes, glabres sauf les gaines culmaires qui sont finement pubescentes, montrant en coupe transversale un tapis continu de sclérenchyme contre l'épiderme extérieur. Tiges de 40 à 90 cm de hauteur; feuille culmaire d'abord plane puis condupliquée, la supérieure assez courte (0,5 à 3 cm), les inférieures présentant souvent une ou deux torsions hélicoïdales qui se font parfois autour de la tige en l'enserrant; ligule très courte (0,2 à 0,5 mm) et entièrement garnie au sommet d'une frange de poils. Panicules très courtes, de 6 à 10 cm de longueur, ouvertes à l'anthèse; rameaux fins. Epillets jaunâtres (ergot présent sur 2 plantes) de 10 à 14 mm de longueur, portant 3 à 4 fleurs aristées toutes articulées et décidues, dépassant un peu les glumes. Lemma de la fleur inférieure de 9 à 11 mm de longueur, terminé par deux longues dents; poils du callus atteignant environ $\frac{1}{4}$ de la hauteur du lemma. Caryopse d'environ 4 mm de longueur, densément velu au sommet et un peu sur les côtés; macule hilaire bordée d'une ligne brun foncé. Fleurit peu avant le milieu de mai dans les conditions du Jardin botanique de Neuchâtel.

8) HELICTOTRICHON CANTABRICUM (LAG.) GERVAIS

Cette espèce qu'il faudra peut-être subdiviser plus tard en deux taxons, comprend les avoines à gaines blanches ou brun-clair, qui se rencontrent dans la partie Nord-Ouest de l'Espagne, dans la chaîne cantabrique et aussi sur le versant nord des Pyrénées occidentales; la plante peut atteindre d'ailleurs les basses altitudes.

L'*H. cantabricum*, d'après ce que nous en connaissons, témoigne d'un polymorphisme assez accentué. La première fois que nous avons vu cette plante, sur un spécimen unique conservé à l'Herbier de Neuchâtel (Picos de Europa, Boissier, Leresche et Levier) elle nous était apparue tout à fait iden-

tique (sauf la pubescence) à la plante du Sud de l'Espagne (Sierra Tejeda, Boissier) que nous avons aussi en herbier; nous étions convaincu que le nombre chromosomique en serait le même, c'est-à-dire $2n = 14$. Ayant reçu par la suite du matériel vivant et des graines, nous avons constaté l'existence de 2 à 3 phénotypes différents. Les plantes de haute altitude (éboulis calcaires de la Pegna Vieja 1550 m) étaient de petite taille avec des feuilles dressées assez courtes; d'autres récoltées au pied des montagnes (Desfiladero de la Hermida, sur calcaire, 250 m) sur des rochers suintants et ombragés, il est vrai, avaient des feuilles retombantes de près d'un mètre de longueur! D'autres plantes enfin provenant des environs de Jaca, possédaient des caractères à peu près intermédiaires entre ces extrêmes. Les plantes du Desfiladero de la Hermida présentent parfois des gaines teintées de rose violacé, en mélange avec des gaines brun clair. Certains spécimens de Valverde et de Burgos, auxquels nous avons déjà fait allusion, possédaient aussi, d'après St-Yves, ce caractère «... vaginae vix rosae vel sparse rubro punctatae», p. 422, ce qui les rendait impossibles à classer pour St-Yves qui en faisait une «forma inter subv. fallacem et var. *Lagascae* ambiguum».

Tous les *H. cantabricum* que nous avons reçus croissaient sur calcaire, en pleine lumière ou dans des endroits un peu ombragés, compris entre des altitudes de 250 et 1950 m. Des études récentes de BRAUN-BLANQUET (1966 et 1967) nous permettent heureusement de compléter les quelques notions d'écologie que nous avions sur cette espèce, en nous indiquant un certain nombre d'associations où elle se rencontre dans les provinces basques.

On retrouve l'*Avena filifolia* ssp. *cantabrica*, selon la terminologie adoptée par Braun-Blanquet, 1° dans une association à *Crepis albida* et *Erinus alpinus* de l'alliance du *Sedo-Seslerion* (Puerto de Echegarate, 570 m, sur calcaire); 2° dans l'*Aveno-Seslerietum argenteae* de l'alliance du *Potentilla-Brachypodium* (Vallée de la Deva, 30 m, sur calcaire; près de Regil, 500 m, sur calcaire); 3° occasionnellement dans le *Xeroquercetum cantabricum* (Monte Betelu, Deva) et dans le *Corno-Rubetum ulmi-folii* (près de Cestona, 150 m).

D'autre part, BOLOS ET MONTERRAT (1960) signalent la ssp. *cantabrica* dans le *Lavanduleta-Genistetum horridae* (San Juan de la Pegna 1200 m) et dans une sous-association à *Genista hispanica* et *Adonis vernalis* (Monte Leoz, près de Tafalla, Navarre 1200 m). On pourra aussi trouver quelques indications sur les préférences écologiques de l'*A. cantabrica* dans les travaux de Gaussen et d'Allorge, prédécesseurs de Braun-Blanquet dans l'étude phytosociologique du pays basque (voir le Bull. de la Soc. bot. de France 88, 1941).

En résumé, l'*H. cantabricum* se rencontre à haute, moyenne ou basse altitude (Pegna Vieja 1950 m, près de Jaca 800 m, Deva 50 m), sur terrain calcaire, dans les associations précitées et dans d'autres qui ne sont pas encore étudiées, dans les provinces de Santander, Burgos, Bilbao, Vitoria, S. Sebastian, Pampelune et Huesca.

NOMBRES CHROMOSOMIQUES CHEZ L'*H. CANTABRICUM*

Le nombre chromosomique de l'*H. cantabricum* a été très difficile à compter sur les méristèmes radiculaires en raison de la dureté des racines de cette espèce. Nous pouvons toutefois présenter les résultats suivants confirmés par l'étude de la méiose.

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
68-1445	Prov. de Huesca, Puerto de San Barbara S.-O. de Jaca Leg. P. Küpfer	800 m	42 + 11	84
68-1102	Prov. de Huesca, près de Jaca Leg. J. Bot. du Lautaret	—	42	c. 84 + 1 ou 2B
68-1446	Prov. de Santander, Picos de Europa, Pegna Vieja, éboulis d'Aguja Leg. P. Küpfer	1 1950 m	49	c. 98

TÉMOIN	PROVENANCE		ALT.	n	2n
68-1447	Idem	II	1950 m	49	c. 98
68-1450	Prov. de Santander, Desfiladero de la Hermida (près de Potes)				
	Leg. P. Kùpfer	I	250 m	49	c. 98
69-2088	Idem	II	250 m	—	c. 98

Dans plusieurs cas, nous avons dû nous contenter de nombres approximatifs, à 1 ou 2 chromosomes près; comme sur certaines préparations très bonnes (Fig. 52) nous trouvons constamment un chromosome en surplus. Il est à se demander si nous avons toujours chez cette espèce des nombres euploïdes.

Le tableau nous montre avant tout que deux «races chromosomiques» se rencontrent chez l'*H. cantabricum*, les plantes cantabriques ayant c. 98 chromosomes et les pyrénéennes c. 84. On constatera que les données de la cytologie concordent assez bien avec un certain polymorphisme que nous avons remarqué chez cette plante et avec la diversité des associations dans lesquelles on la rencontre. C'est pourquoi nous nous sommes déjà demandé si ce taxon ne devrait pas être subdivisé, après une étude approfondie des caractères morphologiques des populations cantabriques, basques et pyrénéennes. Il serait intéressant de connaître le nombre chromosomique des plantes basques, situées à mi-chemin entre deux populations éloignées et caractérisées chacune par un nombre différent, 98 et 84.

MITOSE ET MÉIOSE

Bien que nous n'ayons pu toujours compter avec une précision absolue les chromosomes mitotiques dans les racines de nos deux races d'*H. cantabricum*, nous les avons observés sur un grand nombre de métaphases ou de prophases avancées. Ces chromosomes, en regard de ceux des autres espèces d'avoine, n'offrent rien de particulier ni dans leur taille ni dans leur morphologie caractérisée surtout par la position médiane ou submédiane du centromère. Nous n'avons pas remarqué de constriction secondaires ni de satellites mais seulement, dans un cas, des chromosomes B (Fig. 51).

Nous avons vu à peu près tous les stades de la méiose et nos observations se résument ainsi: a) Les stades jeunes, zygotène et pachytène, présentaient souvent de la cytomixie ou des phénomènes de «bourgeoisement de la chromatine» que certains auteurs appellent «chromatin extrusion». b) les diacynèses et les métaphases I nous ont permis de constater l'existence de multivalents en nombre peu élevé (jusqu'à 3 par cellule) sans qu'il nous ait été possible d'établir des statistiques à leur sujet. Nous avons aperçu surtout des tétravalents, des trivalents et, à l'occasion, des anneaux qui par leur forme et leur longueur nous ont paru être des hexavalents, ceci chez les deux races. Chez la plante de Puerto de San Barbara, nous croyons avoir vu à quelques reprises, comme sur la Figure 52); un univalent en plus des 42 paires régulières de chromosomes, bien qu'à la mitose nous ayons pourtant compté $2n = 84$! c) Les anaphases I (Fig. 53) étaient en général régulières et sans ponts. d) L'observation des métaphases II, en vue latérale, nous a permis de constater sur une de nos plantes (68-1450) quelques cas de mauvaise orientation du fuseau, comme chez l'*H. sarracenorum*. e) Les stades qui suivent immédiatement la rupture des tétrades en grains de pollen libres et qui se sont montrés favorables, chez plusieurs espèces, à l'observation de cellules géantes, ne nous ont rien fait voir ici de particulier. Quant au pollen lui-même, il était normal chez les deux races, les petits grains étant en nombre tout à fait négligeable.

DISCUSSION

Il nous semble fort périlleux, avec les maigres données que nous avons actuellement, de vouloir expliquer l'origine des races d'*H. cantabricum*, mais il est peut-être utile que nous en disions quelques mots.

S'il est permis de penser que l'*H. sarracenorum*, des montagnes du Sud de l'Espagne, puisse être l'ancêtre diploïde de l'*H. filifolium* s. str. en Espagne et en Afrique, nous nous demandons si l'*H. cantabricum* (à $2n = 98$) s'est différencié à partir de la même souche, comme il est raisonnable de le croire, ou s'il s'est formé différemment à partir d'une autre espèce. En l'occurrence, nous serions plutôt enclin à opter pour l'explication la moins raisonnable mais avec des motifs sérieux.

L'anatomie foliaire de l'*H. cantabricum*, étudiée sur de simples coupes transversales, nous semble présenter, par exemple, des affinités plus grandes avec celle de l'*H. convolutum* qu'avec celle de l'*H. sarracenorum*. La forme des côtes qui, chez l'*H. cantabricum* sont larges, plates ou légèrement concaves sur le dessus, ornées de papilles ou de dents courtes, rappelle tout à fait le cas de l'*H. convolutum*, mais s'éloigne de celui des *H. sarracenorum* et *filifolium* où les côtes sont plus étroites, généralement convexes sur le dessus et couvertes de poils ou de dents assez longues (comparer les Figures des Planches IV et V).

Un autre argument nous est fourni par l'examen des gaines. Nous avons déjà signalé que PAUNERO (1959) subdivisait le groupe *filifolium* en deux sous-espèces d'après l'anatomie des gaines, celles de la ssp. *filifolium* (qui comprend l'*H. sarracenorum*) possédant un tapis continu de sclérenchyme contre l'épiderme inférieur, celles de la ssp. *cantabricum* n'ayant que des massifs de sclérenchyme isolés. Ayant procédé à des coupes transversales de gaines chez l'*H. convolutum*, nous y avons trouvé une organisation de type *cantabricum*.

Les plus proches stations d'*H. convolutum* se trouvant en Sicile, à 1500 km des Monts Cantabres, il y a lieu d'imaginer, dans l'hypothèse où l'*H. cantabricum* serait issu de l'*H. convolutum*, que cette dernière espèce avait autrefois une distribution plus vaste. Elle serait devenue polyploïde en émigrant vers l'ouest, le long des Pyrénées ou sur place, dans les Monts Cantabres, après disjonction d'une aire autrefois continue.

Nous connaissons aujourd'hui un certain nombre de taxons orophiles qui montrent une augmentation du degré de polyploïdie d'ouest en est dans les Alpes (FAVARGER 1962, 1964, 1965) et d'est en ouest dans les Pyrénées (FAVARGER et KÜPPER 1968); observé une première fois dans les Alpes, le phénomène avait reçu le nom de «pseudovicariance de type occidental-oriental» (FAVARGER 1962). Le cas des *H. cantabricum* et *convolutum* s'apparente peut-être à celui des taxons pseudovicariants des Pyrénées et il serait intéressant à cet égard de faire des essais de croisements entre l'*H. cantabricum* et les *H. convolutum* et *sarracenorum*.

Quant à la race d'*H. cantabricum* à $2n = 84$, on pourrait la comprendre de diverses façons, selon l'hypothèse envisagée pour expliquer l'origine de l'*H. cantabricum* à 98 chromosomes:

a) Elle serait un chaînon encore conservé d'une hypothétique série de polyploïdes allant de l'*H. convolutum* à l'*H. cantabricum* à 98 chromosomes.

b) A la suite de croisements qui se seraient produits dans le passé entre l'*H. cantabricum* à $2n = 98$ et l'*H. filifolium* s. str. à $2n = 84$ des régions plus méridionales, les hybrides instables formés auraient évolué vers 2 formes d'équilibre chromosomique à $2n = 98$ et $2n = 84$.

c) L'*H. cantabricum* à $2n = 84$ et l'*H. filifolium*, à $2n = 84$ aussi, seraient deux taxons issus de même souche (*sarracenorum*?) et devenus différents l'un de l'autre par isolement et spéciation lente; la race à $2n = 98$ de l'*H. cantabricum* aurait pris naissance secondairement à partir de celle à $2n = 84$.

NOMENCLATURE

L'*Avena cantabrica* a été décrit par Lagasca en 1818, sous forme d'addition, dans une nouvelle édition de l'«Agricultura general» de Gabriel Alonso de Herrera, ouvrage paru pour la première fois en 1513.

Le texte de Lagasca, en espagnol, indique brièvement certaines caractéristiques de la plante (épillets triflores, feuilles glabres, tiges de plus de 3 pieds de hauteur) et la compare avec les *A. pratensis*, *pubescens* et avec l'*Arrhenatherum elatius* de sorte que si sa diagnose ne nous satisfait pas, la plante se trouve du moins décrite «par élimination», l'épithète *cantabrica* limitant d'ailleurs nos recherches à un nombre restreint d'espèces.

Boissier qui avait reçu de Lagasca lui-même des échantillons d'*A. cantabrica*, l'assimile à l'*A. filifolia* s. lato mais Bubani (Fl. Pyr. IV, 1901) se demandait lui, si la plante de Lagasca n'était pas

Arrhenatherum longifolium. Ayant consulté les herbiers du Jardin botanique de Madrid, Bubani se rend compte que l'*A. cantabrica* de Lagasca n'est pas l'*Arrhenatherum longifolium*, mais correspond, comme il le pensait, à son *A. striata* Lamk (Fl. Pyr., p. 324).

L'*A. striata* sensu Bubani étant indiqué par cet auteur pour Huesca, San Juan de la Pegna, Tolosa, la province basque de Guipuzcoa, etc. et étant aussi, au témoignage de Bubani, la plante que Lagasca décrivait sous le nom d'*A. cantabrica*, on est renseigné à la fois sur l'identité de la plante de Lagasca (par la géographie) et sur sa synonymie avec l'*A. striata* de Bubani.

De même, l'*A. striata* Lamk sensu Parlatores (Fl. it. I, 1845) est synonyme de l'*A. cantabrica* Lag. et de l'*A. striata* de Bubani. Parlatores, comme nous l'avons déjà vu, a décrit son *A. striata* d'après les spécimens que Bubani lui avait rapportés des Pyrénées occidentales et d'après des échantillons d'*A. sempervirens* pyrénéens de l'herbier de De Candolle. C'est ce qui nous avait amené à penser que l'*A. sempervirens* sensu DC. comprenait probablement l'*A. cantabrica* en plus du véritable *A. sempervirens* de Villars.

L'*A. fallax* de Roemer & Schultes (Syst. veg. II, 1817) étant synonyme de l'*A. sempervirens* DC., il est donc partiellement synonyme lui aussi de l'*A. cantabrica*. C'est pourquoi plusieurs auteurs (Hackel, Willkomm, St-Yves ont utilisé ce nom pour désigner les plantes cantabriques et par extension toutes les plantes à gaines blanchâtres.

On ne peut en dire autant de l'*A. striata* Lamk, décrit en 1784 même si cette plante passait aussi pour un synonyme de l'*A. sempervirens* DC., cette synonymie étant indiquée dans la Flore française (1805 et 1815).

Si on se reporte à la description originale de l'*A. striata* (Ency. méth. I, p. 332) on constate que la plante de Lamarck est indiquée uniquement pour le Dauphiné. De Candolle a raison de la mettre en synonymie avec l'*A. sempervirens* Vill., mais cette dernière espèce, dans l'acception de De Candolle, ayant une amplitude très grande (Alpes-Pyrénées), l'*A. striata* Lamk ne lui est pas entièrement synonyme.

PAUNERO (1959), s'appuyant en grande partie sur son étude de la structure des gaines, caractère que cet auteur juge important, fait de l'*A. cantabrica* une sous-espèce de l'*H. filifolium*. Nous croyons qu'il faut aller plus loin: ayant en culture à l'Institut de botanique de Neuchâtel des *H. filifolium*, *sarracenorum* et des plantes des Monts Cantabres, nous constatons non seulement des divergences dans leurs nombres chromosomiques mais encore des différences très marquées dans leur aspect.

L'*H. filifolium* s. str. possède des feuilles jonciformes et des gaines brun-rouge tandis que les deux autres taxons ont, au contraire, des feuilles planes remarquablement plus larges et des gaines blanchâtres ou d'un brun clair. Il n'est pas difficile non plus de distinguer l'*H. sarracenorum* des plantes des Monts Cantabres par la hauteur et la glabrescence du feuillage de ces dernières sans parler de leurs nombres chromosomiques à l'opposé. Nous croyons donc qu'il y a en Espagne, dans le groupe *filifolium*, au moins 3 bonnes espèces, dont l'*H. cantabricum*, que Lagasca avait certainement raison de regarder comme spécifiquement différente de son *A. filifolia*.

SYNONYMIE

Helictotrichon cantabricum (Lag.) Gervais comb. nov. basé sur

Avena cantabrica Lag. in Herrera Agric. gen., p. 141 (1818).

Avena sempervirens Vill. sensu DC. Fl. fr. III, p. 35 (1805 et 1815) p. parte.

Avena striata Lamk sensu Parlatores Fl. it. I, p. 277 (1845); sensu Bubani Fl. Pyr. IV, p. 324 (1901), non Lamarck Encycl. méth. I, p. 332 (1784) nec Visiani Fl. dalm., p. 70 (1842) nec Koch Syn. fl. germ. helv. II, p. 919 (1844).

Avena fallax R. & S. Syst. veg. II, p. 672 (1817) p. parte; sensu Hackel Oest. bot. Zeitschr. 27, p. 120 (1877) p. parte; sensu Willkomm Prod. Fl. hisp. Suppl., p. 18 (1893) p. parte; sensu Gervais Bull. Soc. neuchâtel. Sc. nat. 91, p. 107 (1968) p. parte Non Tenore Fl. nap., p. 96 (1824-29) nec Gussone Pl. rarior., p. 50 (1826) nec Bertoloni Fl. ital. I, p. 700 (1833) nec Woods Tour. fl., p. 405 (1850).

Avena filifolia Lag. var. *glabra* Boiss. sensu Willkomm Prod. Fl. hisp. I, p. 68 (1870) p. parte.

Avena filifolia Lag. var. *convoluta* (Presl) St-Y. subvar. *fallax* (R. & S.) St-Y. Candollea 4, p. 421 (1931).

Helictotrichon filifolium (Lag.) Henr. ssp. *cantabricum* (Lag.) Paunero Anal. Inst. bot. Cavanilles 17, p. 226 (1959).

DESCRIPTION

Plante vivace cespiteuse (Planche IV) (émettant souvent des rejets) dont les touffes sont constituées à la fois de feuilles desséchées et de feuilles vertes; celles-ci hautes de 20 à 40 cm mais atteignant parfois 1 m en terrain humide et à plus basse altitude, larges de 2 à 3 mm, planes avec de légères torsions ou fermées en gouttière (les vieilles étant condupliquées, arquées ou tordues et de couleur jaunâtre), dressées, raides, pointues et assez piquantes, un peu scabres à la marge; face inférieure de vert assez sombre à vert jaunâtre, glabre ou avec de longs poils marginaux réfléchis au voisinage de la gaine; face supérieure glaucescente, glabre, profondément striée et présentant en coupe transversale, vis-à-vis des nervures, des piliers de sclérenchyme reliés entre eux du côté de la face inférieure par un tapis continu de sclérenchyme accolé à l'épiderme; côtes plates ou légèrement concaves sur le dessus. Gaines blanchâtres ou brun clair (d'un rouge violacé non persistant chez les jeunes pousses), glabres sauf à la gorge, montrant en coupe transversale des massifs de sclérenchyme isolés ou reliés entre eux par une seule assise ± complète de cellules sclérifiées, du côté de l'épiderme extérieur. Tiges de 60 à 125 cm de hauteur; feuilles culmaires dressées, d'abord planes puis condupliquées, la supérieure assez courte (0,5 à 3,5 cm); ligule très courte (0,2 à 0,5 mm) ciliée au sommet sur toute sa longueur. Panicules de 10 à 18 cm de longueur, à rameaux fins, ouvertes à l'anthèse. Epillets de 11 à 15 mm de longueur, portant 2 à 3 fleurs toutes articulées ou décidues, les 2 inférieures seules munies d'une arête et dépassant de peu les glumes. Lemma de la fleur inférieure mesurant 10 à 12 mm, bidenté au sommet, jaunâtre ou légèrement tacheté de violet; callus muni de poils atteignant $\frac{1}{4}$ à $\frac{1}{3}$ de la hauteur du lemma. Caryopse de 4 à 5 mm, velu au sommet et un peu hispide sur toute sa surface. Cette plante a fleuri, dans les conditions du Jardin, de la mi-juin jusqu'au début de juillet (plus tôt pour la «race» pyrénéenne à $2n = 84$).

9) HELICTOTRICHON PARLATOREI (WOODS) PILGER

L'*Helictotrichon Parlatoarei* est un orophyte alpin offrant une certaine ressemblance, par son anatomie foliaire surtout, avec deux autres espèces des Alpes étudiées précédemment, les *H. sempervirens* et *setaceum*. Il n'est pas difficile toutefois de distinguer l'*H. Parlatoarei*, dans les territoires où les trois espèces croissent ensemble, à ses longues ligules et à ses feuilles plus ou moins persistantes qui ne se brisent pas toutes au niveau de la ligule, comme chez les *H. sempervirens* et *setaceum*. L'*H. Parlatoarei* de plus, n'est pas une espèce d'aussi grande taille que l'*H. sempervirens* et ne forme pas comme lui de très grosses touffes; il se distingue d'autre part de l'*H. setaceum* par ses feuilles qui sont larges au lieu d'être finement sétacées. Au fond, les *H. sempervirens* et *setaceum* malgré leur taille à l'opposé, se ressemblent davantage entre eux qu'ils ne ressemblent l'un et l'autre à l'*H. Parlatoarei* et cette espèce reste le seul *Helictotrichon* alpin à ligule longue et à vaste distribution géographique.

L'*H. Parlatoarei* en effet, contrairement à ses deux voisins, occupe tout le versant sud de l'arc alpin (Carte II) des Alpes-Maritimes jusqu'aux Steiner Alpen, exception faite d'une région comprise entre la Vallée d'Aoste et la Grigna dans les Alpes bergamasques. Sur le versant nord des Alpes, cette plante se retrouverait d'après la «Flora der Schweiz» (1967) en terrain calcaire à partir de la Bavière jusqu'au Wiener Schneeberg. En fait nous ne savons pas, si du côté nord des Alpes, l'aire de *H. Parlatoarei* est continue où s'il s'agit plutôt de stations disjointes (Aggenstein, Oberalmmergau, Frauhitt

Sattel, Schafberg, W. Schneeberg), comme la lecture des ouvrages de botanique et l'examen des herbiers nous en donnent l'impression. Nous n'avons malheureusement jamais herborisé dans ces régions.

L'espèce se rencontre aussi dans les Alpes françaises et ST-YVES (1931) cite le Mont-Cuguret (Basses-Alpes), le Galibier (Htes-Alpes), le Mont-Seneppe (Isère), Termignon (Savoie). GRENIER ET GODRON (1855) disent l'avoir récoltée à la Vallée du Lauzannier (Basses-Alpes, près du Col de l'Arche) et ROUY (1913) mentionne les environs de Fourneaux (Savoie). A ces localités, il faut ajouter pour le moins le Mont Cenis (nous avons vu en herbier plusieurs spécimens provenant de cette région), diverses stations des Alpes-Maritimes mentionnées par BARBERO (1968) et les cinq récoltes françaises que nous présentons dans notre Tableau de nombres chromosomiques.

L'aire de dispersion, vaste mais fractionnée, de l'*H. Parlatoresi* à travers le territoire alpin n'est pas sans soulever d'intéressants problèmes de chorologie. Sommes-nous en présence de lambeaux d'une aire autrefois plus étendue ou faut-il invoquer simplement des causes liées aux conditions écologiques et au transport accidentel de graines? Nous nous proposons de répondre à ces questions au cours de la discussion qui terminera ce chapitre.

Nos connaissances, relatives à l'écologie de l'*H. Parlatoresi*, comme d'ailleurs à l'écologie des autres espèces d'avoines en général, sont encore très incomplètes. C'est une espèce des étages alpin et sub-alpin; elle atteint d'après HEGI (1906-08), DALLA TORRE & SARNTHEIN (1906) l'altitude de 2400 m et peut parfois descendre jusqu'à 1300 m dans la zone du «Krummholz», du moins dans les Alpes autrichiennes. Nous avons récolté nous-même cette espèce dans la vallée du Cristillan (Htes-Alpes) à plus de 2600 m d'altitude et on pourrait lui attribuer les limites altitudinales approximatives suivantes: entre 1300 et 2700 m. L'*H. Parlatoresi* croît dans les terrains calcaires, les éboulis, les pelouses plus ou moins rocailleuses et, d'après AICHINGER (1933), recherche l'abri du vent et la chaleur. C'est aussi ce que nous avons constaté à la Grigna, au Val Cristone, au Belvédère du Mont-Viso et dans la région de Ceillac où nous avons rencontré la plante sur des versants sud, la plupart du temps très raides, chauds et relativement abrités.

Dans les Alpes-Maritimes, l'*H. Parlatoresi* fait partie avec l'*H. setaceum*, des espèces caractéristiques d'une alliance que BARBERO (1968) décrit sous le nom d'*Avenion sempervirentis*. Cette alliance groupe trois associations: l'ass. à *Avena sempervirens* et à *Arenaria cinerea*, le *Festucetum dimorphae* et l'ass. à *Avena sempervirens* et à *Centaurea Triumphetti*. Cette dernière association aurait des affinités étroites, d'après Barbero, avec l'ass. à *Festuca pungens* et à *Avenastrum Parlatoresi* décrite par AICHINGER (1933) dans les Karawanken. Notons qu'Aichinger attribue à l'*Avenastrum Parlatoresi* le rôle d'espèce caractéristique préférente (holde Charakterart) au sein de cette association.

NOMBRES CHROMOSOMIQUES CHEZ L'HELICTOTRICHON PARLATOREI

Le nombre chromosomique de l'*H. Parlatoresi*, $2n = 14$, a été compté pour la première fois par POLATSCHKE en 1966 et par nous-même, aussi en 1966. La plante étudiée par Polatschek provenait du Schneeberg en Basse-Autriche (Saugraben, 1650 m; in trockenen Steilhängen einer Lawinenrinne; Kalk) tandis que nos comptages avaient été faits sur trois *H. Parlatoresi* du nord de l'Italie et sur une plante des Alpes françaises. Nous pouvons ajouter aujourd'hui à ces premiers résultats une nouvelle série de comptages qui nous ont permis aussi de découvrir une population possédant $2n = 28$ chromosomes. Voici la liste complète des plantes que nous avons étudiées.

TÉMOIN	PROVENANCE	ALTITUDE	n	2n
	ITALIE			
61-784	Alpes bergamasques: Grigna méridionale, au-dessus du refuge Carlo Porta.			
	Leg. Prof. C. Favarger	I 1520 m	7	—
67-918	Idem			
	Leg. P. Correvon, C. Gervais et E. Senaud II	1700 m	7	—

TÉMOIN	PROVENANCE	ALTITUDE	n	2n
61-827	Alpes du Trentin: Cima Tombea, près du lac de Garde. Leg. Prof. C. Favarger	—	—	14
62-712	Alpes graies: Vallée de Cogne. Leg. Prof. C. Favarger	2000 m	—	14
Herbier C. Gervais	Alpes cottiennes: au pied de l'Albergian, Val di Cristone, près de Fenestrelle Leg. C. Gervais	1800 m	14	28
	FRANCE			
66-440	Savoie: Col de la Madeleine (rochers calcaires, exposition sud). Leg. Lab. recher. pl. fourragères (Versailles)	1700 m	—	14
62-321	Htes-Alpes: région du Col du Lautaret. Leg. Jardin bot. du Lautaret	—	—	14
66-988	Htes-Alpes: en dessous du Col de Bramousse, près de Ceillac. Leg. Prof. C. Favarger	1900 m	7 + 0 à 1B	14 + 1B
69-1602	Htes-Alpes: fond de la Vallée du Bois noir, près de Ceillac. Leg. C. Gervais	2630 m	7	—
69-1525	Htes-Alpes: Belvédère du Mont-Viso. Leg. C. Gervais	2100 m	7	—

Nous avons rencontré les individus tétraploïdes sur des pentes rocheuses très raides, exposées au sud, entre 1750 et 1800 m d'altitude, au pied de l'Albergian (près de Fenestrelle); quelques touffes d'avoine croissaient aussi dans les pâturages au bas des rochers. Nous avons rapporté de cette excursion (juin 1969) deux plantes vivantes et deux fixations d'étamines faites à des altitudes un peu différentes. A notre grande surprise, au lieu du nombre attendu $n = 7$, nous avons trouvé $n = 14$ dans les cellules-mères des étamines de la première fixation et $2n = 28$ dans les cellules des parois des ovaires de notre seconde fixation. Nous sommes donc en présence pour le moins d'une population tétraploïde mais ayant une aire apparemment très restreinte qu'il serait intéressant de délimiter.

MITOSE

Nous avons observé chez l'*H. Parlatoei* diploïde des mitoses en très grande quantité dans les méristèmes radiculaires de cinq de nos plantes; chez le tétraploïde nous n'en avons vu que sur quelques métaphases aux chromosomes un peu longs, dans les tissus des parois de l'ovaire, les deux plantes vivantes que nous avons rapportées ayant malencontreusement péri.

Les 14 chromosomes de l'*H. Parlatoei* diploïde (Fig. 54), si on les compare à ceux des *Avenochloa pubescens*, *bromoides*, *Schelliana*, sont plutôt de petite taille, compte tenu du degré de raccourcissement variable provoqué par la colchicine. Il serait intéressant d'établir des comparaisons entre les chromosomes des *Avenochloa* et des *Helictotrichon* diploïdes; il nous semble que ces derniers sont en général plus petits. L'étude des dimensions des chromosomes ou du volume de la chromatine en relation avec la polyploidie est un autre problème beaucoup plus complexe.

A en juger par la Figure 55, qui représente des chromosomes en métaphase à la mitose pollinique, 2 chromosomes du génome d'*H. Parlatoei* possèdent de petits satellites qu'il ne nous a pas été possible de détecter sur les mitoses de racines. Les centromères, d'après la Figure 54, sont en position médiane ou sub-médiane. Nous avons eu l'occasion de voir aussi une plante possédant un chromosome B. Celui-ci était de petite taille, environ un quart de la longueur d'un chromosome ordinaire, et possédait un centromère sub-médian.

MÉIOSE

Ayant remarqué au début de nos recherches sur les avoines des anomalies assez fréquentes de la mitose pollinique chez l'*H. Parlatoresi* (GERVAIS, 1966), nous avons prêté par la suite une grande attention au déroulement de la méiose chez cette espèce. Nous espérions découvrir les mécanismes qui conduisaient à la production de grains de pollen ayant, comme nous l'avions constaté, 8, 9, 16 chromosomes au lieu des 7 chromosomes attendus (Fig. 56 à 58), la formation de pollen à 14 chromosomes (Fig. 59) étant un cas particulier déjà bien connu. Nous avons donc observé chez l'*H. Parlatoresi* à peu près tous les stades de la méiose, nous efforçant surtout de vérifier la régularité des anaphases.

Depuis la fin du zygotène jusqu'au pachytène, nous avons rencontré souvent chez notre avoine des cellules montrant de la cytomixie ou encore, selon l'expression de TAKATS (1959) et de KAMRA (1960), des phénomènes de «chromatin extrusion». Cette cytomixie s'étend d'ailleurs chez l'*H. Parlatoresi* jusqu'à la métaphase I et même jusqu'à la télophase I. Il nous a été possible en effet d'observer dans certaines étamines des chromosomes métaphasiques ou télophasiques comme en reptation dans d'étroites ouvertures des parois cellulaires. Il faut sans doute mettre aussi en relation avec la cytomixie le fait que certaines cellules-mères, en diacinèse ou en métaphase I, ne présentaient parfois pas plus de 2 bivalents ou jusqu'à c. 21 bivalents.

En outre, notre attention a été attirée à la diacinèse par le comportement particulier de deux bivalents: ceux-ci se retrouvaient fréquemment rattachés au nucléole par une de leurs extrémités, en même temps que reliés entre eux, du côté du nucléole, par un filament paraissant double (Fig. 60). Nous n'avons pu nous rendre compte si ce filament traversait le nucléole ou en suivait la surface, bien que nous penchions pour cette seconde hypothèse en raison de la courbure que prend parfois ce filament. Nous avons sans doute affaire ici à des chromosomes paranucléolaires, en relation avec la présence de satellites. A la métaphase I (Fig. 61), les bivalents qui paraissaient reliés entre eux au moment de la diacinèse, sont libres et s'orientent normalement sur la plaque équatoriale. La Figure 62 représente elle une métaphase II.

Nous avons pu relever d'autre part, au cours de l'observation des anaphases I et des stades ultérieurs de la méiose, un faible pourcentage de cas de partage inégal des chromosomes (Fig. 128), ce qui apporte en partie réponse au problème qui avait motivé nos recherches. On peut signaler enfin, chez l'*H. Parlatoresi*, trois autres types d'accidents ou d'anomalies méiotiques: 1° une fréquence assez élevée de ponts anaphasiques affectant surtout la première division; 2° la présence parmi les jeunes grains de pollen, juste après la rupture des tétrades, de grandes cellules dépourvues d'exine et contenant, en nombre variable, des chromosomes ou des noyaux ou les deux à la fois; 3° de fréquentes irrégularités du pollen: petits grains, grains très gros, soudures de toutes sortes entre grains de pollen de même taille ou de tailles différentes, retards physiologiques, etc.

Tous les cas intéressants d'anomalies que nous avons observés chez l'*H. Parlatoresi* sont repris plus en détail et illustrés dans un chapitre particulier où nous traitons de ce problème difficile.

Chez l'*H. Parlatoresi* tétraploïde, le peu d'étamines que nous avons pu étudier nous a tout de même permis de constater l'existence de phénomènes de cytomixie au pachytène et à la métaphase I, comme chez le diploïde. Toutefois, l'analyse de la configuration des multivalents au cours de la diacinèse et de la métaphase I devait se révéler encore plus intéressante. Nous y avons rencontré en effet, en plus des tétravalents attendus (nous supposons que cette plante était un autotétraploïde), des hexavalents (Fig. 63 et Phot. 23) ou des octovalents (Fig. 64) nous indiquant l'existence d'un interchange segmentaire entre deux chromosomes non homologues. Nous n'avons pu faire l'analyse que de 29 cellules-mères, vu notre matériel restreint, et nous avons groupé les résultats dans le Tableau VII.

Ce tableau nous indique que 6 cellules sur 29 possèdent un octovalent et 17 autres un hexavalent. D'autre part, les tétravalents sont fréquents et leur nombre moyen par cellule est un peu supérieur à celui que nous avons trouvé chez la race autotétraploïde de l'*H. montanum*, compte tenu, autant que possible, des facteurs suivants: 1° lorsque dans une cellule il n'y a pas d'hexavalent ou d'octovalent mais que des bivalents et des tétravalents, il est possible qu'un des tétravalents ait pour origine un interchange segmentaire au lieu d'une homologie entre 4 chromosomes*; 2° lorsqu'il y a dans une cellule un hexavalent en plus des bivalents et des tétravalents, cet hexavalent pour se former requiert au moins, si la chaîne est fermée, la présence de 4 chromosomes primitivement homologues; 3° lorsqu'il

NOMBRE DE CELLULES	NOMBRE D'UNIVALENTS OU DE MULTIVALENTS							
	UNI.	BI.	TRI.	TÉTRA.	PENTA.	HEXA.	HEPTA.	OCTO.
2		12		1				
1		10		2				
1	2	9		2				
1		8		3				
1		6		4				
2		11				1		
3		9		1		1		
5		7		2		1		
6		5		3		1		
1	1	1	1	4		1		
2		8		1				1
1		6		2				1
3		4		3				1

Modes d'association des chromosomes chez 29 CPM d'un *H. Parlatoresi* tétraploïde avec interchange segmentaire.
TABLEAU VII

y a dans une cellule un octovalent, sa formation implique la présence de deux séries de 4 chromosomes homologues affectées par l'interchange.

Ajoutons que nous avons vu le pollen, un peu jeune cependant, de plusieurs étamines de nos fixations d'avoine tétraploïde. Bien qu'il s'y rencontre quelques petits grains, il nous a paru plus régulier même que le pollen de beaucoup de nos plantes diploïdes. Nous avons observé pourtant à l'anaphase I une assez grande fréquence de chromosomes en retard stationnant à l'équateur cellulaire et pouvant conduire à la formation de cellules-mères déséquilibrées.

* On pourrait objecter que si l'interchange segmentaire a précédé la polyploïdisation, les chromosomes modifiés sont en double exemplaire et peuvent participer à la formation de deux tétravalents à soustraire du nombre des tétravalents que nous prétendons causé par l'autopolyploïdie. On se rendra compte toutefois que cette hypothèse ne joue précisément que dans le cas de l'autopolyploïdie; autrement les chromosomes modifiés n'ont plus de partenaires possibles et ne peuvent que s'apparier entre eux pour former des bivalents.

MORPHOLOGIE

Les plantes tétraploïdes étant de découverte toute récente, nous n'avons pas le matériel suffisant pour entreprendre une étude comparative approfondie entre les deux taxons. Toutefois nous dirons quelques mots des caractéristiques de la plante tétraploïde et nous y trouverons peut-être des indices nous permettant de la reconnaître.

À première vue, les deux plantes se ressemblent beaucoup; nous n'avons remarqué en tout cas, dans la nature, aucune particularité propre à nous faire soupçonner des différences chromosomiques. Par la suite, nous penchant sur ce problème avec plus d'attention, nous avons noté que les épillets des

plantes tétraploïdes étaient nettement plus grands que ceux des plantes diploïdes. Les mesures que nous avons faites nous ont donné les résultats suivants: chez les plantes tétraploïdes, après avoir mesuré 50 épillets choisis sur 10 panicules, nous avons trouvé des longueurs de 12–13–14–15–16 mm, la plupart des épillets (38/50) ayant entre 14 et 15 mm. Chez les plantes diploïdes, nous avons mesuré 200 épillets, prélevés sur 40 panicules de 6 plantes provenant de régions différentes; nous avons trouvé cette fois des longueurs de 8–9–10–11–12–13 mm, la plupart des épillets (136/200) mesurant entre 11 et 12 mm. Ces résultats s'accordent assez bien d'ailleurs avec les dimensions que nous avons relevées dans les Flores et chez quelques auteurs. Ainsi Hegi, Ascherson & Graebner indiquent 11 mm, Coste 10 mm, Hess & Landolt 9 à 11 mm, tandis que St-Yves (1931) donne 10 à 12 mm et Gerstlauer (1940) 10–11 (12) mm.

Pour compléter notre information, nous avons consulté l'herbier de l'Institut de botanique de Neuchâtel. Nous y avons trouvé plusieurs échantillons d'*H. Parlatoresi* récoltés par Morthier au Mont-Cenis et d'autres recueillis par De Halacsy au Schneeberg en Basse-Autriche; tous avaient des épillets de moins de 12 mm de longueur.

Nous avons trouvé cependant, dans une récolte d'Arvet-Touvet, faite au Mont-Cenis (Ronches), une panicule ayant des épillets de 13 à 14 mm de longueur. Ces dimensions se rapprochent beaucoup de celles des avoines tétraploïdes, mais c'est la seule exception que nous ayons rencontrée. Évidemment, nous ne connaissons pas le nombre chromosomique de cette plante, mais si elle était diploïde, cela voudrait dire que le caractère de la longueur des épillets présente des cas intermédiaires et serait de peu d'utilité pratique pour distinguer les plantes tétraploïdes. Remarquons que le Mont-Cenis n'est séparé de l'Albergian que par une distance, en ligne droite, de 25 à 30 km et qu'il n'est pas impossible que la plante tétraploïde, ou des hybrides, s'y rencontrent.

À l'exception des dimensions plus grandes des épillets (donc des glumes puisque celles-ci dépassent ordinairement les fleurs), nous n'avons pas trouvé d'autre caractère morphologique nous permettant de reconnaître les plantes polyploïdes. L'examen des coupes transversales de feuilles ne nous apporta rien non plus, mais la largeur des feuilles, comme chez les *H. montanum* di- et tétraploïdes, pourrait peut-être donner des indications utiles de même que l'étude classique du diamètre du pollen ou des dimensions des stomates, mais tout cela reste à faire.

NOMENCLATURE

L'*H. Parlatoresi* a été décrit en fait pour la première fois par Host (1805). La plante, représentée dans une gravure très fidèle, en couleurs et de grandeur nature, ne laisse aucun doute sur son identité et se trouve citée pour les Alpes autrichiennes où on ne peut la confondre avec aucune autre espèce voisine. Malheureusement Host n'a pas compris que cette avoine autrichienne était une espèce distincte de l'*A. sempervirens* de Villars auquel il l'identifie.

Comme nous l'avons mentionné dans le chapitre sur les avoines du groupe *sempervirens*, plusieurs auteurs ont suivi Host mais avec plus ou moins de justesse: ainsi les *A. sempervirens* de Koch (1844), de Parlatoresi (1848), de Cesati, Passerini & Gibelli (1884) coïncident avec celui de Host mais par contre, les descriptions de Schrader (1806), de Roemer & Schultes (1817), de Koch (1838) y incorporent l'*A. montana* Vill. (ou *sedenensis* DC.) tandis que Parlatoresi (1845) confond même l'*A. setacea* Vill. avec l'*A. sempervirens* sensu Host. Nous ne voulons pas revenir ici sur cette synonymie que nous avons déjà étudiée dans le détail.

Woods a été le premier à distinguer sous le nom d'*Avena Parlatorii* (Tour. fl., p. 405, 1850) la plante à ligule longue qui avait été confondue jusque là avec l'*A. sempervirens* Vill. ou encore avec l'*A. setacea* Vill. comme l'avait fait Parlatoresi dans la «Flora palermitana» (1845). Woods écrit en effet à propos de son *A. Parlatorii*: «This is the *A. setacea* of Parl., and according to him, *A. sempervirens* of Koch and Bert., but not of Villars», p. 405. Notons que Woods propose l'orthographe «*Parlatorii*», mais que la plupart des auteurs ont utilisé par la suite «*Parlatoresi*».

Peu après la parution du travail de Woods (The Tourist's Flora), Boissier et Reuter qui s'étaient aperçus aussi des erreurs de Host et de Koch, proposèrent le nom d'*A. Hostii* Boiss. pour remplacer

l'*A. sempervirens* des auteurs allemands. Si l'épithète «*Hostii*» est plus appropriée que celle de «*Parlatorii*» pour désigner une espèce décrite en premier lieu par Host, la priorité revient toutefois à la description de Woods, publiée en 1850, alors que le «*Pugillus plantarum novarum*» paraissait en 1852 avec un peu de retard sur la date prévue comme le signalent Boissier et Reuter.

Nous avons été amené à consulter au cours de notre étude un travail de GERSTLAUER (1940) intitulé «*Was ist Avena Parlatoarei Woods?*». L'auteur fait d'abord une analyse des descriptions de diverses espèces du groupe *sempervirens* – *setacea Parlatoarei* – *montana* publiées à différentes époques par différents botanistes dont Villars, Koch, Parlatoarei, Woods, Ascherson & Graebner, Hegi et Rouy. Dans un deuxième temps, après avoir examiné un grand nombre de spécimens d'*A. Parlatoarei* provenant d'Autriche et de Bavière, Gerstlauer en donne une description très élaborée qui tient compte des variations de chaque caractère: ainsi la ligule, mesurée sur 370 exemplaires posséderait entre 2 et 10 mm de longueur, la moyenne se trouvant entre 3 et 5 mm, etc.

Confrontant par la suite cette dernière description avec celle des auteurs anciens se rapportant aux *A. sempervirens*, *setacea*, *Notarisii*, *montana* dont il a vu aussi quelques spécimens, Gerstlauer en arrive à des conclusions étonnantes: d'après lui, les *Avena Parlatoarei* Woods, *sempervirens* Woods, Parl., Vill., Rouy, A. & Gr., *Notarisii* Parl., A. & Gr., Rouy, *setacea* Vill., Parl., Woods, A. & Gr., Rouy, *montana* Vill., Parl., A. & Gr. sont une seule et même espèce pour laquelle il propose le nom d'*A. sempervirens* Vill.

Ces conclusions erronées nous semblent provenir de ce que l'auteur n'a pas vu beaucoup de matériel d'herbier, hormis de nombreux spécimens d'*A. Parlatoarei*, et a interprété à la lettre des descriptions anciennes plus ou moins complètes ou même partiellement fausses.

A la fin de ce débat sur les questions de nomenclature, nous nous sommes demandé s'il fallait attribuer aux plantes tétraploïdes un nom et un rang taxonomique.

Comme nos comptages chromosomiques l'ont démontré, nous avons affaire à plus d'un individu tétraploïde et sans doute faut-il parler de l'existence d'une population. Toutefois, si nous regardons la Carte II, la population tétraploïde étant indiquée par un carré et les plantes diploïdes par des triangles, nous constatons que les plantes tétraploïdes sont entourées de diploïdes qui marquent peut-être les limites et l'aire encore très petite du tétraploïde; il faudrait vérifier cependant le nombre chromosomique de certaines populations du Mont-Cenis (Ronches) et étendre nos recherches au sud, surtout sur le versant italien des Alpes. On connaît très peu d'exemples d'orophytes représentés dans la partie sud des Alpes par une race polyploïde alors que la race diploïde est plus nordique. Nous pouvons citer le cas du *Primula marginata* Curtis étudié par FAVARGER (1965) et KRESS (1963 et 1969). Il est possible que le cas de l'*H. Parlatoarei* se rapproche de celui du *Primula marginata*, mais nous n'en savons rien pour le moment.

En conclusion, les caractères morphologiques distinctifs de l'avoine tétraploïde étant encore mal connus de même que les limites de son aire géographique (peut-être très réduite), nous croyons qu'il est préférable de considérer l'avoine du Mont-Albergian comme un cytotype quitte à en faire plus tard une sous-espèce.

DISCUSSION

Nous examinerons ici, en premier lieu, comment pourrait s'interpréter la répartition géographique particulière de l'*H. Parlatoarei*. Si nous nous reportons à la Carte II nous constatons 1° une disjonction est-ouest, la plante étant absente dans les Alpes suisses; 2° une disjonction nord-sud, la plante ne se rencontrant pas dans la partie centrale des Alpes autrichiennes. Il faut sans doute, pour comprendre cette distribution, tenir compte des facteurs écologiques et avant tout de la présence ou de l'absence de substrat calcaire, mais peut-on interpréter la distribution actuelle de l'*H. Parlatoarei* comme résultant simplement du transport accidentel de graines dans les endroits favorables à partir d'un territoire refuge sud-alpin généralement admis?

Pour répondre à cette question, nous prendrons l'avis de MERXMÜLLER (1952). Cet auteur, dans un travail sur la répartition des plantes dans la chaîne alpine, portant sur un choix de 90 espèces (ou groupes d'espèces rapprochées «*Formenkreise*»), réunit les divers types de distribution rencontrés

en 6 catégories. Les 6 catégories de Merxmüller, illustrées chacune par de nombreuses cartes, mettent en évidence des aires morcelées (soit qu'une même espèce se retrouve dans différentes régions éloignées, soit que des sous-espèces ou des variétés d'une même sippe occupent des secteurs différents) et sont basées sur divers types de disjonction nord-sud ou est-ouest dont certains s'apparentent de très près au cas de notre *H. Parlatoresi*.

Merxmüller fait appel, pour expliquer ces disjonctions, à l'existence de différents territoires refuges non seulement au sud des Alpes mais un peu partout le long de la chaîne. Les régions où se rencontre l'*H. Parlatoresi* sur le versant nord des Alpes coïncident assez bien avec les refuges indiqués par Merxmüller et il semble qu'on pourrait trouver là une explication à la distribution géographique actuelle de cette plante, ce qui n'exclut pas qu'elle ait pu se propager aussi localement par des transports de graines. Signalons que la question des refuges glaciaires n'est qu'un aspect des conclusions intéressantes que Merxmüller tire de son étude.

Nous consacrerons la seconde partie de cette discussion à examiner le cas de notre avoine tétraploïde; faut-il parler d'autopolyploïdie ou d'allopolyplœdie? Encore une fois, comme chez les *H. montanum* et *sempervirens*, nous croyons qu'il s'agit d'autopolyploïdie, pour deux raisons: 1° l'observation de la méiose nous a permis de mettre en évidence un fort pourcentage de tétravalents; 2° les plantes tétraploïdes, dans leur morphologie, sont presque identiques aux plantes diploïdes.

Dans ces conditions, il est difficile d'imaginer que l'avoine tétraploïde ait pris naissance d'un hybride, par exemple entre les *H. setaceum* et *Parlatoresi*, devenu par la suite polyploïde. On devrait en effet rencontrer chez le polyploïde obtenu, des traces d'hybridation, des caractères morphologiques appartenant à l'*H. setaceum* (ligules très courtes, feuilles très fines et déhiscentes, etc.), ce qui n'est pas le cas. D'autre part il serait très étonnant, chez un allopolyplœide, de rencontrer à la méiose des tétravalents en aussi grande quantité.

On pourrait envisager aussi l'hypothèse suivante: les avoines tétraploïdes seraient des hybrides et résulteraient d'un croisement entre l'*H. sempervirens* ($2n = 42$) et l'*H. Parlatoresi* diploïde. S'il en était ainsi, nous devrions retrouver, comme dans le cas de l'allopolyplœdie envisagé précédemment, des traces d'hybridation dans les caractères morphologiques, mais il ne s'en trouve pas. Il faudrait s'attendre de plus à une méiose irrégulière et à la formation de trivalents, à moins que l'*H. Parlatoresi* ait participé dans le passé, à la formation de l'*H. sempervirens*, et que les plantes tétraploïdes soient le produit d'un rétrocroisement. Encore là, cette hypothèse nous semble manquer de fondement du point de vue de la morphologie.

Bien entendu, il est permis de penser que les avoines tétraploïdes sont des allopolyplœides géniques ou segmentaires provenant de croisements entre populations différentes. Nous ne croyons pas toutefois que la présence d'un interchange segmentaire, provoquant la formation d'hexavalents et d'octovalents, soit la preuve de cette hybridité parce que l'interchange segmentaire a très bien pu se produire après la polyploïdisation.

SYNONYMIE

Helictotrichon Parlatoresi (Woods) Pilger Fedde Rep. spec. nov. reg. veg. 45, p. 7 (1938).

Avena Parlatoresi Woods Tour fl., p. 405 (1850).

Avena sempervirens Vill. sensu Host Gram. austr. III, p. 28 (1805).

Avena sempervirens Vill. sensu Schrader Fl. germ., p. 376 (1806) pro parte.

Avena sempervirens Vill. sensu Roemer & Schultes Syst. veg. II, p. 671 (1817) pro parte.

Avena sempervirens Vill. sensu Bertoloni Fl. ital. I, p. 699 (1833).

Avena sempervirens Vill. sensu Koch Syn. fl. germ. helv. (1^{re} édit.), p. 796 (1838) pro parte. Syn. fl. germ. helv. (2^e édit.) II, p. 919 (1844).

Avena Hostii Boiss. Pugillus pl. nov., p. 121 (1852).

Avena setacea Vill. sensu Parlatoresi Fl. pal. I, p. 133 (1845) pro parte.

Avena sempervirens Vill. sensu Parlatoresi Fl. it. I, p. 276 (1848).

Avena sempervirens Vill. sensu Cesati, Passerini & Gibelli Comp. fl. it. I, p. 62 (1884).

DESCRIPTION

Plante vivace (Planche VI) croissant en touffes denses dont la base n'est pas constituée, comme chez les *H. sempervirens* et *setaceum*, d'un coussinet de gaines persistantes. Feuilles hautes de 25 à 40 cm (jusqu'à 60 cm parfois), larges de 2 à 3,8 mm, à croissance intravaginale, assez raides, d'un vert plus ou moins glauque, glabres ou parfois pubescentes sur les deux faces (jeunes feuilles surtout), à marges légèrement scabres vers le bas, ouvertes en gouttière; face supérieure profondément striée, papilleuse. Coupe transversale de la feuille présentant vis-à-vis des nervures principales des piliers de sclérenchyme reliés entre eux du côté de la face inférieure par un tapis continu de sclérenchyme accolé à l'épiderme; côtes plates sur le dessus (non pas arrondies). Gainés glabres ou pubérulentes, blanc-brunâtre, les plus intérieures teintées de violet, assez minces. Ligules longues d'environ 4 à 6 mm, oblongues ou un peu pointues, souvent fendues au sommet. Tiges hautes de 40 à 80 cm (atteignant parfois 100 cm). Feuille culmaire supérieure dressée, de 3 à 8 cm de longueur. Panicules de 8 à 15 cm de longueur, lâches, ouvertes à l'anthèse; rameaux fins. Epillets longs de 8 à 12 mm (12 à 16 chez le cytotype tétraploïde), portant 2 à 4 fleurs, les deux premières fertiles, munies d'une arête bien développée, jaunâtres ou fortement teintées de violet, ne dépassant habituellement pas les glumes (même chez le diploïde); celles-ci jaunâtres ou brunes ou tachetées de violet et se terminant assez brusquement en pointe. Fleur inférieure seule décidue, ayant un lemma long de 7 à 11 mm, non denté au sommet, callus muni de poils n'atteignant que le quart de la longueur de la fleur. Caryopses longs d'environ 5 mm, fortement poilus au sommet.

ST-YVES (1931) décrit une «forma *pubescens*» pour désigner les plantes aux feuilles velues. Deux de nos plantes, en culture à l'Institut de botanique (62-712 et 66-440), présentaient assez nettement cette physionomie, mais il semble exister des cas intermédiaires difficiles à juger, d'après ce que nous avons pu voir en herbier. On pourrait garder cette forme pour caractériser certains individus très pubescents, mais il faut procéder au transfert suivant: *A. Parlatoresi* Woods f. *pubescens* St-Yves Candolle IV, p. 415 (1931) devient *H. Parlatoresi* (Woods) Pilger f. *pubescens* (St-Yves) Gervais comb. nov.

BONNES ESPÈCES	AUTEURS					
	De Candolle Fl. Fr. III (1805)	Schrader Fl. germ. (1806)	Roemer & Schultes Syst. veg. II (1817)	Koch Syn. (1837)	Koch Syn. (1844)	Parlatore Fl. ital. (1848)
<i>montana</i> Vill.	<i>sedanensis</i> Cl.	<i>sempervirens</i> Vill. p. p.	<i>sempervirens</i> Vill. p. p.	<i>sempervirens</i> Vill. p. p.		<i>montana</i> Vill.
<i>sempervirens</i> Vill.	<i>sempervirens</i> Vill. p. p.		<i>fallax</i> R. & S. p. p.			<i>Notarisii</i> Parl.
<i>setacea</i> Vill.	<i>setacea</i> Vill.		<i>setacea</i> Vill.			<i>setacea</i> Vill.
<i>Parlatoresi</i> Woods		<i>sempervirens</i> Vill. p. p.	<i>sempervirens</i> Vill. p. p.	<i>sempervirens</i> Vill. p. p.	<i>sempervirens</i> Vill.	<i>sempervirens</i> Vill.
<i>convoluta</i> Presl					<i>striata</i> Lamk	<i>convoluta</i> Presl
<i>filifolia</i> Lag.			<i>filifolia</i> Lag.			<i>filifolia</i> Lag.
<i>sarracenorum</i> Gdgr						
<i>cantabrica</i> Lag.	<i>sempervirens</i> Vill. p. p.		<i>fallax</i> R. & S. p. p.			<i>striata</i> Lamk

Résumé comparatif de la nomenclature utilisée par quelques auteurs anciens en regard des espèces que nous considérons valides.

TABLEAU VIII

10) ESPÈCES EST-EUROPÉENNES ET EXOTIQUES

Nous n'avons pu faire l'étude cytologique que de trois espèces d'*Helictotrichon* appartenant aux flores de ces régions, bien que le genre soit représenté en Afrique et en Asie par d'assez nombreux taxons. Ces trois espèces sont les *H. Krylovii* (N. Pavl.) Henr., *Mortonianum* (Scribn.) Henr. et *decorum* (Janka) Henr. Cette dernière plante, endémique des montagnes de Transsylvanie, ayant été étudiée précédemment, nous ne nous occuperons ici que des *H. Krylovii* et *Mortonianum* et nous dirons quelques mots, pour terminer, des autres espèces qui peuvent être classées parmi les *Helictotrichon*.

HELICTOTRICHON KRYLOVII (N. PAVL.) HENR.

L'*H. Krylovii* (basé sur *Avena Krylovii* N. Pavl. in Animadv. syst. Herb. Univ. Tomsk no 5-6, p. 1, 1933) est une plante sibérienne ayant apparemment une aire réduite à un certain nombre de stations disjointes (embouchure du Tschaun, cours moyen et sup. de l'Iana, cours supérieur de l'Indighirka, rive de la Lena aux environs de Yakoutsck) comme l'indique TOLMACHEV (1964) dans sa Flore de l'Arctique et comme on peut s'en rendre compte sur une carte (p. 45) de l'Atlas phytogéographique de MEUSEL & ALL. (1965).

La carte de Meusel montre encore la zone très vaste, plus méridionale, occupée par l'*H. Besseri* (Griseb.) Janch. (= *H. desertorum*), dont l'*H. Krylovii* est morphologiquement très voisin, de l'avis de Tolmachev l. c.; HOLUB (1962b) nous dit cependant que l'*H. Krylovii* par ses ligules très courtes (0,2 mm), se distingue de l'*H. desertorum* où les ligules atteignent 3 à 7 mm chez les innovations et 1 à 3 mm chez les feuilles culmaires supérieures.

Nous possédons un seul individu, très jeune, d'*H. Krylovii*. Ses feuilles encore peu développées sont pubescentes et d'un vert foncé; elles présentent en coupe transversale un tapis continu de sclérenchyme contre l'épiderme inférieur et des piliers de sclérenchyme, encore imparfaitement formés, vis-à-vis des nervures principales. Il s'agit donc d'un *Helictotrichon* typique qui trouve place dans le sous-genre II, *Helictotrichon*, de la classification de HOLUB (1958) en compagnie des *H. setaceum*, *sempervirens*, *filifolium*, etc.

Les graines, récoltées dans la région de Yakoutsck, nous ont été données par l'intermédiaire du Service d'échange du Jardin botanique principal de l'Académie des Sciences d'U.R.S.S. (Moscou). Nous avons compté à plusieurs reprises, sur des pointes de racines, le nombre chromosomique $2n = 14$ (Fig. 65). Les chromosomes, qui ne semblent pas posséder de satellites ou de constriction secondaires, présentent des centromères médians sauf pour une paire où le centromère se situe vers le tiers de la longueur du chromosome.

HELICTOTRICHON MORTONIANUM (SCRIBN.) HENR.

L'*H. Mortonianum* (basé sur *Avena Mortoniana* Scribn. Bot. Gaz. 21, p. 113, 1896) est une espèce américaine se rencontrant d'après Hitchcock (1950) dans les régions alpines du Colorado, de l'Utah et du Nouveau-Mexique. C'est le seul représentant du genre *Helictotrichon* (outre 2 espèces d'*Avenochloa*) sur le continent américain; il serait très intéressant d'étudier les relations entre cette espèce et les *Helictotrichon* eurasiatiques du groupe *desertorum*, par exemple, ou entre ces plantes et l'*H. Hideoi* (Honda) Ohwi des montagnes du Japon ($2n = 14$, TATEOKA 1954). Des relations très nettes nous semblent exister en tout cas entre l'*Avenochloa Schelliana* (Hack.) Holub, à vaste distribution eurasiatique, et l'espèce très voisine, *A. Hookeri* (Scribn.) Holub, qui se rencontre dans la partie ouest du Canada et des Etats-Unis jusqu'au Nouveau-Mexique. L'autre *Avenochloa* américain est l'*A. pubescens*, introduit.

Nous ne connaissons malheureusement les *H. Hideoi* et *Mortonianum* que par leurs descriptions bien que nous ayons déjà eu en culture à Neuchâtel des *H. Mortonianum* qui ont péri très jeunes au premier hiver. Les graines de cette espèce nous avaient été envoyées par le Prof. Askill Löve de l'Uni-

versité du Colorado (provenance: Colorado, U.S.A., tundra just below Kite Lake, W. of Alma, sept. 15, 1965, Coll. Dr. W. A. Weber). Nous avons eu le temps toutefois de prélever plusieurs racines sur cette plante et nous avons compté sur chacune le nombre $2n = 28$. Les chromosomes de cette espèce (Fig. 66) paraissent varier davantage entre eux dans leurs dimensions, que ne varient les chromosomes chez les autres espèces d'avoines que nous avons étudiées. Nous n'avons pas observé de satellites ni de constriction secondaires et les centromères sont médians, sub-médians ou se situent assez près du tiers de la longueur du chromosome.

HELICTOTRICHON DESERTORUM (LESS.) NEVSKIJ

L'H. desertorum (Less.) Nevskij (*Avena desertorum* Lessing, Linnea 9, p. 208, 1834), dont nous avons dit un mot précédemment, est une espèce importante par le rôle qu'elle joue dans la végétation des régions steppiques d'Europe et d'Asie. Plusieurs auteurs dont GAJEWSKI (1934), HOLUB 1962 b) et plus récemment GAUKLER (1969), se sont intéressés à cette espèce qu'ils ont étudiée sous l'aspect de la phytosociologie, de la chorologie, de l'écologie et de la systématique; ils nous présentent en tout cas des cartes de distribution fort intéressantes où l'aire de la plante, continue dans sa partie orientale, se trouve morcelée dans sa partie occidentale, à la périphérie des régions touchées par les glaciations.

Les plantes de la partie occidentale (morcelée) de l'aire reçoivent, dans le travail de Holub, l'appellation de «*proles basalticum*» et correspondent à l'ancien *Avena Besseri* de Grisebach. C'est sous le nom d'*H. Besseri*, en tout cas, que la plante est mentionnée par JANCHEN (1959) comme faisant partie de la flore autrichienne. Cette espèce atteint en effet la Basse-Autriche où on la rencontre dans quelques stations (près de Drasenhofen; Hexenberg ob Hundsheim; sur la frontière tchécoslovaque près de Nikolsburg). On pourra trouver aussi des renseignements d'ordre taxonomique sur l'*H. desertorum* dans ST-YVES (1931).

AUTRES ESPÈCES

St-Yves a étudié encore dans son travail un certain nombre d'espèces asiatiques qui, à en juger par les figures qu'il donne des limbes foliaires vus en coupe transversale, appartiennent au sous-genre *Archavenastrum*; c'est d'ailleurs dans ce sous-genre que ces espèces sont classées par HOLUB (1958).

Voici la liste de ces plantes, mises par St-Yves dans le genre *Avena*, et ne méritant pas toutes, d'après lui, le rang d'espèce.

<i>H. Delavayii</i> (Hack.) Henr.	Chine (Yunnan)
<i>H. virescens</i> (Nees) Henr. = <i>Avena aspera</i> Munro*	Chine (Yunnan)
	Indes (Sikkim)
	Népal
	Ceylan
<i>H. polyneurum</i> (Hook.) Henr.	Chine (Yunnan)
<i>H. Fedtschenkoi</i> (Hack.) Henr.	Turkestan
<i>H. mongolicum</i> (Rosh.) Henr.	Mongolie boréale, Transbaïcalie
	australe
<i>H. tibeticum</i> (Rosh.) Holub	Chine (Kansu)
	Tibet
<i>H. Junghuhnii</i> (Büse) Henr.	Java

* $2n = 14$, Mehra P. N. & Sharma M. L. dans Taxon 21:341 (1972).

On nous permettra toutefois de faire quelques réserves quant à l'incorporation de toutes ces espèces dans les *Archavenastrum*, au côté des *H. decorum* et *montanum* et il y aurait peut-être lieu d'approfondir davantage la question. Vues en coupe transversale, les racines des *H. virescens* et *Junghuhnii*, que nous avons pu étudier, ne possèdent pas d'anneau de sclérenchyme périendodermique comme chez les *H. decorum* et *montanum*, mais on y distingue tout au plus une légère lignification des assises cellulaires extérieures à l'endoderme. De plus, les feuilles d'*H. Junghuhnii*, les seules que nous avons eu la possibilité d'examiner, ne correspondent pas tout à fait, en coupe transversale, au dessin de St-Yves (p. 385). Les côtes, sous-tendues par des piliers de sclérenchyme, y sont un peu plus espacées et font saillie à la page inférieure de la feuille, comme chez les avoines annuelles, où le sclérenchyme est toutefois moins développé.

On fait entrer encore dans le genre *Helictotrichon* toutes les avoines vivaces d'Afrique du Sud et d'Afrique tropicale. Ces plantes ont été étudiées tout particulièrement par SCHWEICKERDT (1937) et par HUBBARD (1936).

La revision des avoines vivaces d'Afrique du Sud, entreprise par Schweickerd, porte sur 12 espèces pour lesquelles nous sont donnés la description, la synonymie, la distribution géographique et des commentaires appropriés; en voici la liste:

<i>H. quinquesetum</i> (Steudel) Schweickerd	Cape Prov. (Table Mountain)
<i>H. longum</i> (Stapf) Schweickerd	Cape Peninsula (jusqu'aux rivages maritimes)
<i>H. namaquense</i> Schweickerd	Cape Prov. (Namaqualand)
<i>H. barbatum</i> (Nees) Schweickerd	Cape Prov. (Namaqualand)
<i>H. leoninum</i> (Steud.) Schweickerd	Cape Prov. (Table Mountain, Lion's Head Mountain, Signal Hill, etc.)
<i>H. Galpinii</i> Schweickerd	Cape Prov. (Ben McDhui, 2900 m)
<i>H. capense</i> Schweickerd	Cape Prov. Cape Peninsula (Table Mountain, etc.); Natal Prov.
<i>H. hirtulum</i> (Steud.) Schweickerd	Cape Prov. Cape Peninsula
<i>H. natalense</i> Schweickerd	Natal Prov.; Transvaal Prov.
<i>H. longifolium</i> (Nees) Schweickerd	Cape Prov.; Orange Free State; Basutoland
<i>H. turgidulum</i> (Stapf) Schweickerd	Cape Prov.; Basutoland; Natal Prov.
(2n = 14 DE WET, 1960)	Orange Free State Prov.; Transvaal Prov.
<i>H. Dодii</i> (Stapf) Schweickerd	Cape Prov.

Le travail de Hubbard, moins élaboré que celui de Schweickerd, fait toutefois mention de 12 espèces d'Afrique tropicale dont 4 y sont décrites pour la première fois. Nous en donnons ici la liste pour la commodité du lecteur désireux d'avoir une vue d'ensemble sur les *Helictotrichon*.

<i>H. angustum</i> Hubbard	Kenya (Ngong Hills, 2100-2400 m)
<i>H. cartilagineum</i> Hubbard	Kenya (Timboroa, Mt. Kenya 3000 m Ngong Hills, etc.)
<i>H. Maitlandii</i> Hubbard	Southern Nigeria (Bamenda, Lakom 2100 m)
<i>H. phaneroneuron</i> Hubbard	Tanganyika
<i>H. Friesiorum</i> (Pilger) Hubbard	Kenya (Mt. Kenya 2300 m)
<i>H. milanjianum</i> (Rendle) Hubbard	Kenya, Uganda, Tanganyika, Belgian Congo, Nyasaland (on montains 2100-3300 m)
<i>H. umbrosum</i> (Hochst) Hubbard	Abyssinia (near Debra Eski)
<i>H. umbrosum</i> var. <i>micrantherum</i> Hubbard	Tanganyika (Kilimanjaro, 3750 m)
<i>H. Mannii</i> (Pilger) Hubbard	Cameroons Mtn., 1800-3000 m; Fernando Po, 2100-3000 m

<i>H. Newtonii</i> (Stapf) Hubbard	Angola
<i>H. rigidulum</i> (Pilger) Hubbard	Cameroons Mtn., 2010–3000 m
<i>H. elongatum</i> (Hochst) Hubbard	Eritrea, Abyssinia, Kenya, Uganda,
($2n = 28$, Tateoka, 1965, Kilimanjaro)	Tanganyika, Nyasaland, Southern
	Rhodesia
<i>H. lachnanthum</i> (Hochst.) Hubbard	Abyssinia, Kenya, Uganda, Tanganyika

La plupart des espèces que Schweickerdt et Hubbard décrivent ou passent en revue dans leurs travaux ont été étudiées au point de vue de leur anatomie foliaire, par POTZTAL (1951). On sait que cet auteur définit dans son travail trois types d'anatomie foliaire: le type «*Avena*», le type «*Stipavena*» et le type «*Avenastrum*».

Le type «*Avenastrum*» est propre aux avoines à feuilles non cannelées à la face supérieure (*Ecostatae* St-Y. ou *Avenochloa* Holub) et ne se rencontre pas en Afrique tropicale ou australe. Le type «*Stipavena*» caractérise les avoines aux feuilles fortement cannelées à la page supérieure, généralement étroites, convolutées et possédant des piliers de sclérenchyme en T, comme les *H. montanum*, *sempervirens*, *filifolium*, l'*Arrh. longifolium*, etc.; ce type n'est représenté, d'après Potztal, chez les avoines africaines, que par l'*H. longifolium*. Par contre le type «*Avena*» où les feuilles sont planes, souvent assez larges, minces, plus ou moins cannelées sur les deux faces, se rencontre chez l'*Arrh. elatius* et chez presque tous les *Helictotrichon* africains à l'exception d'un certain nombre d'espèces qui ont, d'après Potztal, un type anatomique «*Avena-Stipavena*» plus difficile à définir.

Si nous nous permettons ce rappel des travaux de Potztal, c'est pour mettre en lumière ici le fait que les *Helictotrichon* africains, au moins par leur anatomie foliaire, ne sont pas tout à fait assimilables aux espèces européennes. On se souviendra aussi que c'est en tablant sur cette hétérogénéité des *Helictotrichon* s. l. que Potztal, comme nous l'avons vu dans nos premiers chapitres, y inclut les *Arrhenatherum* et transforme la nomenclature.

Signalons pour terminer cette étude du genre *Helictotrichon* qu'on en rencontre encore une espèce à Madagascar; il s'agit de l'*H. Humbertii* (Camus) Henr., découvert par Humbert (Col entre le haut Mandrare et le haut Itomampy, à 1500 m) et décrit par CAMUS (1931).

AVENOCHLOA Holub

Acta horti bot. pragensis 1962, p. 82

1) AVENOCHLOA PUBESCENS (HUDS.) HOLUB

Acta Horti Bot. pragensis, 1962, p. 84.

L'*A. pubescens* est certainement, parmi les avoines vivaces, l'espèce la plus fréquente et la mieux connue. C'est une plante eurasiatique qui d'après la carte de répartition donnée par MEUSEL & ALL. (1965) s'étend de la Norvège jusqu'au nord de l'Espagne, des îles Britanniques jusqu'à l'Oural; elle occupe aussi, toujours d'après la carte de Meusel, de vastes régions montagneuses (Monts Sajan, Altaï) au sud de la Sibérie et au nord de la Mongolie, les aires européennes et asiatiques étant disjointes. On trouve encore l'*A. pubescens* en Islande et en Amérique où il a été introduit. L'espèce ne semble pas supporter les climats secs et ne se rencontre pas dans le sud de l'Espagne, en Afrique du Nord, en Sicile, en Grèce, etc. C'est une plante qui préfère les terrains calcaires assez secs (*Mesobrometum*) ou même frais et atteint 2400 m dans les Alpes.

L'*A. pubescens* est une avoine un peu particulière qui, d'après HOLUB (1961, 1962a) doit être placée dans un sous-genre propre, *Pubavenastrum*. HOLUB (1961) présente d'ailleurs une étude fort détaillée de cette espèce du point de vue de la systématique (il examine la valeur de 42 taxons se rapportant à cette espèce) et de la morphologie. Il subdivise l'espèce en quatre groupes ayant rang de «proles»: proles *pubescens*, *alpinum* Gaudin, *laevigatum* Schur, *anatolica* Holub. Concernant notre matériel, seul le groupe *alpinum* Gaudin (*Avena pubescens* var. *alpina* Gaudin Fl. Helv. I, p. 334, 1828) nous intéresse. Ces plantes sont caractérisées par des feuilles et des gaines glabres ou quasiment glabres; elles sont fréquentes en altitude.

Il semble toutefois, d'après l'uniformité des nombres chromosomiques que nous avons trouvés (toujours $2n = 14$), malgré la diversité des provenances et des phénotypes de nos plantes, qu'il ne faille pas créer de nouvelles espèces à l'intérieur de l'*A. pubescens* sensu lato, ce dont Holub s'est gardé avec raison. On pourrait décrire peut-être à l'intérieur de l'*A. pubescens*, sur des bases morphologiques, des sous-espèces en train de se différencier par «gradual speciation», sans plus.

Nous nous bornerons, étant donné les études approfondies faites par Holub sur cette avoine, à dire quelques mots de nos observations cytologiques (mitose et méiose) et à clore le chapitre par la liste des plantes que nous avons étudiées.

NOMBRE CHROMOSOMIQUE

Comme nous l'avons dit le nombre chromosomique de l'*A. pubescens* est de $2n = 14$, cette espèce possédant aussi occasionnellement des chromosomes B. Plusieurs auteurs en tout cas, sauf un, ont rapporté ce nombre: EMME (1930), NYGREN (in LÖVE & LÖVE, 1948), LÖVE & LÖVE (1956) pour des plantes d'Islande, HEDBERG (1961) sur du matériel d'Ecosse, d'Angleterre, de Norvège et de Suède, SADANAGA (1962) sur trois individus de trois pays différents (Allemagne, Norvège, Suisse), GADELLA ET KLIPHUIS (1963) chez un *A. pubescens* de Hollande, HINDÁKOVÁ ET CINCURA (1967) enfin sur une plante tchèque. Le seul comptage divergent, celui de KATTERMAN (in TISCHLER, 1936), $2n = 16$, s'explique probablement par la présence de chromosomes B ou par le bris des deux chromosomes qui possèdent des constriction secondaires, ce qui arrive fréquemment. De notre côté, nous avons rencontré à une occasion sur des fixations faites près de Fenestrelle (Italie) au moins un individu ayant une vingtaine de chromosomes. Malheureusement ces observations, faites sur des mitoses polliniques, n'étaient pas très précises. Il s'agit probablement d'un individu aneuploïde anormal, ce qui se traduisait par la présence de pollen très irrégulier.

MITOSE ET MÉIOSE

Nous avons observé sur de très nombreuses métaphases, dans les méristèmes radiculaires, les chromosomes d'*A. pubescens* (Fig. 67) sans rien remarquer de particulier sauf la présence de constriction secondaires sur une des 7 paires; les centromères sont médians ou submédians. On pourra consulter, pour plus de précisions, le travail d'HINDÁKOVÁ ET CINCURA (1967); ces auteurs ont mesuré les chromosomes de l'*A. pubescens* et établi son caryogramme.

A la méiose, nous avons aperçu fréquemment sur les stades jeunes et jusqu'à la métaphase I, des phénomènes de cytomixie. Nos Figures 68 et 153 représentent des diacinèses (une avec des chr. B); la Figure 152, une métaphase I avec 2 chromosomes B appariés; la Figure 69, une fin d'anaphase I; la Figure 70, une mitose pollinique. Comme chez les autres espèces d'avoines on rencontre occasionnellement de petits grains de pollen mêlés aux microspores normales.

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
	SUISSE			
57-727	Grisons, Engadine, Gurlaina, près de Scuol. Leg. Prof. C. Favarger	—	—	14
57-753	Grisons, près de Tiefenkastel. Leg. Prof. C. Favarger	850 m	—	14
62-809	Préalpes bernoises, sommet du Gantrisch. Leg. Prof. C. Favarger	2170 m	7	—
66-855	Préalpes bernoises, en montant au Gantrisch, bord du chemin. Leg. C. Gervais	1500 m	—	14
65-662	Jura neuchâtelais, au-dessus de Noiraigue (ouest de Neuchâtel). Leg. C. Gervais	1000 m	7	—
65-797	Préalpes fribourgeoises, Mt Moléson. Leg. C. Gervais	I 1400 m	—	14
65-798	Idem	II 1600 m	—	14
65-799	Idem	III 1900 m	—	14
66-834	Jura neuchâtelais, Chasseral, terrain assez sec. Leg. C. Gervais	1500 m	—	14
66-839	Jura neuchâtelais, Roche Devant (près de Neuchâtel). Leg. C. Gervais	1300 m	—	14
66-1095	Préalpes de Savoie, Grammont. Leg. Prof. C. Favarger	—	7	—
67-872	Jura neuchâtelais, Les Brenets, endroit om- bragé, forêt. Leg. C. Gervais	—	7+0 à 2B	—
67-945	Préalpes fribourgeoises, Le Millet, près d'Albeuve. Leg. Dr C. Béguin	1680 m	—	14
68-1451	Alpes valaisannes, au-dessus de Chandolin, prairies subalpines. Leg. C. Gervais	2100 m	—	14
68-1453	Alpes valaisannes, Col du Sanetsch, en mon- tant au Sublage, rochers et gazons alpins. Leg. C. Gervais	I 2400 m	—	14
68-1456	Idem	II 2300 m	—	14

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
68-1454	Alpes valaisannes, Vallée de Nendaz, route du barrage de Cleuson. Leg. C. Gervais	1800 m	—	14
68-1459	Alpes valaisannes, Grande-Dixence, au pied du barrage. Leg. C. Gervais	2200 m	—	14
69-1350	Jura bernois, Clos du Doubs. Leg. Dr C. Béguin	—	—	14
69-1812	Jura neuchâtelois, Camp de Vaumarcus, ouest de Neuchâtel. Leg. Prof. C. Terrier	540 m	—	14+0 à 4B*
69-2126	Alpes valaisannes, près d'Eggen, au-dessus de Zermatt. Leg. M.-M. Duckert	2100 m	—	14
FRANCE				
60-602	Jura, Arête du Reculet. Leg. Prof. C. Favarger	1600 m	7	—
62-320	Htes-Alpes, Col du Lautaret. Leg. Jardin bot. du Lautaret	2100 m	7	—
65-792	Htes-Pyrénées, Gavarnie, pelouses rocailleuses. Leg. C. Gervais	1500 m	—	14
65-1010	Htes-Pyrénées, Gèdre, bord de la route. Leg. C. Gervais	1100 m	—	14
66-445	Loiret, Montargis, friches sur sable, pH neutre. Leg. Lab. Recher. sur Pl. fourragères, Rouen	—	7	—
66-446	Htes-Alpes, St-Firmin. Leg. Lab. Recher. sur Pl. fourragères, Rouen	1300 m	7	14 + 4B*
66-447	Lozère, Les Vigne, Gorges du Tarn, Sols calcaires arides. Leg. Lab. Recher. sur Pl. fourragères, Rouen	450 m	—	14
66-448	Cantal, Salers, sur basalte. Leg. Lab. Recher. sur Pl. fourragères, Rouen	450 m	—	14
66-449	Eure, Bouafles, pelouse sur craie, talus de bord de route. Leg. Lab. Recher. sur Pl. fourragères, Rouen	—	—	14
68-1098	Htes-Alpes, Plaine de Chabotte. Leg. Lab. Recher. sur Pl. fourragères, Rouen	1500 m	—	14
68-1100	Jura, Orgelet. Leg. Lab. Recher. sur Pl. fourragères, Rouen	—	—	14
68-1230	Pyr.-Orientales, Vallée du Galbe au nord de Mt Louis, Prairie près de la route. Leg. C. Gervais	1600 m	7	—
68-1253	Pyr.-Orientales, Porta, près de la frontière d'Andorre, bord de route, éboulis granitiques. Leg. C. Gervais	1500 m	—	14

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
Herbier Gervais	Pyr.-Orientales, Vallée du Llo, prairies de montagne. Leg. C. Gervais	1500 m	7	—
69-1437	Isère, Col de l'Arzelier, au-dessus de Gûa, <i>Mesobrometum</i> . Leg. Dr C. Béguin	1150 m	—	14
	ITALIE			
69-1536	Alpes cottiennes, près de Fenestrelle, N.-O. de Pinerollo, prairies près route. Leg. C. Gervais	1200 m	—	14 + 3B
	TCHÉCOSLOVAQUIE			
66-401	Tchécoslovaquie orientale, Izra. Leg. Jardin bot. de Bratislava	—	7 + 0 à 2B	14 + 2B
	ALLEMAGNE			
66-119	Schleswig-Holstein, près d'Itzehoe. Leg. Prof. E. W. Raabe	—	—	14
	HONGRIE			
66-766	Provenance non précisée; graines recueillies dans des stations naturelles. Leg. Jardin bot. de Vácrátót	—	7	—
	RUSSIE			
66-701	Steppe de Koursk. Leg. Jardin bot. du Lautaret	—	7	14
	ANGLETERRE			
69-1807	Norfolk, Gressenhall, in old original grassland in churchyard. Leg. Dr C. E. Hubbard	—	—	14 + 0 à 2B*
69-1808	Hertfordshire, Royston heath, in grassland on chalk downs. Leg. Dr C. E. Hubbard	—	—	14 + 0 à 2B*

* Nous avons probablement plusieurs individus dans la même touffe obtenue par semis.

DESCRIPTION

Plante vivace (Planche XI) ± stolonifère et formant généralement de petites touffes; feuilles de base hautes de 10 à 30 cm, larges de 2 à 7 mm, lisses ou légèrement scabres à la marge, linéaires, planes ou pliées en V, dressées sans être raides ou un peu molles et retombantes, d'un vert légèrement glauque à la face sup., d'un vert clair brillant à la face inf., pubescentes à la marge et sur les deux faces ou seulement à la face inf. ou seulement aux marges ou presque glabres (proles *alpinum* Gaudin). Coupe trans-

versale présentant des travées de sclérenchyme et de parenchyme incolore allant d'un épiderme à l'autre vis-à-vis des nervures principales. Gaines pubescentes (ou glabres dans le proles *alpinum*) souvent marquées de lignes rouge-violacé lorsque jeunes. Tiges de 30 à 110 cm de hauteur; feuille culmaire sup. généralement courte et mesurant 0,2 à 2,5 cm de longueur; ligule des feuilles culmaires mesurant 5 à 8 mm de longueur; celles des innovations beaucoup plus courtes. Panicules de 8 à 20 cm de longueur, à rameaux secondaires bien développés. Epillets de 11 à 17 mm de longueur, portant 2 à 3 fleurs articulées et décidues égalant ou dépassant un peu les glumes inégales, jaunâtres-transparentes ou violacées à la base. Lemma $\pm$ brunâtres ou violacés dans leur moitié inf., transparents-argentés dans leur moitié sup., $\pm$ denticulés au sommet, mesurant 11 à 13 mm chez les fleurs inf., callus munis de poils relativement courts mais axes très poilus. Caryopses d'environ 5 mm de longueur.

2) AVENOCHLOA PRATENSIS (L. EM. HOLUB) HOLUB

L'*A. pratensis* est une espèce à vaste distribution géographique qui se rencontre du nord-ouest de l'Afrique jusqu'au sud de la Finlande, des îles Britanniques jusqu'à la péninsule balcanique, l'Arménie et le Caucase, du moins d'après la carte de MEUSEL & ALL. (1965). Nous n'osons pas nous prononcer actuellement, quant à nous, sur l'aire de répartition de cette plante parce que nous n'avons pas vu assez de matériel d'herbier et que notre étude cytogénétique, encore incomplète, nous révèle déjà l'existence de nombreuses races chez cette espèce, ce qui complique le problème.

Dans la partie nord-ouest de l'Europe où la plante est mieux connue, elle croît généralement dans des prés secs, des clairières, des forêts ouvertes, jusqu'à l'étage subalpin. Elle semble préférer les terrains calcaires, mais on la trouve aussi sur les sols décalcifiés ou légèrement acides. En Espagne et dans les Pyrénées orientales où se rencontrent les nombres chromosomiques les plus bas que nous ayons trouvés chez cette espèce, $2n = 84$, $2n = 98$ et $2n = 112$, la plante a un aspect, un comportement et des habitudes écologiques plus variables et différentes qu'il ne nous est pas possible d'analyser ici.

L'*A. pratensis* joue un rôle important dans plusieurs associations végétales, mais nous n'avons pu consulter qu'un nombre restreint de travaux où il est fait mention de cette graminée: citons BRAUN-BLANQUET (1949) qui décrit le *Poeta-Avenetum pratensis* en Haute-Engadine (entre 1700 et 2500 m, pentes ensoleillées, sol neutre à légèrement acide; BERSSET (1954) qui nous présente une association nouvelle à *Avena pratensis* et *Peucedanum austriacum* colonisant, dans les Alpes fribourgeoises, des pentes exposées au sud, raides et bien abritées; OBERDORFER (1957) où il est fait mention du *Viscario-Avenetum* (association ayant en Allemagne deux faciès différents: «Neckar und Donaurasse»); RIVAS GODAY ET CARBONELL (1961) qui nous renseignent enfin sur les quelques groupements végétaux des Sierra de Gudar et Jabalambre dans lesquels on peut trouver des formes espagnoles d'*A. pratensis*. Il serait intéressant d'étudier les relations qui existent entre les diverses races connues d'*A. pratensis* et les associations dans lesquelles on les trouve, mais il faudra sans doute attendre encore de nombreuses années avant que de telles études soient rendues possibles.

NOMBRES CHROMOSOMIQUES CHEZ L'A. PRATENSIS

Il convient de dire un mot tout d'abord des nombres chromosomiques qui ont été rencontrés dans le passé, par différents auteurs, chez l'*A. pratensis*. Nous examinerons en premier lieu, pour la commodité de notre exposé, les résultats obtenus par DE LITARDIÈRE (1950).

De Litardière rapporte dans son travail deux nombres chromosomiques ($2n = 14$ et $2n = 28$) attribués à trois *Avena pratensis* différents. Il faut reprendre ici chaque cas en particulier. Le premier comptage concerne une avoine portugaise (Alentejo, près de Vendas Novas) que de Litardière appelle à la suite de St-Yves, *A. pratensis* ssp. *sulcata* var. *Gayiana* et qu'il trouve diploïde avec $2n = 14$; il

s'agit en réalité d'une bonne espèce, l'*A. sulcata* Gay que nous étudierons plus loin et qui est distincte de l'*A. pratensis*. Le deuxième comptage ($2n = 28$) se rapporte à une espèce très voisine de l'*A. sulcata*, l'*A. albinervis* Boiss., récoltée à Mainça près de Coimbra, que St-Yves et de Litardière subordonnent aussi à l'*A. pratensis*; en fait cette avoine doit être considérée comme une bonne espèce ou comme une sous-espèce d'*A. sulcata*. La troisième plante étudiée par de Litardière serait un *A. pratensis* s. str. provenant du Col de l'Arzelier (prairies à 1150 m, au-dessus de Gûa, Isère) et possédant $2n = 14$ chromosomes, comme la ssp. *sulcata*.

Ce dernier comptage ne cadrant pas avec les données dont nous disposons sur la caryologie de l'*A. pratensis* s. str., nous avons demandé à un de nos amis, le Dr C. Béguin, en excursion botanique dans la région, de bien vouloir se charger pour nous de retrouver l'*A. pratensis* au Col de l'Arzelier. Ses recherches toutefois sont demeurées vaines et notre ami n'a pu retrouver à cet endroit que des *A. pubescens* qui se sont révélés diploïdes comme tous ceux que nous avons vus jusqu'à maintenant. Monsieur Béguin devait nous rapporter cependant du Grand Veymont, distant du Col de l'Arzelier d'à peine 20 km à vol d'oiseau, un *A. pratensis* possédant $2n = 126$ chromosomes, ce qui est le nombre chromosomique habituel de cette espèce comme nous le verrons plus loin.

MAUDE (1939 et 1940), quelques années avant de Litardière, rapportait de son côté le nombre $2n = 42$ pour un *A. pratensis* dont on sait seulement qu'il provenait d'Angleterre et qu'il avait été récolté par l'éminent agrostologiste Hubbard. On trouve encore, p. 26, dans le travail de Maude, un dessin des 42 chromosomes en question, vus en métaphase dans des tissus radiculaires; on remarquera qu'ils ne ressemblent pas tout à fait à des chromosomes d'avoine vivace, à en juger par la position du centromère de certains d'entre eux. Bien que le comptage de Maude figure dans beaucoup de Flores et d'Index, nous nous permettons d'émettre certaines réserves sur sa validité, sans que soit mis en doute la compétence de l'auteur anglaise (il a pu très bien arriver, par exemple, que des blocs de paraffine aient été mal numérotés ou qu'une plante cultivée au jardin ait été éliminée au profit d'une seconde qui se trouvait en mélange dans la même touffe, etc.). Le nombre $2n = 42$ avancé par Maude, qui demande à être vérifié, devient en fait de plus en plus douteux à mesure que des comptages effectués sur du matériel anglais ou sur des plantes continentales démontrent que cette espèce est un haut polyploïde ayant dans sa forme typique $2n = 126$ chromosomes.

Ce nombre $2n = 126$ a été compté pour la première fois par HEDBERG (1961) sur 6 *A. pratensis* d'Ecosse et d'Angleterre et sur 8 individus de Suède. Nous devions parvenir au même résultat quelques années plus tard, mais en découvrant qu'il existait aussi dans la partie sud de l'Europe des races moins fortement polyploïdes (GERVAIS 1966, 1968a). Les comptages que nous avons faits depuis et qui sont présentés dans le Tableau qui suit, avec quelques résultats déjà publiés, n'ont fait que confirmer nos résultats antérieurs, nous permettant en outre d'ajouter quatre nombres nouveaux ($2n = 84$, $2n = 105$, $2n = 133-135$, $2n = c. 146$) dont nous discuterons plus loin. On remarquera encore sur ce Tableau que 5 de nos plantes proviennent d'Angleterre d'où elles nous ont été envoyées, pour la plupart, par les soins du Dr Hubbard que nous ne saurions assez remercier. Le Dr Hubbard qui avait récolté les graminées utilisées par Maude dans son travail, ne se souvient plus de la provenance de ces *A. pratensis* litigieux (in litt.), mais nous a fait parvenir ces deux dernières années des graines et des plantes vivantes dans l'espoir que nous pourrions retrouver quelque part le nombre $2n = 42$. Jusqu'à maintenant nous avons toujours compté sur ce matériel anglais environ 126 chromosomes (voir le Tableau) ou, dans certains cas, nous avons constaté, sans pouvoir effectuer de comptage, que ces plantes étaient de hauts polyploïdes. Il en est ainsi pour les 4 individus suivants qui ne figurent pas dans notre Tableau:

England, Middlesex, Hampton Court	III leg. C. E. Hubbard 25-7-1969
England, Suffolk, Icklingham	leg. C. E. Hubbard 1-6-1968
England, N. W. Yorkshire, entre Giggleswick et Clapham	leg. C. E. Hubbard 3-7-1970
Scotland, Berwickshire, près de Cockburnspath	leg. C. E. Hubbard 15-7-1970

Les recherches cytologiques actuelles ayant démontré que le nombre chromosomique de l'*A. pratensis* typique est élevé et qu'une diminution du degré de polyploïdie (de 126 à 98 chromosomes par exemple) se traduit déjà par des modifications morphologiques assez profondes, il serait bien étonnant que des *A. pratensis* diploïdes (de Litardière) ou hexaploïdes (Maude) aient le même faciès que la plante typique et aient été identifiés comme tels. Tout porte à croire en fait, après les recherches effectuées pour retrouver ces races, que ces comptages reposent sur des erreurs. On pourrait encore invoquer ici

des arguments tirés de la répartition des races chromosomiques: la présence d'une race diploïde dans les Préalpes françaises et d'une race hexaploïde en Angleterre, si on se reporte à notre carte III, s'expliquerait difficilement et, dans le cas de l'*A. pratensis*, on constate qu'il faut chercher du côté des Pyrénées et de l'Espagne les races ayant les nombres chromosomiques les plus bas. Cette situation n'est d'ailleurs pas exceptionnelle ni propre aux avoines.

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
ANGLETERRE				
67-946	Norfolk entre Foulton et Oxborough, buttes sur sol marécageux. Leg. Dr P. Morisset	—	63	—
69-1806	Suffolk, Lakenheath, in short dry grassland on sandy soil. Leg. Dr. C. E. Hubbard	—	—	126
69-1809	Middlesex, Hampton Court, in Park grassland near River Thames, gravelly soil. Leg. Dr C. E. Hubbard	I —	—	124-5
69-1810	Idem	II —	—	124-6
—	Northumberland, Holy Island, on rocky slopes, growing in rock crevices. Leg. Dr C. E. Hubbard	—	—	c. 125
LETTONIE				
66-121	Saulkalne Leg. Hort. bot. Acad. Sc. Latv. Riga-Salaspils	—	c. 63	—
ALLEMAGNE				
66-116	Mecklembourg, Prerow am Darss. Leg. Prof. E. W. Raabe	—	c. 63	—
66-118	Schleswig-Holstein près d'Izehoe. Leg. Prof. E. W. Raabe	—	63	—
65-627	Heuberg-Württemberg, sur le Hörnle, près d'Ebingen. Leg. M.-M. Duckert	956 m	c. 63	—
SUISSE				
63-170	Jura bernois, environs d'Orvin. Leg. Dr C. Farron	—	c. 63	—
69-1349	Jura bernois, garide du Pavillon, près de Bienne. Leg. C. Gervais	500 m	67-69	—
62-813	Oberland St-gallois, sud-ouest de Flums. Leg. Dr E. Sulger-Büel	1775 m	c. 63	c. 124
61-703	Jura neuchâtelois, Rocher de Tablette, près de La Tourne. Leg. Dr C. Farron	1000 à 1200 m	c. 63	—
61-1057	Jura neuchâtelois, Col des Roches près du Locle. Leg. Dr C. Farron	900 à 1000 m	63	—

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
61-918	Jura vaudois, Aiguilles de Baulmes Leg. Dr C. Farron	1290 m	c. 63	—
61-1032	Préalpes fribourgeoises, au-dessus de Crésuz. <i>Mesobrometum</i> . Leg. Dr J. Berset	900 m	63-70	—
	FRANCE			
63-54	Seine-et-Oise, Mantes près de Paris. Leg. Lab. de bot. de Grignon	I —	63	—
65-291	Idem	II —	—	126
69-1438	Isère, Grand Veymont. Leg. Dr C. Béguin	1570 m	63	—
69-1537	Htes-Alpes, entre Montgenèvre et Briançon. Leg. P. Küpfer & C. Gervais	1500 m	—	137-138 + 1B
68-108	Alpes-Maritimes Mt. Mounier, pelouses ro- cailleuses. Leg. P. Küpfer	1850 m	62-63	—
69-1890	Vaucluse, Mt-Ventoux, éboulis. Leg. Dr L. Zeltner	1800 m	63 + 2 à 3B	—
68-1296	Pyr.-Orientales, Abbaye St-Martin du Canigou, près de Vernet-les-Bains. Leg. C. Gervais	700 m	73 + 2 à 3B	—
68-53	Pyr.-Orientales, Puig de la Pelade (Nord de Mt-Louis) lande à <i>Genista purgans</i> . Leg. P. Küpfer	1700 m	66-7	133
68-42	Pyr.-Orientales, Valcebollère (non loin de la frontière espagnole), rochers près de la route. Leg. P. Küpfer	1600 m	63	—
65-910	Pyr.-Orientales, Vallée du Galbe, Rocher de Caruby. Leg. P. Küpfer	1700 m	56	—
68-1180	Pyr.-Orientales, Vallée de Llo, fentes des ro- chers, éboulis grossiers. Leg. C. Gervais	1500 m	56	—
68-47	Pyr.-Orientales, Forêt domaniale de Barrès, près de Mt-Louis, clairières, buttes de mousses. Leg. P. Küpfer	1700 m	52-3	—
68-45	Pyr.-Orientales, la Cabanasse, près de Mt-Louis. Leg. P. Küpfer	1600 m	49	—
68-1261	Pyr.-Orientales, Porta, peu avant la frontière d'Andorre. Leg. C. Gervais	1500 m	c. 49	—
68-43	Pyr.-Orientales, Valcebollère (non loin de la frontière espagnole), lande à <i>Genista purgans</i> . Leg. P. Küpfer	1700 m	42	—

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
	ESPAGNE			
62-602	Prov. de Tarragone, Sierra de Musara. Leg. Dr L. Zeltner	600 à 700 m	63*	—
68-13	Prov. de Lérida, Sierra de Boumort, environs de Boixols. Leg. P. Küpfer	I 1150 m	—	c. 112
68-14	Idem	II 1000 m	—	c. 112 + 0 à 3B
68-101	Prov. de Gerona, Sierra del Cadi, Puig d'Alp. pelouses rocailleuses. Leg. P. Küpfer	2200 m	49	—
68-105	Prov. de Gerona, Nuria près de la frontière française. Leg. P. Küpfer	2300 m	49	—
68-3	Prov. d'Huesca, environs d'Arguis, 23 km après Huesca, lande à <i>Genista horrida</i> . Leg. P. Küpfer	1000 m	—	c. 98 + 0 à 1B
68-8	Prov. d'Huesca, entre Arguis et Lanave, 35 km après Huesca, lande à <i>Genista horrida</i> . Leg. P. Küpfer	1000 m	—	c. 98 + 0 à 1B
68-1444	Prov. d'Huesca, Puerto de San Barbara, S.-O. de Jaca. Leg. P. Küpfer	800 m	—	c. 98
68-1448	Prov. de Santander, Picos de Europa, Pegna Vieja, éboulis d'Aguja. Leg. P. Küpfer	1950 m	—	c. 98
68-1524	Prov. de Santander, Picos de Europa, Fuente de, rochers calcaires. Leg. P. Küpfer	1070 m	—	c. 98 + 1B
69-2006	Prov. de León, Pegna Ubigna, pelouses rocail- leuses. Leg. P. Küpfer	1350 m	—	98
Herbier Küpfer	Prov. de Jaén, Sierra de Cazorla, Cabagnas. Leg. P. Küpfer	1850 m	49	—

* A l'exception de cette plante, tous les *A. pratensis* d'Espagne que nous avons étudiés possédaient 98 chromosomes ou plus rarement 112. Il est possible que la race d'*A. pratensis* à $2n = 126$ pénètre en Espagne par les régions côtières des provinces du nord-est, mais il se peut aussi que notre avoine, cultivée au Jardin botanique depuis 1962, trois ans avant notre arrivée, ait été contaminée durant cette période par des *A. pratensis* voisins. Un examen des plantes, toujours en culture, nous a montré que les feuilles répondaient au type à 126 chromosomes, mais que les axes des fleurs étaient tantôt poilus comme chez les plantes nordiques, tantôt glabres comme chez celles du sud, ce qui peut témoigner en faveur de leur origine espagnole.

Chez l'*A. pratensis*, les comptages chromosomiques sont très difficiles, même à la méiose, et il nous a fallu nous contenter parfois de nombres approximatifs à quelques chromosomes près. Comme il semble exister aussi des hybrides ayant des génomes en nombre impair (p. ex. $2n = 105 = 15 \times$) il devient très délicat de déterminer si une plante possède 98, 105 ou 112 chromosomes. Nous sommes à peu près sûr d'ailleurs que certains individus n'ont pas de nombres chromosomiques euploïdes (Bienne 69-1349, Vernet 68-1296, Briançon 69-1537).

RACE à $2n = 84$: Nous n'avons trouvé ce nombre que tout récemment (Fig. 71) bien que la plante en question (68-43) ait été récoltée en 1968 dans les Pyrénées orientales. Le mode d'origine de cette race nous pose des problèmes que nous ne sommes pas en mesure de résoudre pour le moment. Elle pourrait provenir d'un croisement entre l'*A. pratensis* à $2n = 98$ et une autre race hypothétique à $2n = 70$ (nous verrons plus loin que nous avons réussi à produire une telle race en croisant un *A. pratensis* par un *A. bromoides*), mais son anatomie foliaire nous la ferait rapprocher aussi de certains *A. pratensis* (V. du Galbe) ayant $2n = 112$ chromosomes. Ses feuilles, assez larges, présentent en effet, en coupe transversale, 2 ou 3 travées de sclérenchyme et des angles analogues à ceux que nous avons vus chez la plante de la Vallée du Galbe. D'autre part, ses fleurs ont des axes poilus et possèdent des lemma dont la moitié inférieure est d'un brun luisant comme chez l'*A. sulcata* (Gay) Holub. Cette plante montre donc un ensemble assez déroutant de caractères hétéroclites.

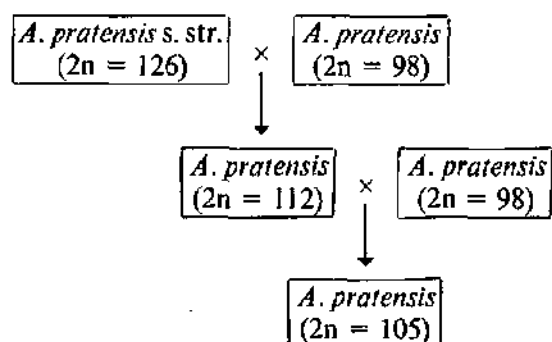
RACE à $2n = 98$: Cette race paraît tout à fait fréquente en Espagne, du Nord au Sud et d'Est en Ouest (Carte III). Elle est caractérisée par des feuilles ordinairement plus étroites et plus fermées que celles de l'*A. pratensis* typique à $2n = 126$ chromosomes, mais se distingue surtout de cette dernière par son anatomie foliaire. On remarque en effet sur les coupes transversales de feuilles de cette race (Tabl. IX) des côtes plus ou moins proéminentes à la face inférieure et souvent une seule travée de sclérenchyme complète. Un autre caractère propre aux plantes à 98 chromosomes est que leurs axes floraux sont glabres (ou à peu près), mais cette règle souffre un certain nombre d'exceptions. Dans les Pyrénées orientales, du côté français et du côté espagnol non loin de la frontière, les *A. pratensis* à $2n = 98$ chromosomes que nous avons vus ont des axes floraux poilus; en revanche les quelques individus espagnols à $2n = 112$ que nous possédons (Sierra de Boumort) ont des axes glabres à l'encontre des plantes de cette race en France. Tout se passe comme si le caractère «axes poilus» propre aux plantes nordiques passait, dans les Pyrénées orientales, sur la race méridionale à axes glabres, à la faveur de phénomènes d'introggression. Nous croyons avoir même des preuves cytologiques de cette introggression comme nous le verrons par la suite de notre exposé. Deux plantes pyrénéennes à $2n = 98$, celles de Nuria et de la Sierra del Cadi, possèdent des lemma bruns dans leur moitié inférieure comme chez la race d'*A. pratensis* à $2n = 84$ et comme chez l'*A. sulcata*; faut-il penser que ces *A. pratensis* se sont hybridés, d'une façon ou d'une autre, avec l'*A. sulcata*? Nous avons retrouvé aussi ce caractère sur une plante provenant d'Onton (Espagne, Province de Santander, rochers au-dessus de la mer, Leg. P. Küpper), mais nous n'avons pu compter avec certitude son nombre chromosomique qui ne devait pas dépasser $2n = 98$.

RACE à $2n = 112$: Nous avons rencontré à quelques reprises des plantes caractérisées par ce nombre chromosomique dans les Pyrénées orientales, du côté espagnol et du côté français. Ces individus manifestent une certaine variabilité dans leurs caractéristiques morphologiques: en Espagne (Sierra de Boumort) les axes des fleurs sont glabres et les feuilles possèdent une nervure médiane très saillante (Tableau IX) tandis que du côté français les axes des fleurs sont poilus et les feuilles munies de côtes (Vallée du Galbe, Tabl. IX) ou très épaisses (Vallée de Llo, Tabl. IX), se rapprochant par ce dernier caractère de l'*A. Requierii* (Mutel) Holub qui se rattache à l'*A. pratensis* et dont nous parlerons plus loin.

Le fait que les plantes à $2n = 112$ se rencontrent dans une zone de contact entre les races à 98 et à 126 chromosomes et que leurs caractères morphologiques, bien que variables, soient intermédiaires entre ceux des parents supposés, suggère fortement que ces individus sont de nature hybride.

Nous avons vérifié cette hypothèse en effectuant des croisements entre la race à $2n = 98$ (utilisée comme parent femelle) et divers *A. pratensis* s. str. à $2n = 126$ chromosomes. Les résultats démontrent que ce croisement est tout à fait possible; nous avons obtenu sur 121 fleurs castrées, 56 bonnes graines et les 10 que nous avons mises à germer l'ont fait sans difficulté (voir le Tableau de la page 13). L'étude des coupes transversales de feuilles des plantes hybrides obtenues nous a montré qu'elles possédaient des côtes à la face inférieure (Tabl. IX) et étaient intermédiaires par ce caractère et par leur largeur entre les deux parents. De toute façon le nombre chromosomique $2n = 112$ trouvé chez le seul hybride que nous ayons eu le temps d'étudier, confirme que le croisement a bien eu lieu. Ces plantes n'ont malheureusement pas encore fleuri; leur anatomie foliaire rappelle assez bien celle des hybrides naturels de la Vallée du Galbe (65-910, Tabl. IX) mais non pas celle des hybrides de la Vallée de Llo et de la Sierra de Boumort.

RACE à $2n = 105$: Nous avons compté ce nombre une seule fois (Fig. 72) chez une plante rapportée des environs de Mont-Louis (forêt domaniale de Barrès, 68-47); il s'agit très probablement d'un cas de rétrocroisement entre un hybride à 112 chromosomes et une avoine à $2n = 98$. Il semble que nous ayons là un exemple d'introgression entre plantes à nombres chromosomiques différents:



La race à $2n = 105$, ayant des chromosomes en nombre impair, est probablement instable et évolue vers un état d'équilibre (types à $2n = 98$, type à $2n = 112$) par perte ou par gains de chromosomes.

Il est possible que le caractère «axes des fleurs poilus» ait pu de cette façon, dans les Pyrénées-Orientales, passer de l'*A. pratensis* s. str. à la race à $2n = 98$ par l'intermédiaire des races à $2n = 112$ et $2n = 105$ possédant les axes poilus.

La présence d'avoines à 112 chromosomes, possédant des axes glabres, sur le versant espagnol des Pyrénées (Sierra de Boumort) nous paraît plus difficile à expliquer et nous préférons attendre de plus amples informations cytologiques à ce sujet.

RACE à $2n = 126$: C'est la race nordique commune qui atteint au sud les Pyrénées orientales où elle rencontre la race espagnole à $2n = 98$ et s'hybride avec elle. Voir la Carte III. Il est possible, comme nous l'avons expliqué, que cette plante atteigne l'Espagne dans les régions côtières du Nord-Est.

RACES HYPERPOLYPOÏDES à $2n = 133$, $2n = 136-138$, $2n = c. 146$: Nous avons rencontré pour la première fois avec certitude un nombre chromosomique dépassant 126 chromosomes sur une plante du Puig de la Pelade (Pyr.-Orientales) sur laquelle nous avons compté $2n = 133$ chromosomes (Fig. 73 et 75). Nous devons trouver un peu plus tard trois autres plantes fortement polyploïdes: une dans la région de Briançon avec $2n = 137-138$ (Fig. 74), une dans les environs de Bienne (Jura bernois) ayant $n = 67-69$ chromosomes, une enfin dans les Pyrénées orientales au-dessus de Vernet-les-Bains caractérisée par le nombre gamétique $n = c. 73 + 2$ à $3B$. Après la découverte de ces plantes fortement polyploïdes, nous nous sommes demandé si nous n'avions pas laissé passer inaperçus, dans nos comptages antérieurs, d'autres cas semblables. Vérification faite dans nos notes, il paraît possible que la plante des Préalpes fribourgeoises (61-1032) pour laquelle nous avons publié déjà le nombre $n = c. 63$, ait en réalité plus de chromosomes.

Ces comptages sont fort délicats et si on n'est pas prévenu de l'existence possible de races ayant un peu plus de 126 chromosomes, on peut très bien confondre par exemple une plante ayant $n = 63$ avec une autre ayant $n = 66-67$. Il est possible, étant donné une certaine marge d'erreur, que nos plantes de Bienne et de Briançon aient en réalité 140 chromosomes.

Si l'existence de races ayant 140 chromosomes nous permet de comprendre l'origine de nombres plus bas résultant de croisements interraciaux ($2n = 140 \times 2n = 126$ donne $2n = 133$), nous sommes fort embarrassé cependant pour expliquer la genèse de plantes ayant 140 chromosomes, ou à peu près 140. La race d'*A. pratensis* à $2n = 126$ étant fort répandue et d'origine probablement assez ancienne (il s'agit sans doute d'un mésopolyploïde) nous croyons que les individus hyperpolyploïdes, somme toute assez peu fréquents, ont pris naissance secondairement à partir de l'*A. pratensis* typique à $2n = 126$ chromosomes. Nous reportons à plus tard la discussion de ce problème parce que nous avons rencontré aussi ces races hyperpolyploïdes chez des plantes intermédiaires entre les *A. pratensis* et *planiculmis* qui devraient, d'après nous, porter le nom d'*A. praeusta*.

MITOSE

Nous n'avons pas l'intention de décrire ici la mitose telle qu'elle se passe chez chacune des races que nous venons d'examiner: nous n'avons pas vu celle des avoines à 84 et à 105 chromosomes et chez les autres races, dont les chromosomes mitotiques sont représentés par nos Figures 73, 74, 76, 77 et par les photographies 24 et 26, nous n'avons rien remarqué de particulier. On ne trouve, sur aucun de nos dessins et de nos photographies, de chromosomes ayant des satellites ou des constriction secondaires et nous ne nous souvenons pas d'en avoir vu bien que nous n'ayons pas prêté une attention soutenue à ces questions. On remarquera que les centromères sont médians, submédians ou situés vers le tiers de la longueur du chromosome. Les échelles représentant 10 microns, placées sur chacune de nos planches, permettront d'établir des comparaisons entre la taille des chromosomes des *A. pratensis* fortement polyploïdes et des autres espèces d'*Avenochloa*. Signalons à cet effet que la Figure 100, représentant les chromosomes d'un hybride entre l'*A. pratensis* à 98 chromosomes et l'*A. bromoides* à 42 chromosomes, montre clairement que les chromosomes «*pratensis*», au nombre de 49, sont deux fois plus petits que les chromosomes «*bromoides*» au nombre de 21, bien que tous les chromosomes de cette cellule aient subi le même traitement par la colchicine.

Nous avons rencontré des chromosomes B chez quelques-uns de nos *A. pratensis* (Fig. 76 et 77), mais il n'est pas facile d'être certain de leur nombre exact et ils doivent parfois passer inaperçus.

MÉIOSE

Nous nous sommes intéressé en premier lieu, au cours de notre étude de la méiose, à déterminer s'il existait chez les différentes races d'*A. pratensis*, que nous connaissons, des chromosomes associés en multivalents. L'analyse des diacinèses ou des métaphases I chez les hauts polyploïdes n'est pas facile, mais nous rencontrons toujours des portions de cellules où les chromosomes sont dispersés et où les multivalents, s'il s'en trouvait, seraient visibles et analysables. Toutefois, malgré des recherches attentives, nous ne pouvons affirmer avec certitude en avoir vu sauf peut-être chez la plante à $n = 73$ chromosomes de Vernet-les-Bains où nous avons aperçu quelques rares tétravalents mais pas plus d'un par cellule. Nous croyons aussi avoir observé un tétravalent chez la plante de Bienne à $n = 67-69$.

Il semble donc que chez les races à $2n = 98$ et $2n = 126$, il ne se forme que des bivalents mais que chez certains hybrides ou chez les plaotes hyperpolyploïdes ayant gagné des chromosomes, on peut rencontrer de rares multivalents et des univalents, ce qui est bien compréhensible.

En général, nous n'avons pas noté chez nos différentes races d'*A. pratensis* de grandes irrégularités méiotiques. La cytomixie, à des stades jeunes (zygotène-pachytène, phot. 35), est très répandue, mais nous n'en avons pas vu au diplotène et à la diacinèse, stades qui nous ont toujours parus normaux. Les Figures 78 et 79 représentent des diacinèses dont une est caractérisée par des chromosomes «sticky». Les métaphases I, en vue latérale, laissent voir très souvent de chaque côté de la plaque équatoriale, soit des univalents, soit des chromosomes B, soit des bivalents précocement divisés. Il est assez difficile, dans ces circonstances d'affirmer que les chromosomes isolés qu'on observe sont des univalents sans partenaires comme il serait utile de le savoir pour vérifier si certaines plantes sont des hybrides ou possèdent des nombres chromosomiques aneuploïdes.

De même, à l'anaphase I où les ponts sont assez fréquents, on se demande en voyant des chromosomes en retard entre les pôles si ce sont des univalents, des fragments ou des chromosomes B. La Figure 80, représentant une télophase I, montre par exemple différents chromosomes en retard dont deux, en tout cas, paraissent être des chromatides d'un univalent précocement scindé. La Figure 81, de la même étamine, laisse voir des univalents dont 5 sont annulaires et indiquent des changements structuraux. Chez nos avoines fortement polyploïdes du groupe *pratensis*, ces retards anaphasiques sont extrêmement fréquents et expliquent la présence de micronuclei tels que nous les avons observés assez souvent sur des tétrades ou de jeunes grains de pollen. Ces phénomènes sont sans doute responsables aussi de la formation de race aneuploïdes.

Nous avons observé enfin chez diverses races d'*A. pratensis*, quelques anomalies du pollen: des microspores plus petites que les autres, mais en faible quantité, des grains de pollen soudés par deux

et déformés, des cellules géantes aussi mais rarement, au stade où les tétrades se défont en grains de pollen indépendants. Voir à ce sujet notre chapitre sur les anomalies méiotiques.

NOMENCLATURE

La description de cette espèce très connue et largement répandue remonte à Linné (Spec. Pl. p. 80, 1753). Toutefois HOLUB (1959a) se voit contraint de corriger la diagnose linnéenne, d'une part parce qu'elle se réfère à des descriptions anciennes qui, d'après Holub, ne désignent pas l'*A. pratensis*, d'autre part parce que l'*A. pratensis* dans l'herbier de Linné est représenté par 4 témoins dont 3 sont sans indication de provenance et d'étiquettes de la main de Linné alors que le dernier, avec une étiquette de Linné, est un spécimen espagnol ne représentant pas l'*A. pratensis* typique.

L'*Avenochloa pratensis* (L. em. Holub) Holub est étudié en détail dans un autre travail de HOLUB (1961) où cet auteur s'efforce dans un premier temps, de montrer les différences qui existent entre l'*A. pratensis* et toute une série de taxons voisins puis, en second lieu, analyse 32 taxons infraspécifiques se rapportant à l'*A. pratensis*. Holub ne leur attribue pas beaucoup de valeur, étant d'avis que ce sont plutôt des formes écologiques. Comme nous connaissons maintenant un bon nombre de races chromosomiques chez l'*A. pratensis* et qu'il en existe sans doute encore d'autres, il faut peut-être réserver notre jugement et ne pas conclure trop vite que toutes ces variations mineures sont sans importance.

Dans l'état actuel de nos recherches, il ne nous paraît pas possible cependant d'attribuer à telle race chromosomique tels caractères morphologiques, correspondant à des taxons déjà décrits ou à décrire. Nous avons cru la chose réalisable, au début de notre étude des races chromosomiques d'*A. pratensis* (GERVAIS 1968a), parce que nous ne disposions pas à cette époque de beaucoup de matériel. En réalité, les races chromosomiques d'*A. pratensis* ne correspondent que grosso modo (à cause de phénomènes d'introgression?) à des ensembles de caractères morphologiques et s'intègrent tant bien que mal à la nomenclature ancienne.

Avenochloa pratensis (L.) Holub s. str.

Les comptages chromosomiques réalisés par HEDBERG (1961) sur des plantes de Suède, d'Ecosse et d'Angleterre et une bonne partie de nos résultats montrent que la race à $2n = 126$ chromosomes est très répandue, surtout dans le Nord-Ouest de l'Europe, et nous croyons qu'il faut la considérer comme représentant l'*A. pratensis* typique. Comme dans l'herbier de Linné, 3 *Avena pratensis* sur 4 sont sans indication de provenance et que la 4^e plante, venant d'Espagne, peut correspondre à une avoine ayant $2n = 98$ ou $2n = 112$ ou un autre nombre, il nous paraît nécessaire de choisir un néotype et nous proposons à cet effet une plante cultivée ici sous le No 66-118, récoltée dans les environs d'Izehoe dans le Schleswig-Holstein par le prof. E. W. Raabe et sur laquelle nous avons compté le nombre $2n = 126$. Des témoins séchés ont été déposés à l'Herbier de l'Institut de botanique de Neuchâtel.

Avenochloa vasconica (Senn.) Gervais comb. nov. basé sur *Avena vasconica* Senn. in schedulis, Sennen Plantes d'Espagne, 1928, No 6711. Alava, Lagran, La Rosa de la Cruz, 1300 m, Leg. Dr. M. Losa.

De même que la race à $2n = 126$ chromosomes paraît fort répandue en Europe, au nord des Pyrénées, celle à $2n = 98$ chromosomes semble aussi très stable et très fréquente en Espagne et mérite une appellation propre. Certes, les caractéristiques morphologiques de ces plantes, à cause sans doute de phénomènes d'introgression, ne sont pas absolument constantes dans certaines régions, mais la majorité des individus peuvent être reconnus par un ensemble de caractères: 1° leurs feuilles sont généralement plus étroites que celles de l'*A. pratensis* s. str. ou des hybrides à $2n = 112$ chromosomes; 2° en coupe transversale (Tabl. IX), les feuilles laissent voir à la face inférieure des angles $\pm$ proéminents correspondant aux piliers de sclérenchyme dont un seul, la plupart du temps, va d'un épiderme à l'autre; 3° les axes des fleurs sont glabres sauf chez certains individus des Pyrénées orientales.

Ceci dit, quelle nomenclature faut-il adopter pour désigner les plantes à 98 chromosomes? Pourrait-on utiliser à cette fin la «sous-espèce *iberica*», taxon créé par St-YVES (1931) et qui réunit dans son travail, tous les *A. pratensis* possédant des axes floraux glabres?

La ssp. *iberica* de St-Yves est subdivisée par cet auteur en 3 variétés; ce sont les var. *Gonzaloi* (Senn.) St-Y., *vasconica* (Senn.) St-Y. et *Sennenii* St-Y. D'après les figures présentées dans le travail de St-Yves pour illustrer les types d'anatomie foliaire de ces variétés, seule la var. *vasconica* (et peut-être aussi la var. *Sennenii* non illustrée) possède des feuilles marquées de côtes à la face inférieure, la var. *Gonzaloi* ayant des feuilles lisses. Nous avons pu vérifier ce fait sur des isotypes de ces deux plantes et sur du matériel déterminé par St-Yves conservé à Genève.

Le caractère «feuilles cannelées inférieurement» étant le plus fidèle pour permettre l'identification des avoines à $2n = 98$ chromosomes, on peut conclure que la var. *vasconica* seule semble correspondre à cette race, mais qu'il n'est pas certain en revanche que la var. *Gonzaloi* (considérée par HOLUB, 1962a, comme une espèce: *Avenochloa Gonzaloi* et comme synonyme de la ssp. *iberica*) soit une plante ayant 98 chromosomes.

On pourrait se demander encore si les plantes à $2n = 98$ ne correspondent pas aussi à ce que St-Yves appelle *A. pratensis* ssp. *pratensis* var. *pungens* (Senn.) St-Y. Cette variété à feuilles cannelées à la page inférieure est mise par St-Yves dans la ssp. *pratensis* pour la bonne raison que les axes des fleurs y sont poilus. Nous croyons toutefois que ce taxon, caractérisé en outre par des feuilles larges et très épaisses, se rapporte vraisemblablement à des individus à $2n = 112$, non pas à des *A. pratensis* ayant 98 chromosomes et des axes floraux poilus.

L'*Avena vasconica* Sennen nous paraît être la plante qui correspond le plus sûrement à la race chromosomique ayant 98 chromosomes; nous la transférons dans le genre *Avenochloa* et nous en donnerons une description un peu plus loin.

Avenochloa Requierii (Mutel) Holub Acta Horti bot. Pragensis 1962, p. 84.

Cette plante trouvée pour la première fois dans les bois de pins près de Narbonne par Requier est caractérisée principalement par des feuilles étroites et très épaisses d'aspect jonciforme. Nous avons sous les yeux une récolte probablement faite par Requier (parmi les *Pinus maritima* à Fontfroide près Narbonne - nova species) et une autre provenant de Villefranche, où nous pouvons lire sur l'étiquette «*A. longifolia* Req. DC.» écrit de la main de De Candolle. Ces deux plantes peuvent être considérées d'après nous comme représentant le type de l'espèce.

C'est sans doute en se basant sur ce matériel que Duby, dans le «Botanicon Gallicum» I, p. 514 (1828), publie le nom d'«*Avena longifolia* Req. et DC. ined.» en ne tenant pas compte du nom d'*Avena longifolia* déjà publié valablement par Thore pour désigner une autre plante que Duby débaptise pour l'appeler *Avena Thorei*. Mutel Fl. fr. IV, p. 62 (1837), s'élève à juste titre contre cette façon de procéder, remplace l'*A. longifolia* Req. et DC. par le nom d'*Avena Requierii* Mutel et rétablit le nom d'*A. longifolia* Thore.

Quatre individus parmi les *A. pratensis* que nous avons en culture à Neuchâtel peuvent répondre grosso modo à la description de l'*A. Requierii*, mais chacun possède un nombre chromosomique différent!

1° La plante que nous avons récoltée au-dessus de Vernet-les-Bains (tout près de Villefranche) possède des limbes foliaires très épais et le nombre chromosomique $2n = c. 146$.

2° Un individu récolté par P. Küpfer à Valcebollère (68-42), atteignant 1,50 m de hauteur et ayant des feuilles épaisses, très longues, possède $2n = 126$.

3° Une autre plante à feuilles épaisses mais beaucoup plus courtes (68-53) récoltée par P. Küpfer au Puig de la Pelade possède $2n = 133$.

4° Une plante enfin que nous avons recueillie sur des rochers dans la Vallée de Llo (68-1180) possède aussi des feuilles très épaisses, de longueur moyenne, mais le nombre chromosomique $2n = 112$.

Il est possible que l'*A. Requierii* soit au fond un hyperpolyploïde mais, s'hybridant avec d'autres races, il transmet ses caractéristiques morphologiques à d'autres individus moins fortement polyploïdes. Du point de vue de la nomenclature, on peut toujours utiliser le nom d'*Avenochloa Requierii* pour désigner les plantes à feuilles très épaisses, mais on risque de recouvrir sous ce nom toutes une série de plantes cytologiquement très différentes.

Nous ne nous attarderons pas pour le moment à essayer de rattacher les autres races chromosomiques que nous avons trouvées ($2n = 84, 105, 112$) à une nomenclature ancienne ou à inventer, ce problème nous paraissant trop difficile. De même, les questions de synonymie sont peut-être insolubles parce que nous ne pouvons connaître les nombres chromosomiques correspondant aux taxons anciennement décrits.

DESCRIPTION

Avenochloa pratensis (L.) Holub Acta Hort. bot. Pragensis 1962, p. 84.

Plante vivace cespiteuse (Planche VII) dont les touffes sont constituées de quelques feuilles desséchées de la saison précédente et de feuilles vertes; celles-ci hautes de 5 à 25 cm, larges de 1,5 à 5 mm, en gouttière ou largement ouvertes, parfois très légèrement spiralées, dressées et rigides sans être raides, glabres, généralement scabres à la marge; face inférieure lisse et d'un vert sombre, la supérieure glauque et pruinée présentant 2 lignes parallèles médianes correspondant à l'emplacement des cellules bulliformes; coupe transversale présentant plusieurs travées de sclérenchyme (et de parenchyme incolore) allant d'un épiderme à l'autre vis-à-vis des nervures principales. Gaines glabres, marquées souvent de petites lignes rouge-violacé lorsque jeunes devenant d'un beige-blanchâtre en vieillissant. Tiges de 50 à 85 cm de hauteur, feuilles culmaires supérieures de 0,5 à 3 cm de longueur; ligules triangulaires de 2 à 5 mm de longueur. Panicules de 8 à 18 cm de longueur, dressées, étroites. Epillets de 18 à 25 mm de longueur, portant 4 à 6 fleurs aristées, toutes articulées et décidues, dépassant les glumes inégales brunâtres ou un peu violacées. Lemma jaunâtres ou plus rarement teintés de violet, terminés en pointe ou par 2 ou 4 dents $\pm$ longues, celui de la fleur inf. mesurant 12 à 16 mm, callus muni de poils, de même que les axes des fleurs. Caryopse mesurant 4 à 5 mm, velu au sommet.

Avenochloa vasconico (Senn.) Gervais

Cette plante (Planche VII) diffère de la précédente par les caractères suivants: feuilles étroites ayant 1,5 à 2,5 mm (rarement 3) de largeur, courtes (5 à 10 cm) ou assez longues (10 à 30 cm) chez certaines populations, raides et souvent piquantes, terminées par un mucron, finement striées à la face inférieure et présentant en coupe transversale une seule travée complète de sclérenchyme (et de parenchyme incolore) allant d'un épiderme à l'autre; ces travées complètes ou incomplètes déterminent à la face inférieure de la feuille des angles $\pm$ proéminents (chez certaines populations des Monts Cantabres, à feuilles un peu plus larges, il peut y avoir 2 ou 3 travées complètes de sclérenchyme).

Ligules oblongues-pointues de 3 à 6 mm de longueur. Axes des fleurs habituellement glabres ou avec quelques rares poils vers le sommet ou encore assez poilus chez certaines populations des Pyrénées orientales. Lemma parfois brun-luisant dans leur moitié inférieure comme chez l'*A. sulcata*.

Avenochloa Requeirii (Mutel) Holub Acta Hort. bot. Pragensis 1962, p. 84.

Cette espèce se reconnaît principalement à ses feuilles jonciformes très épaisses (Tabl. IX), mais comme nous l'avons dit ce phénotype recouvre plusieurs races. TRABUT (1889) et ROUY (1913) ont tort de placer l'*Avena Requeirii* dans le groupe *bromoides*.

3) AVENOCHLOA PLANICULMIS (SCHRADER) HOLUB

Nous connaissons encore assez mal cette espèce dont nous ne possédons qu'un seul individu vivant, provenant des Monts Tatra, et reçu par l'intermédiaire de la Station de Recherches scientifiques des Monts Tatra de Zakopane (Pologne). Cette plante est remarquable par ses feuilles carénées, très larges (8 à 12 mm), très scabres à la marge, par ses gaines et ses tiges fortement comprimées, par sa panicule dense et serrée dont les épillets sont souvent panachés de brun et de violet. L'individu que nous avons en culture est reconnaissable aussi à son feuillage vert-jaunâtre vif qui tranche sur toutes les autres espèces que nous cultivons.

Nous ne savons pas dans quelles associations cette espèce se rencontre ni quelle est son écologie. Les quelques indications que nous avons trouvées dans la Flore de HEGI (1906-08) font mention de forêts claires et de prairies alpines humides jusqu'à la zone du «kniefholz», mais cet auteur, comme plusieurs autres, fait entrer dans l'*A. planiculmis* des formes autrichiennes (plantes de Pernegg, par

exemple) qui n'en sont pas et qui correspondent à des types intermédiaires entre les *A. planiculmis* et *pratensis*. Schrader et plus tard Koch parlent quant à eux de régions alpines ou subalpines maréageuses.

D'après HOLUB (1962a), cette espèce est endémique des Carpathes et de la partie est des Monts des Sudètes, mais certaines formes moins luxuriantes des Balkans et d'autres pays du sud de l'Europe s'y rattachent. L'auteur fait peut-être allusion ici, en parlant du sud de l'Europe, à l'*Avena planiculmis* var. *taurinusensis* décrite par Belli (in Malpighia IV, p. 363, 1890) d'après des plantes de la région de Turin. Notons encore que GOLA (1912) soutient que le véritable *A. planiculmis* existerait en Italie et cite à l'appui de sa thèse un spécimen de l'herbier de Cesati qui est bien, d'après la photographie présentée, de l'*A. planiculmis*. Ce spécimen a-t-il été récolté réellement en Italie?

NOMBRE CHROMOSOMIQUE ET MITOSE

Le nombre chromosomique de l'*A. planiculmis* a été compté pour la première fois par REESE (1953) qui trouve $2n = c. 126$ sur des plantes cultivées au Jardin botanique de Göttingen dont la provenance n'est pas précisée. SKALINSKA & ALL. (1961) quelques années plus tard devaient retrouver à peu près le même nombre ($2n = c. 120$) sur du matériel récolté dans la partie ouest des Monts Tatra (Kominý Tylkove, pentes herbeuses vers 1600 m d'altitude).

Ainsi que nous l'avons mentionné précédemment, nous ne possédons qu'un seul individu de cette espèce et il provient aussi des Monts Tatra. Nous avons déjà publié dans une note (GERVAIS 1966), à propos de cette plante, le nombre $2n = 126 +$ probablement 2 chromosomes B; ce comptage est illustré par notre Photographie 28 qui montre une longue cellule dont un petit secteur contenant 6 chromosomes s'est brisé et détaché. Les centromères sont médians, submédians, ou situés vers le tiers de la longueur des chromosomes. Nous n'avons pas vu de satellites ni de constriction secondaires, mais nous avons aperçu en revanche des chromosomes B de la taille à peu près d'un demi chromosome A. Nous n'avons malheureusement pas eu le loisir encore d'étudier la méiose de cette espèce.

NOMENCLATURE

L'*Avena planiculmis* a été décrit par Schrader (Fl. germ. I, p. 381, 1806) d'après des plantes de Silésie récoltées au Schneeberg près de Glatz, par Seliger. Le texte très élaboré de Schrader permet de reconnaître la plante sans difficulté et le nom d'*A. planiculmis* est en tous cas admis par HOLUB (1961) même s'il n'a pu retrouver le type de l'espèce. La plante peut sans doute se retrouver actuellement dans la localité somme toute assez précise indiquée par Schrader.

HOLUB (1961) remarquant des différences de taille assez grandes entre diverses populations d'*A. planiculmis* nous donne à ce propos quelques mesures statistiques intéressant 6 caractères (largeur des feuilles, longueur des épillets, etc.). Les mesures effectuées mettent en évidence un gradient qui indique que ces plantes, d'est en ouest, ont des dimensions de plus en plus grandes. Les différences significatives rencontrées pourraient permettre, d'après Holub, la création de nouveaux taxons mais, dit-il, une meilleure connaissance des plantes des Balkans serait nécessaire de même que des études cytologiques; nous ne le contredirons pas sur ce point.

SYNONYMIE

Avenochloa planiculmis (Schrader) Holub Acta Hort. Bot. Pragensis, p. 84 (1962).

Avena planiculmis Schrader Fl. germ. I, p. 381 (1806).

Avena latifolia Host Gram. austr. IV, p. 19 (1809).

Avena pratensis L. ssp. *planiculmis* (Schrader) St-Y. Candollea IV, p. 451 (1931).

Helictotrichon planiculme (Schrader) Pilger Fedde Rep. Spec. nov. Regni Veget. 45, p. 6 (1938).

DESCRIPTION

Plante vivace (Planche VIII) formant des touffes $\pm$ lâches dont les rejets se déracinent facilement. Feuilles des innovations de 5 à 22 cm de hauteur, larges de 8 à 12 mm, d'un vert-jaunâtre vif, assez raides, carénées, naviculaires à l'extrémité, à marges jaunâtres très scabres parfois un peu poilues à la base; coupe transversale présentant vis-à-vis des nervures principales de nombreux piliers de sclérenchyme (et de parenchyme incolore) allant d'un épiderme à l'autre; nervure centrale bien dégagée; épidermes inf. et sup. plans et parallèles. Gaines comprimées, les intérieures teintées de violet, les autres desséchées et d'un beige-grisâtre. Tiges de 60 à 120 cm de hauteur; feuille culmaire supérieure de longueur variable (1 à 14 cm) mais plus souvent courte, naviculaire et appliquée contre la tige; ligules triangulaires de 4 à 8 mm de longueur, celles des innovations beaucoup plus courtes. Panicules de 10 à 25 cm de longueur, à rameaux secondaires assez développés, portant de nombreux épillets; ceux-ci longs de 20 à 25 mm (nous en avons vu quelques-uns ayant 30 à 35 mm sur une plante de Silésie, cultivée autrefois dans un jardin botanique à Vaumarcus, près de Neuchâtel), portant 6 à 7 fleurs aristées toutes articulées et décidues et dépassant les glumes verdâtres ou violacées. Lemma $\pm$ denticulés au sommet ou sans dents, jaune-verdâtre ou très souvent marqués de violet et de brun; celui de la fleur inférieure long de 14 à 17 mm. Callus muni de poils assez courts; axes des fleurs généralement poilus seulement vers le haut. Caryopse de 4 à 5 mm de longueur légèrement hispide au sommet.

4) AVENOCHLOA DAHURICA (KOMAROV) HOLUB ACTA HORT. BOT. PRAGENSIS, p. 84 (1962)

Avena dahurica Komarov Fl. Poluostrova Kamtchatki I, p. 159 (1927).

Cette espèce est très voisine de l'*A. planiculmis*, mais l'individu que nous avons en culture, reçu du Prof. L. J. Malyshev (Transbaïcalie orientale, près du village de Kalga, forêt de bouleau Leg. G. Peshkova et L. Ovczinnikova) est encore trop jeune pour être comparé à notre *A. planiculmis*. Ses feuilles, une année après le semis, sont déjà très larges, atteignant 10 mm, mais elles sont moins carénées que celles de l'*A. planiculmis* et de couleur différente: glauques au lieu d'être d'un vert-jaunâtre vif. Comme nous ne possédons qu'un individu de chaque espèce, il vaut peut-être mieux ne pas généraliser ces observations.

L'*A. dahurica* et l'*A. planiculmis* sont sans doute deux espèces vicariantes dont l'une (*planiculmis*) est limitée aux Carpathes et à des régions avoisinantes, tandis que l'autre (*dahurica*) possède une aire beaucoup plus orientale, puisqu'elle se rencontre du lac Baïkal jusqu'au cours inférieur de l'Amour, en Mongolie et en Mandchourie et se trouve représentée au Kamtchatka par une variété isolée particulière. On trouvera d'ailleurs plus de détails sur cette espèce dans la Flore de l'Arctique russe de TOLMACHEV & ALL. (1964).

NOMBRE CHROMOSOMIQUE ET MITOSE

Le nombre chromosomique de cette espèce, étudié pour la première fois par SOKOLOVSKAYA (1963), a été estimé par cet auteur à $2n = c. 120$. Nous avons observé de notre côté, dans une cellule méristématique de racine aux contours visibles (Fig. 82), une métaphase présentant peu d'ambiguïtés où il nous a été possible de compter le nombre $2n = 126$ chromosomes.

Les chromosomes de l'*A. dahurica*, comme ceux des *A. pratensis* et *planiculmis*, sont de taille relativement petite et possèdent des centromères médians, submédians ou qui sont situés vers le tiers de la longueur des chromosomes. Nous n'avons pas vu de satellites ni de constriction secondaires. La plante n'ayant pas encore fleuri, nous n'avons pu étudier la méiose.

Nous ne donnerons pas ici de description, puisque nous n'avons pas de matériel en main et que cette plante ressemble à l'*A. planiculmis* étudié précédemment; elle en diffère, d'après HOLUB (1961) par ses dimensions plus réduites (plante haute de 50 à 80 cm), par ses panicules plus pauvres en épillets, ceux-ci étant par ailleurs de couleur jaune paille.

5) AVENOCHLOA × PRAEUSTA (REICHENBACH) GERVAIS

Nous entendons, par ce nom d'*A. praeusta*, les plantes d'Europe centrale qui sont habituellement désignées aujourd'hui sous le vocable d'*Avenochloa alpina* (Sm.) Holub ou d'*Helictotrichon alpinum* (Sm.) Henrard; nous en dirons plus loin les raisons.

Nous avons intentionnellement traité de cette espèce à la suite de la description des *A. pratensis* et *planiculmis* parce qu'elle se situe, par ses caractères morphologiques, à mi-chemin entre ces deux espèces qu'il importait tout d'abord de connaître. L'*A. praeusta* est de ce fait quelque peu difficile à définir. C'est un *A. pratensis* luxuriant ou un *A. planiculmis* rachitique.

HOLUB (1958) nous donne à ce sujet quelques mesures statistiques tirées de la largeur des feuilles des innovations où l'on se rend compte que les dimensions se rapportant à l'*A. praeusta* (ou *alpina*) sont intermédiaires entre celles des *A. pratensis* et *planiculmis*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	S
<i>A. pratensis</i>	265	298	43	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	614
<i>A. alpina</i>	4	107	244	164	72	12	3	2	-	-	-	-	-	-	-	608
<i>A. planiculmis</i>	-	-	8	25	57	50	86	77	67	49	34	17	2	2	1	475

Largeur des feuilles d'innovations (en mm) chez les espèces tchécoslovaques du groupe *pratensis* - *planiculmis*. D'après HOLUB (1958), p. 110.

On constatera sur ce Tableau que les largeurs moyennes des feuilles des trois plantes sont distinctes, mais que l'éventail des variations de l'*A. praeusta* (ou *alpina*) est complètement recouvert par ceux des deux autres espèces, ce qui met en lumière les difficultés éprouvées par le taxonomiste qui voudrait identifier l'*A. praeusta* à ce caractère. Il en va d'ailleurs de même pour la taille de la plante (ayant 50 à 130 cm d'après Holub), le nombre des épillets, et d'autres caractères. On pourrait appeler *A. praeusta* les plantes qui ressemblent à l'*A. pratensis* mais qui sont plus grandes, possèdent des feuilles plus larges et se rencontrent en dehors de l'aire de l'*A. planiculmis*, celle-ci étant assez bien délimitée sauf dans sa partie sud. L'étude de cette question nécessite de toute évidence des données cytologiques et nous en apportons ici quelques-unes.

NOMBRES CHROMOSOMIQUES

Nous avons en culture quatre individus qui peuvent se rapporter à l'*A. praeusta*, mais ils sont assez différents les uns des autres. L'un d'eux, en particulier est une plante très luxuriante dont les feuilles atteignent 50 à 60 cm de longueur et 4 à 7 mm de largeur; elle provient de Suisse (Canton de St-Gall; au-dessus d'Amden, près du lac de Walenstadt, alt. 1600-1750 m) et nous a été donnée par monsieur H. Seitter que nous remercions beaucoup. Nous n'avons malheureusement pas vu les tiges et les fleurs de ces individus remarquables. Une autre de nos plantes nous a été envoyée par l'intermédiaire du Service d'échange de graines du Jardin botanique de Vácrátót (Hongrie), mais nous n'avons pu

obtenir d'indications précises sur sa provenance; nous savons seulement qu'elle a été récoltée dans la nature par monsieur Z. Barath. C'est une plante vigoureuse, à feuilles plutôt glauques, raides, de 3 à 6,5 mm de largeur. Deux autres *A. praeusta* nous viennent enfin de régions assez voisines de Styrie; l'une de Pernegg (localité classique mentionnée par Hegi), l'autre d'Ulserberg bei Kraubath d'où elle nous a été ramenée par monsieur P. Correvon que nous remercions vivement. Ces deux plantes ont des feuilles assez glauques de 3 à 5 mm de largeur mais pas aussi raides ni aussi vigoureuses que celles de la plante de Hongrie. Le spécimen d'Ulserberg nous a été donné comme étant de l'*Helictotrichon conjungens* (Hack.) Widder, serpentinicole. Cet *H. conjungens* dans le Cat. fl. austr. 1, 4 (Janchen 1959) est considéré comme une espèce différente de l'*H. alpinum*, mais ses caractères distinctifs sont encore mal connus.

Vues en coupe transversale, les feuilles de nos quatre plantes (Amden, Vácrátót, Pernegg, Ulserberg) montrent toutes cependant des caractères propres à l'*A. planiculmis*: nervure médiane bien dégagée, épidermes inf. et sup. plans et parallèles, travées de sclérenchyme nombreuses (Tabl. IX). Ce fait nous autorise à penser que l'*A. planiculmis* a sans doute contribué à leur naissance, mais allons plus loin; quels sont les nombres chromosomiques de ces plantes? Nous les présentons dans le tableau suivant.

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
62-769	Autriche, Styrie, Pernegg près de Bruck. Leg. Dr C. Farron	—	—	c. 120
69-1661	Autriche, Styrie, Ulserberg bei Kraubath. Leg. P. Correvon	600 m	—	c. 120
69-2118	Suisse, St-Gall, au-dessus d'Amden, près du lac de Walenstadt. Leg. H. Seitter	1600-1750 m	—	137-140 + chr. B?
68-288	Hongrie; provenance non précisée. Leg. Jardin bot. de Vácrátót	—	70 + 11	—

Nous n'avons malheureusement pas réussi à compter avec exactitude les chromosomes de 3 de nos plantes, nos préparations concernant le matériel d'Autriche en particulier, étant assez mauvaises. Une approximation valant mieux que rien du tout, nous publions quand même nos résultats mais en pensant que le nombre chromosomique des plantes d'Autriche est probablement de $2n = 126$.

Le nombre $2n = 137$ à 140 que nous rapportons pour le matériel suisse est déjà plus précis et nous permet de dire que cette plante est sans doute un hyperpolyploïde. Il en est de même pour l'avoine de Hongrie sur laquelle nous avons pu compter avec précision cette fois le nombre $n = 70 +$ un uni-valent.

Le cas de ces deux dernières plantes rappelle celui des *A. pratensis* de Briançon, de Vernet-les-Bains, du Puig de la Pelade (et peut-être celui des avoines de Bienne et des Préalpes fribourgeoises), où nous avons rencontré des nombres chromosomiques élevés, apparemment aneuploïdes la plupart du temps. Quelle est l'origine de ces nombres trouble-fête?

Dans les Pyrénées orientales, on pourrait toujours expliquer la naissance de ces hyperpolyploïdes comme résultant de croisements entre la race d'*A. pratensis* à $2n = 84$ chromosomes, de découverte récente, et des races plus fortement polyploïdes ayant donné des gamètes non réduits; on peut imaginer par exemple le croisement suivant:

$$\begin{array}{c}
 \boxed{A. pratensis \quad 2n = 84} \\
 \vdots \\
 \boxed{\text{gamète normal} \quad n = 42}
 \end{array}
 \times
 \begin{array}{c}
 \boxed{A. pratensis \quad 2n = 98} \\
 \vdots \\
 \boxed{\text{gamète anormal} \quad n = 98}
 \end{array}
 = 2n = 140$$

Toutefois, le même phénomène d'hyperpolyploïdisation se rencontrant dans d'autres régions où on ne trouve pas d'avoines ayant des nombres chromosomiques bas, on peut penser qu'il s'explique par une cause plus générale.

Nous croyons que les plantes hyperpolyploïdes se sont formées accidentellement et secondairement à la suite de répartitions inégales des chromosomes anaphasiques chez les avoines à $2n = 126$. Ces répartitions inégales semblent s'expliquer non pas par la présence de multivalents, dont l'existence nous paraît douteuse chez l'*A. pratensis* à $2n = 126$, mais plutôt par la non-disjonction de certains bivalents ou par la présence d'univalents anarchiques résultant d'hybridation entre plantes différentes à $2n = 126$. Les hyperpolyploïdes en effet se trouvent généralement à des carrefours, dans des régions où il y a rencontre de races ou d'espèces diverses. Ainsi en est-il dans les Pyrénées orientales où nous avons décelé de multiples races, dans le centre-est de l'Europe où l'*A. planiculmis* rencontre l'*A. pratensis*, dans le haut Briançonnais qui n'est pas très éloigné des régions d'Italie où se trouve l'*A. planiculmis* var. *auriniensis*.

MITOSE ET MÉIOSE

Les chromosomes mitotiques de l'*A. praeusta*, qu'il s'agisse des plantes ayant $2n = c. 120$ ou $2n = c. 140$, ne sont pas différents apparemment, par leur taille et leur forme, des chromosomes des *A. pratensis* et *planiculmis*. Nous n'avons pas observé non plus la présence de satellites ou de constriction secondaires, mais nous croyons avoir vu des chromosomes B chez la plante d'Amden.

Faute de tomber sur du matériel approprié, nous n'avons pas pu étudier, chez la plante de Pernegg, les stades les plus intéressants de la méiose : la diacinèse, les métaphases et les anaphases I et II. Nous avons vu en revanche 1° le zygotène et le pachytène, fortement perturbés par des phénomènes de cytomixie et de «bourgeonnement de la chromatine»; 2° des jeunes grains de pollen ayant souvent 1 à 3 micronuclei; 3° du pollen un peu plus âgé qui paraissait normal, sauf quelques petits grains, bien qu'il soit difficile de dire à ce stade si du pollen est viable ou anormal. Sur le jeune pollen, les micronuclei, observés de près, présentaient diverses formes : petits anneaux ouverts ou fermés, haltères, etc. Ces micronuclei indiquent peut-être que cette plante est aneuploïde ou de nature hybride.

Chez la plante hongroise, nous avons eu la chance de voir tous les principaux stades de la méiose et de pouvoir compter avec précision le nombre $n = 70 + 1$ univalent sur des prophases II (Fig. 84), sur des métaphases I (Fig. 83 et Phot. 27) et sur des anaphases I. Nous n'avons pas vu de multivalents à la métaphase; les anaphases I présentaient souvent des ponts et des chromosomes en retard, ce qui explique que nous ayons aperçu à maintes reprises, sur les tétrades et le jeune pollen, un ou plusieurs micronuclei. L'univalent que nous avons signalé est sans doute responsable de la formation constante d'au moins un micronucleus. Ajoutons pour terminer que les tétrades étaient parfois cloisonnées de façon anormale de la même manière que chez l'*H. sarracenorum* que nous avons étudié précédemment.

ESSAIS D'HYBRIDATION

Les caractéristiques morphologiques de l'*A. praeusta* remplissant pour ainsi dire toute la gamme des formes possibles entre l'*A. pratensis* et l'*A. planiculmis*, certains botanistes ont émis l'hypothèse que cette plante pouvait être de nature hybride. Les résultats des comptages chromosomiques que nous venons de rapporter montrent que la chose n'est pas impossible; comme chez l'*A. pratensis* et l'*A. planiculmis*, le nombre chromosomique de l'*A. praeusta* se situe autour de $2n = 126$, même si certains individus ont acquis secondairement des nombres plus élevés (comme chez l'*A. pratensis* aussi d'ailleurs).

Quoi qu'il en soit, nous avons entrepris, pour vérifier la chose, de faire des croisements artificiels entre les *A. pratensis* et *planiculmis*. Nous avons utilisé à cet effet, comme plante femelle un *A. pratensis* (63-54) typique à $2n = 126$ et comme parent mâle notre *A. planiculmis* (65-226) à $2n = 126 + 1$ ou 2B. Les résultats devaient dépasser nos espérances : nous avons obtenu un fort pourcentage de bonnes

graines (137 bonnes graines sur 198 fleurs castrées) et la germination a été excellente, 13 graines ayant germé sur les 14 que nous avons mises en boîte de pétri, sur ouate, sans même les désinfecter.

Ces hybrides que nous avons mis en culture à l'automne 1969 n'ont pas encore fleuri; ils possèdent des feuilles larges (Phot. 29) de 5 à 8 mm et d'un vert un peu clair d'une teinte intermédiaire entre les couleurs observées chez les parents. Le parent femelle, *A. pratensis*, avait des feuilles étroites d'un vert sombre et le parent mâle, *A. planiculmis*, des feuilles très larges d'un vert jaunâtre vif.

Le croisement a certainement eu lieu et ce ne sont pas là des autofécondations puisque ces plantes de la F_1 ont acquis des caractères paternels de façon évidente. L'observation des coupes transversales de feuilles des hybrides et des parents confirme tout à fait ces observations. S'il était besoin d'une preuve de plus, nous avons retrouvé chez un hybride dont nous avons pu compter le nombre chromosomique ($2n = c. 124$), un chromosome B appartenant à l'*A. planiculmis* (Phot. 25).

Mentionnons enfin que nous avons réussi à obtenir tout au début de nos essais d'hybridation en 1965, un *A. praeusta* par autofécondation de la plante de Pernegg. Cet individu est tout à fait remarquable par le fait que son feuillage est beaucoup plus large que celui de la plante dont il est issu et se rapproche de l'*A. planiculmis*, comme s'il y avait retour à des caractères ancestraux.

NOMENCLATURE

Reichenbach, en 1830, a décrit dans sa «Flora germanica excursoria», parmi les Addenda p. 140/5, un *Avena praeusta* d'après du matériel de Carniole (Mt. Nanas) reçu de Welwitsch. Cette plante correspond tout à fait par sa description aux formes intermédiaires rencontrées entre les *A. pratensis* et *planiculmis*.

Quelques années plus tard d'ailleurs, Reichenbach (Iconographia botanica II, p. 43, et Tab. 101 no 1703, 1834) présente une gravure magnifique de son avoine mais l'appelle cette fois *Avena alpina* Sm., mettant son *A. praeusta* en synonymie. Smith avait décrit en effet en 1811 (Trans. Linn. Soc. London 10, p. 335) un *Avena alpina* ressemblant beaucoup par ses caractères à l'*A. praeusta*. La plante décrite par Smith avait été récoltée par G. Don sur les sommets des montagnes de Clova dans l'Angus-shire en Ecosse. De l'avis de Reichenbach, les deux plantes, bien que différant par de petits caractères, doivent être considérées comme synonymes, le nom d'*A. alpina* ayant priorité.

Nous croyons, après avoir démontré la nature hybride des avoines à phénotype intermédiaire entre les *A. pratensis* et *planiculmis*, que les plantes d'Ecosse ont une origine différente, l'*A. planiculmis* ne se rencontrant pas dans les îles Britanniques. Nous proposons donc de réserver le nom d'*Avenochloa alpina* aux plantes d'Ecosse et d'appliquer celui d'*Avenochloa* × *praeusta* aux plantes d'Europe continentale résultant de croisements interspécifiques. Il est probable en effet que le matériel de Carniole ayant servi à Reichenbach était de nature hybride. Nous devons effectuer à cet effet le transfert suivant: l'*Avena praeusta* Reichenbach Fl. germ. excurs. Addit., p. 140/5 (1830) devient *Avenochloa* × *praeusta* (Reich.) Gervais comb. et stat. nov.

DESCRIPTION

Plante vivace (Planche VIII) formant des touffes ± lâches dont les rejets se déracinant facilement. Feuilles des innovations de 10 à 60 cm de hauteur, larges de 2 à 8 mm, carénées et assez raides ou presque planes et peu raides, glabres, scabres ou très scabres et cartilagineuses à la marge, de couleur assez variable, vert sombre à vert clair; face supérieure habituellement glauque et pruinée (parfois l'inférieure aussi). Coupe transversale du limbe des innovations présentant vis-à-vis des nervures principales de nombreuses travées de sclérenchyme (et de parenchyme incolore) allant d'un épiderme à l'autre; nervure centrale bien dégagée; épidermes sup. et inf. plans et parallèles. Gaines glabres, aplaties, vertes ou teintées de violet, devenant beige-blanchâtre en vieillissant. Tiges de 60 à 130 cm (d'après Holub); feuilles culmaires supérieures longues de 1 à 5 cm, naviculaires et appliquées contre la tige; ligule triangulaire de 4 à 7 mm. Panicules de 10 à 18 cm de longueur. Epillets longs de 18 à 22 mm portant

3 à 6 fleurs aristées, toutes articulées et décidues, dépassant les glumes verdâtres ou marquées de violet, celui de la fleur inférieure mesurant 10 à 15 (18) mm, callus muni de poils assez courts; axes des fleurs poilus. Caryopse de 4 à 6 mm de longueur, glabre à hispide au sommet.

6) AVENOCHLOA LEVIS (HACK.) HOLUB

L'*A. levis* est une espèce qui à l'état vivant ressemble beaucoup à première vue à l'*A. bromoides*, par ses feuilles courtes d'un vert grisâtre, mais elle se rapproche cependant du groupe *pratensis* – *planiculmis* par sa structure foliaire (Tabl. IX). Les feuilles de l'*A. levis* en effet, à l'encontre de celles de l'*A. bromoides*, possèdent des piliers de sclérenchyme complets allant d'un épiderme à l'autre.

C'est en raison de ces ressemblances avec les *A. pratensis* et *planiculmis* que nous traitons ici de cette espèce rare; on pourrait éventuellement la considérer comme leur ancêtre diploïde lointain. Nous reviendrons plus loin sur ces questions.

L'*A. levis* n'est connu que des sommets de la Sierra Nevada d'où notre ami P. Küpfer nous en a rapporté des fixations et un exemplaire vivant; l'espèce se rencontre peut-être aussi dans le Rif où elle est indiquée par Pau, par SENNEN ET MAURICIO (1934), mais cette information demande à être confirmée.

D'après Küpfer (comm. orale) l'*A. levis* se trouve en Sierra Nevada sur terrain schisteux, c'est-à-dire dans la partie culminale de la chaîne, où il remplace l'*A. bromoides* qui est en revanche abondant, à plus basse altitude, sur calcaire.

QUÉZEL (1953), dans son étude de la végétation de la Sierra Nevada, décrit deux associations des «landes à xérophytes épineux sur la haute chaîne siliceuse»: le *Genisto-Juniperetum nanae* et le *Sideriteto-Arenarietum pungentis*, on y retrouve parmi les caractéristiques de classe l'*Avena bromoides*. En réalité – et la confusion est facile – il s'agit certainement de l'*Avena levis*. Seule une coupe transversale de feuille peut nous permettre de distinguer sans risque d'erreur l'*A. bromoides* de l'*A. levis*. Nous avons nous-même confondu les deux plantes dans le passé et le premier «*Avena bromoides*» espagnol mentionné dans notre note de 1958 (Picacho de Veleta, à 2750 m), est un *A. levis* (voir GERVAIS 1968a, p. 111). Nous n'avons pas examiné de coupe transversale de feuille pour cette plante parce que nous ne disposions que d'une fixation faite in situ sans témoin vivant.

NOMBRE CHROMOSOMIQUE, MITOSE ET MÉIOSE

Le nombre chromosomique $n = 7$ rapporté dans notre travail de 1968 pour l'avoine du Picacho de Veleta (Sierra Nevada, à 2750 m, Leg. P. Küpfer) est donc en réalité celui de l'*A. levis*. Nous l'avions compté sur des diacinèses, remarquant qu'un des bivalents était généralement associé au nucléole; nous avons observé aussi à ce stade, de la cytomixie.

Un autre individu, rapporté vivant (66–897, Sierra Nevada, Picacho de Veleta, sur schistes à 2500 m, près de l'Auberge universitaire, Leg. P. Küpfer) nous a permis d'examiner sur des méristèmes radiculaires les chromosomes mitotiques de cette plante (Fig. 85). Nous n'y avons cependant rien noté de particulier, ni satellites ni constriction secondaires. Les centromères sont médians ou submédians sauf chez une paire où ils semblent se situer vers le tiers de la longueur du chromosome.

NOMENCLATURE

L'*Avena levis* a été décrit par Hackel en 1877 (Oest. bot. Zeitschr. 27, p. 122) dans une note ayant trait à des graminées d'Espagne et du Portugal. Hackel présente dans ce travail une clé de détermination des avoines vivaces espagnoles à ligule longue et l'*A. levis*, qui en fait partie, se trouve décrit de cette façon.

Cette description et les indications géographiques qui l'accompagnent (Sierra Nevada) sont assez nettes pour nous permettre de reconnaître la plante de Hackel sans difficulté. Hackel fait remarquer enfin que l'*A. albinervis* Boiss. dans Willkomm (Prod. fl. hisp. I, p. 69) correspond p. parte à son *A. levis* plus qu'à la plante de Boissier, ce que Willkomm reconnaît d'ailleurs dans le Supplément du Prodrômus où l'*A. levis* trouve place.

DESCRIPTION

Plante vivace cespiteuse dont les touffes sont constituées de quelques feuilles desséchées aux nervures très saillantes et de feuilles vertes de l'année; celles-ci hautes de 3 à 12 cm, larges de 3 à 6 mm, carénées, glabres, assez raides et terminées par un mucron court, d'un vert grisâtre prumineux sur les deux faces mais surtout à la face interne; marges scabres, cartilagineuses et jaunâtres, ce caractère étant très frappant chez les individus séchés; vieilles feuilles condupliquées arquées et tordues mais non étroitement spiralées, comme chez l'*A. bromoides*. Coupe transversale du limbe (Tableau IX) présentant vis-à-vis des nervures principales des piliers de sclérenchyme et de parenchyme incolore allant d'un épiderme à l'autre. Gaines aplaties, assez minces, rose violacé lorsqu'elles sont jeunes, blanchâtres ou brunâtres par la suite. Tiges de 20 à 50 cm de hauteur; feuille culmaire supérieure courte (0,2 à 1 cm), naviculaire et appliquée contre la tige. Ligules longues de 3 à 7 mm, celles des innovations plus courtes. Panicules de 6 à 13 cm de longueur, à rameaux assez fins. Epillets verdâtres de 14 à 19 mm de longueur, portant 5 à 6 fleurs aristées dépassant les glumes inégales. Lemma de la fleur inf. verdâtre, de 10 à 14 mm de longueur, $\pm$ denticulé au sommet, callus et axes des fleurs munis de soies blanches assez longues.

7) AVENOCHLOA BROMOIDES (GOUAN) HOLUB

Cette espèce, prise dans un sens large, est très répandue dans les pays riverains de la partie occidentale de la Méditerranée et paraît composée d'un certain nombre de taxons encore mal définis que TRABUT (1889) et St-YVES (1931) en particulier se sont efforcés de mettre en relief par des méthodes basées avant tout sur l'anatomie foliaire. Nous pouvons dire à ce propos – et nous développerons davantage cette question un peu plus loin – que les 3 races d'*A. bromoides*, identifiables par leur anatomie foliaire, que nous connaissons jusqu'à maintenant, correspondent à 3 races chromosomiques distinctes. Nous sommes donc convaincu que plusieurs des taxons définis par Trabut et St-Yves se révéleront posséder des nombres chromosomiques propres qui seront peut-être de nature à nous renseigner sur l'origine de l'*A. pratensis* que nous pensons reliée à l'*A. bromoides*.

L'*A. bromoides* se distingue de l'*A. pratensis* par de nombreux caractères, mais les deux espèces semblent converger l'une vers l'autre et se rencontrer dans une série de formes intermédiaires où les caractéristiques des deux plantes se retrouvent en mélange.

L'*A. bromoides* diploïde typique par exemple possède des feuilles où le sclérenchyme (exception faite des marges et de la carène) n'occupe que de petits îlots disposés vis-à-vis des nervures principales (Tabl. IX). Chez l'*A. pratensis*, au contraire, nous avons des travées de sclérenchyme (et de parenchyme incolore) qui, vis-à-vis des nervures principales, vont d'un épiderme à l'autre (Tableau IX). Ces caractères qui sont très nets si on compare l'*A. bromoides* diploïde typique et l'*A. pratensis* typique à $2n = 126$, se rapprochent l'un de l'autre par degrés et certaines plantes intermédiaires, comme l'*Avena bromoides* ssp. *australis* var. *pruinosa* subv. *dolosa*, selon la terminologie de St-Yves, se trouvent à mi-chemin entre les deux espèces. De même, la glabrité des axes floraux, caractère propre à l'*A. bromoides*, se rencontre chez certaines races espagnoles d'*A. pratensis* à nombres chromosomiques moins élevés, comme nous l'avons vu précédemment.

Ces constatations nous avaient amené dans une note antérieure (GERVAIS 1968a) à imaginer que l'*A. pratensis* était issu de l'*A. bromoides* et à présenter sous forme de tableau phylogénétique une série de coupes transversales de feuilles et de nombres chromosomiques apparemment dérivés les uns des autres. Nous reprendrons ici la même hypothèse, à la fois éclairée et rendue plus complexe par l'apport de données nouvelles.

Bien que cette plante soit commune, nous n'avons pas trouvé beaucoup de renseignements sur son écologie sinon qu'elle habite les «lieux secs et arides du Midi jusque dans les Hautes-Alpes» (COSTE 1906), ou se rencontre sur les «côteaux incultes de la région des oliviers» (HUSNOT 1896-1899). Pour l'Afrique du Nord, MAIRE (1953) indique les «forêts» claires, broussailles, pâturages pierreux des plaines et des montagnes jusque vers 2600 m, dans toutes les régions humides et semi-arides». Dans le tableau de provenances et de nombres chromosomiques qui suivra, on trouvera aussi quelques indications d'altitude et des remarques sur l'écologie, «garrigue méditerranéenne à *Rosmarinus*», etc. Bien que nous ne l'ayons pas indiqué sur le tableau, les plantes récoltées par Küpfer croissaient sur des terrains calcaires.

Husnot l. c. donne un relevé complet des départements français où la plante se rencontre, mais ses indications concernant l'Isère sont mises en doute par BREISTROFFER (1963); cet auteur, dans son travail sur la Flore du Diois, s'attache à préciser les limites nord de l'*A. bromoides* et nous renseigne avec précision sur ce point. L'*A. bromoides* enfin se rencontre en Espagne, en Italie, en Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque), mais il est rare au Portugal.

Il ne nous est pas possible de présenter ici une liste complète des travaux de phytosociologie où il est fait mention de l'*A. bromoides*; nous n'avons relevé, au hasard de nos recherches, qu'une étude très élaborée de BRAUN-BLANQUET ET BOLOS (1957) sur les groupements végétaux du Bassin moyen de l'Ebre, ainsi qu'un petit travail préliminaire de BRAUN-BLANQUET (1936) sur la végétation de ces mêmes régions. L'*A. bromoides* se trouve mentionné dans ces travaux pour une quinzaine d'associations et cette espèce y joue le rôle de compagne, de caractéristique d'Ordre ou de Classe (*Rosmarineta*, *Ononido* - *Rosmarinetea*).

NOMBRES CHROMOSOMIQUES CHEZ L'*A. BROMOIDES*

Le nombre chromosomique de l'*A. bromoides* a été rapporté pour la première fois en 1950, dans deux publications différentes, par DE LITARDIÈRE et par LORENZO-ANDREU & GARCIA-SANZ. Dans les deux cas, le nombre trouvé est de $2n = 14$. La plante étudiée par de Litardière avait été récoltée dans la Drôme (l'Homme-d'Armes, près de Montélimar) et celle des auteurs espagnols provient des landes à caractère steppique de Torrero près de Zaragosse.

Nous sommes parvenu quelques années plus tard (GERVAIS 1965, 1968a) au même résultat mais en faisant de plus la découverte de deux nouvelles races, à $2n = 28$ et à $2n = 42$ chromosomes, rencontrées dans la région de Grenade sur deux plantes rapportées par P. Küpfer. Ces races polyploïdes - dont l'une au moins mérite le rang d'espèce - semblent tout de même assez rares; sur 30 comptages effectués sur des *A. bromoides* de France, d'Espagne et de Tunisie, elles n'ont été rencontrées qu'une fois chacune.

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
	FRANCE			
65-1008	Alpes-Maritimes, Falicon, près de Nice, garrigue. Leg. Prof. C. Favarger	—	—	14 + 0 à 3B
66-767	Alpes-Maritimes, Caussols. Leg. Jardin bot. Univ. de Toulouse	1050 m	—	14

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
66-438	Basses-Alpes, Gréoux-les-Bains, friches calcaires arides. Leg. Lab. de Rech. sur les Pl. fourragères, Rouen.	—	7	14
68-11	Basses-Alpes, près d'Entrevaux. Leg. P. Küpfer	—	—	14 + 0 à 1B
68-12	Basses-Alpes, près de Digne. Leg. P. Küpfer	—	—	14
66-764	Vaucluse, face sud du Mt-Ventoux. Leg. Lab. de bot. de l'Ecole nat. sup. agronom., Grignon	800 m	—	14
68-10	Vaucluse, Les Angles près d'Avignon. Leg. P. Küpfer	—	—	14 + 0 à 2B
66-437	Bouches-du-Rhône, Mallemort, garrigue méditerranéenne à <i>Rosmarinus</i> . Leg. Lab. Rech. sur les Pl. fourragères, Rouen	—	7	—
68-1519	Gard, Pont du Gard, rochers calcaires. Leg. C. Gervais	—	—	14
68-1097	Hérault, Viens, garrigue. Leg. Lab. Rech. sur les Pl. fourragères, Rouen	—	—	14
69-1889	Hérault, St-Guilhem-le-Désert. Leg. Dr L. Zeltner	—	—	14
66-436	Aude, Narbonne, garrigue méditerranéenne à <i>Rosmarinus</i> . Leg. Lab. Rech. sur les Pl. fourragères, Rouen	—	7	—
66-763	Drôme, Pontaix près de Die, Vallée de la Drôme. Leg. Lab. de bot. de l'Ecole nat. sup. agronom. Grignon.	400 m	—	14
ESPAGNE				
66-896	Prov. de Lérida. Garganta de Organia, près de Seo de Urgel. Leg. P. Küpfer	2100 m	7	—
68-93	Idem	2100 m	—	14
69-2004	Prov. de Lérida. Cubells, 40 km au N.-E. de Lérida. Leg. P. Küpfer	—	—	14
68-2	Prov. d'Huesca, au-dessus de Nueno, à 15 km d'Huesca. Leg. P. Küpfer	600 m	—	14
68-1443	Prov. d'Huesca, Puerto de Sta-Barbara, S.-O. de Jaca. Leg. P. Küpfer	800 m	—	14
Herbier C. Gervais	Prov. de Tarragone, Sierra Collada sur Salmella, pelouse calc. rocheuse. Leg. Prof. J.-L. Richard	900 m	—	14

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
68-7	Prov. de Guadalajara, route de Saragosse, 127 km de Madrid, près d'Algora. Leg. P. Küpfer	—	—	14
66-1078	Prov. de Tolède, entre Villatobas et Corral de Almaguer. Leg. P. Küpfer	—	—	14
68-1527	Prov. de Grenade, route de la Sierra Nevada, Hoya de la Mora. Leg. P. Küpfer	I 1000 m	—	14
68-1528	Idem	II 1000 m	—	14 + 0 à 2B
68-1520	Prov. de Grenade, 5 km à l'ouest de Baza, près de Grenade. Leg. P. Küpfer	I —	—	14
68-1529	Idem	II —	—	14
68-1	Prov. de Jaen, Sta-Lucia, à mi-chemin entre Jaen et Grenade, Puerto de Carretero. Leg. P. Küpfer	—	14	28
66-1074	Prov. de Grenade, entre Purullena et Diezma. Leg. P. Küpfer	1000 m	21	42
AFRIQUE				
70-843	Tunisie, spontané, mais sans indication précise de provenance. Leg. Inst. nat. rech. agronom., Ariana	I —	—	14
	Idem	II —	—	14

Ce tableau reprend nos anciens résultats (GERVAIS 1965, 1968a), en y ajoutant parfois quelques précisions (nombre des chromosomes B, par exemple), et rapporte une douzaine de comptages nouveaux.

MITOSE

Nous avons observé les chromosomes mitotiques de la race diploïde sur de très nombreuses préparations obtenues par écrasement de pointes de racines. Nous avons même tenté, en nous aidant des chromosomes métaphasiques de la Figure 86, d'établir le caryogramme de cette espèce, mais la reconstitution des paires, sauf pour l'une d'entre elles aux chromosomes longs et nettement hétérobrachiaux, s'est avérée trop délicate. Les centromères sont médians, submédians ou se rapprochent $\pm$ du tiers de la longueur du chromosome, mais nous n'avons pas vu de constriction secondaires. Les chromosomes longs et hétérobrachiaux, indiqués par des flèches sur nos Figures 86 et 87, possèdent de petits satellites difficiles à déceler mais bien visibles sur une de nos figures.

Concernant les races tétraploïdes et hexaploïdes, nous n'avons pas vu autant de préparations. La Figure 90 montre clairement les 28 chromosomes de la plante tétraploïde mais on y distingue ni satellites ni constriction secondaires; peut-être les chromosomes y sont-ils trop raccourcis. Comme chez le diploïde, les centromères sont médians, submédians ou situés vers le tiers de la longueur du chromosome. Les mêmes remarques sont valables pour la race hexaploïde dont les chromosomes sont représentés sur la Figure 94.

MÉIOSE

Chez les plantes diploïdes, nous avons eu l'occasion d'observer la méiose à maintes reprises et d'en suivre les phases principales. 1° Le zygotène et le pachytène présentent très souvent des phénomènes de cytomixie et de «bourgeonnement de la chromatine»; 2° la diacinèse est normale, les chromosomes étant disposés par paires et l'un d'eux fréquemment attaché au nucléole (Fig. 88); 3° la métaphase I (Fig. 89) est normale et les chromosomes sont associés en bivalents; 4° l'anaphase II est occasionnellement perturbée par la présence de ponts anaphasiques.

Nous avons examiné avec plus d'attention encore le déroulement de la méiose chez notre individu tétraploïde dans l'espoir d'en tirer des indications sur son mode d'origine. Nous avons étudié à cet effet, sur un certain nombre de préparations, l'arrangement des chromosomes en bivalents ou en tétravalents à la diacinèse et à la métaphase I. Il nous a été possible d'analyser en tout 69 cellules, ce qui nous a permis de préparer le tableau suivant :

Variation du nombre de tétravalents par CMP chez un *A. bromoides* tétraploïde

NOMBRE DE CELLULES ANALYSÉES	0	1	2	3	4	5	6	7
66	31	21	6	6	2	—	—	—

(Trois cellules où il y avait un trivalent ont été exclues du Tableau)

Tableau X

Nous verrons un peu plus loin dans quel sens nous pensons devoir interpréter ces résultats. La Figure 91 représente une diacinèse avec un tétravalent et 12 bivalents tandis que la Figure 92 montre un cas plutôt exceptionnel avec 3 tétravalents et 8 bivalents.

Malgré la présence des multivalents, l'anaphase I, sur les préparations étudiées, était normale: nous avons noté, sur 117 anaphases I examinées, un seul cas de répartition inégale des chromosomes entre les pôles et 3 cas de perte probable d'un ou de 2 chromosomes par «lagging» à l'équateur cellulaire. Dans les 113 autres cellules les chromosomes se divisaient normalement en 2 groupes de 14 (Fig. 93).

Nous avons éprouvé davantage de difficultés dans l'étude de la méiose de la race hexaploïde et nous n'avons pas de mesures statistiques valables à présenter en rapport avec la fréquence et le type des multivalents. Sur 6 cellules ayant pu se prêter à examen, 4 présentaient 21 bivalents (Fig. 96), une 17 bivalents et 2 tétravalents, une 15 bivalents et 3 tétravalents (Fig. 95). D'une façon générale, dans les cellules où nous n'avons pu faire de comptages exacts, les tétravalents n'étaient pas très nombreux, nous en observions de temps en temps un ou deux par cellule. Nous avons vu aussi des trivalents mais pas d'hexavalents si ce n'est un cas douteux. Les anaphases I (Fig. 97) sont régulières ainsi que les autres stades méiotiques où nous devons signaler uniquement de la cytomixie au zygotène-pachytène et la présence dans le pollen de quelques rares grains doubles ou au contraire de petits grains, ce qui est beaucoup plus fréquent.

ESSAIS D'HYBRIDATIONS

a) *A. bromoides* 2n = 14 × *A. bromoides* 2n = 42

On se rend compte, en examinant les coupes transversales de feuilles des *A. bromoides* diploïdes, tétraploïdes et hexaploïdes que le type d'anatomie foliaire des plantes tétraploïdes se situe, par ses caractéristiques, à mi-chemin entre les deux autres. Nous avons donc pensé vérifier en croisant des *A. bromoides* diploïdes par des hexaploïdes, si les plantes tétraploïdes qu'on ne manquerait pas d'obtenir seraient semblables aux tétraploïdes trouvés dans la nature.

Un premier essai fut fait en 1967 en utilisant comme parent femelle la plante hexaploïde (66-1074) préalablement castrée; bien que le croisement ait été réalisé dans les meilleures conditions possibles nous n'avons obtenu aucun résultat. L'année suivante, en utilisant cette fois comme parent femelle un *A. bromoides* diploïde (66-767) nous avons obtenu 138 graines généralement de longueur normale mais flasques, ridées, aplaties et très légères (Phot. 7 et 11), comme privées d'albumen. En utilisant les techniques de culture sur agar, décrites au début de notre travail, une graine (sur 75) finit par germer au bout de 3 semaines puis, trois autres germèrent, dont une ne donna que des racines et une autre se brisa en cours de transplantation.

Nous devions parvenir tout de même à sauver les 2 autres hybrides et ceux-ci fleurirent en 1970. La Photographie 30 représente un de ces hybrides (69-1351) tétraploïde aux côtés de l'*A. bromoides* tétraploïde (68-1) recueilli dans la nature; les deux plantes ayant été cultivées dans des conditions identiques (hiver 1969-70) en couche-chaude) elles sont très semblables par leur taille, la coloration de leur feuillage, etc. L'autre hybride (69-1352), ayant passé l'hiver dehors, présente un phénotype un peu différent: des feuilles courtes, épaisses, des tiges courtes n'ayant que 2 à 8 épillets par panicule.

Les deux hybrides sont tétraploïdes avec $2n = 28$ chromosomes (Fig. 98) et présentent en coupe transversale des feuilles de même type que celles de l'avoine tétraploïde d'Espagne. Quant à savoir si ces ressemblances, entre les phénotypes des plantes tétraploïdes naturelles et artificielles, veulent dire que les tétraploïdes naturels sont des hybrides, nous en discuterons plus loin.

Voyons auparavant ce que nous enseigne l'observation de la méiose des plantes tétraploïdes obtenues par croisement. Disons tout de suite, bien que nous n'ayons eu que très peu de temps à consacrer à cette étude, que la méiose des hybrides est plutôt régulière et présente beaucoup d'analogie avec celle des plantes tétraploïdes naturelles.

1° A la métaphase I, les chromosomes s'alignent à l'équateur cellulaire formant surtout des bivalents et quelques tétravalents. Nous n'avons pu malheureusement faire l'analyse complète du nombre des multivalents et des bivalents que sur 18 cellules. La Figure 99 montre une métaphase I avec 2 tétravalents et 10 bivalents.

Variation du nombre de tétravalents par CMP chez un *A. bromoides* tétraploïde obtenu par hybridation artificielle (bromoides 14 × bromoides 42)

NOMBRE DE CELLULES ANALYSÉES	0	1	2	3	4	5	6	7
17	9	6	2	—	—	—	—	—

(Une cellule avec 1 trivalent, 1 univalent, 1 tétravalent n'est pas comptée)

Tableau XI

Ce tableau, même s'il n'est basé que sur l'examen d'un petit nombre de cellules paraît devoir montrer un même type de distribution que chez la plante tétraploïde naturelle.

Nous avons noté encore, à la métaphase I que le nombre des univalents était très faible, cette observation montrant une fois de plus la régularité de la méiose; en revanche nous avons aperçu, sur une étamine, de cellules plasmodiales ayant de nombreux chromosomes métaphasiques (Phot. 31), ce que nous interprétons comme un signe de déséquilibre imputable à l'hybridation.

2° A l'anaphase I, les chromosomes se répartissent normalement en deux groupes de 14 qui migrent vers les pôles sans qu'il y ait plus de chromosomes retardataires que chez les tétraploïdes naturels.

3° L'observation des tétrades nous indique pourtant, par la présence de micronuclei (1 à 5) chez une assez faible proportion des cellules, qu'il se produit tout de même des accidents méiotiques.

4° Le pollen, comme si les accidents méiotiques s'accumulaient au fur et à mesure que progresse la méiose, ne présente que 50 à 60% de grains bien colorés (par la méthode de HRISHI & MÜNTZING, 1960), mais ceux-ci sont de taille variable (Phot. 32) de sorte que le pourcentage de germination est probablement assez faible. Sans avoir beaucoup cherché, nous avons trouvé chez un de nos hybrides (69-1351) une graine de bonne apparence qui montre que la plante est tout de même fertile.

b) *A. bromoides* $2n = 42 \times A. pratensis$ $2n = 98$

Nous avons essayé de réaliser ce croisement, que nous jugions difficile, pour vérifier si notre hypothèse de l'origine de l'*A. pratensis* à partir de l'*A. bromoides* était quelque peu vraisemblable. Nous avons choisi, à cette intention, d'utiliser les deux races qui se rapprochaient le plus par leurs nombres chromosomiques: l'*A. pratensis* à $2n = 98$ et l'*A. bromoides* à $2n = 42$. Nous ne connaissions pas la race d'*A. pratensis* à $2n = 84$ et celle-ci n'a peut-être pas d'ailleurs une aussi grande importance que la race à $2n = 98$, beaucoup plus répandue.

Instruit par nos essais précédents, nous avons utilisé comme parent femelle la plante ayant le nombre chromosomique le plus bas, l'*A. bromoides* à $2n = 42$ (66-1074), et nous l'avons pollinisée par divers *A. pratensis* à $2n = 98$ (68-3, 68-8). Nous devons obtenir de ce croisement 66 graines légères et flasques ayant très mauvaise apparence (Phot. 12), mais se gonflant en milieu humide. En utilisant la technique décrite en page 11, 5 graines sur 44 ont germé après une ou 2 semaines et quelques autres manifestèrent un début de germination qui tourna court.

Nous avons actuellement 4 plantes hybrides (une ayant péri) possédant toutes $2n = 70$ chromosomes (Fig. 100) dont 21 grands hérités de l'*A. bromoides* et 49 presque deux fois plus petits, provenant de l'*A. pratensis*. Ces plantes n'ont pas encore fleuri et leurs feuilles, en coupe transversale (Tableau IX) présentent à la face inférieure de fortes côtes marquées par des îlots de sclérenchyme et généralement une travée complète de sclérenchyme (et de parenchyme incolore) allant d'un épiderme à l'autre. Il y a aussi des petits îlots de sclérenchyme à la face supérieure. Ce type d'anatomie est parfaitement intermédiaire entre ceux des types parentaux.

DISCUSSION

Nous nous proposons d'aborder successivement ici divers problèmes qui concernent l'*A. bromoides* ou le groupe *bromoides-pratensis* dans son ensemble.

Quelle peut être l'origine de la race hexaploïde de l'*A. bromoides*? Nous n'avons pu étudier suffisamment la méiose de cette avoine où nous avons noté la présence de tétravalents (pas très nombreux, jusqu'à trois par cellule) et d'un hypothétique hexavalent. Il semble toutefois, à l'examen de la méiose des hybrides obtenus à partir de cette plante et de l'*A. bromoides* diploïde, qu'elle soit un autohexaploïde ou un allohexaploïde segmentaire.

Nous observons en effet, chez les hybrides artificiels (*brom.* 14 $\times$ *brom.* 42) ayant 28 chromosomes, la présence de tétravalents. Or, dans chaque tétravalent, il n'y a qu'un chromosome apporté par le parent diploïde, les 3 autres étant fournis par le parent hexaploïde. Pour qu'il y ait formation de tétravalents il faut donc a) que le parent hexaploïde puisse fournir des groupes de 3 chromosomes semblables, b) que le parent diploïde ait des chromosomes capables de s'apparier à ces groupes. Cela suppose à la fois que la race hexaploïde d'*A. bromoides* est un autohexaploïde et que l'*A. bromoides* diploïde est son ancêtre.

Autre problème, quelle est l'origine des plantes tétraploïdes trouvées dans la nature? Sont-elles des autotétraploïdes ayant participé dans le passé à la naissance des hexaploïdes ou sont-elles le produit de croisements analogues à ceux que nous avons réalisés artificiellement?

Il n'est peut-être pas possible de le dire; les tétravalents encore assez nombreux observés à la méiose de cette plante peuvent être causés par de l'autopolyploïdie ou, comme nous venons de le constater, par de l'hybridation. Chez l'*A. bromoides*, en somme, nous aurions 3 races, une diploïde, 2 polyploïdes, possédant en 2, en 4 ou en 6 exemplaires un génome de base commun ($n = 7$) de sorte que tous les échanges sont possibles. Le fait que les tétravalents et les hexavalents (qui dans cette hypothèse doivent exister) ne soient pas très nombreux provient de ce que ces races sont anciennes et que les chromosomes ont perdu de leurs homologues. C'est en partie aussi pour cette raison que le croisement artificiel *A. bromoides* 14 $\times$ *A. bromoides* 42 n'est pas très facile.

Nous pourrions examiner enfin, pour clore l'étude des *A. bromoides* et *pratensis*, l'hypothèse de la naissance de la seconde espèce à partir de la première. Si nous examinons la série de nombres chromosomiques qui existent entre l'*A. bromoides* diploïde et les hauts polyploïdes du groupe *pratensis*

$2n = 14, 28, 42 \dots 70$ (hybride artificiel), 84, 98, 105, 112, 126, 133, 140 ... nous constatons que les deux bouts de la chaîne sont occupés chacun par des races certainement parentes entre elles – dont plusieurs sont manifestement des produits d'hybridation – mais le problème est de savoir si ces deux extrémités de chaîne se rattachent au milieu.

Du point de vue de la morphologie, la chose ne semble pas faire difficulté. Examinons par exemple le cas de la race espagnole stable et importante d'*A. pratensis* à $2n = 98$. On ne saurait disjoindre cette race de sa sœur plus nordique, à $2n = 126$, mais elle possède pourtant beaucoup de caractéristiques qui appartiennent aux *A. bromoides*: glabréité des axes floraux, cannelures à la face inférieure des feuilles, forte réduction du nombre des travées complètes de sclérenchyme dans les feuilles, etc. On pourrait même avancer que cette race, pourtant rattachée à l'*A. pratensis* s. str. ressemble davantage à un *A. bromoides* fortement polyploïde. Ce n'est pas tout, il existe encore d'autres formes intermédiaires plus critiques et difficiles à classer; nous y avons déjà fait allusion mais, n'ayant pas ces plantes en culture, nous ne connaissons pas leurs nombres chromosomiques et elles ne peuvent nous servir d'arguments décisifs.

Sans aller chercher aussi loin, l'hybride artificiel que nous avons réalisé entre l'*A. bromoides* et l'*A. pratensis* apporte-t-il la preuve de cette parenté? L'examen de la méiose des hybrides pourrait sans doute nous renseigner, mais malheureusement ces plantes n'ont pas encore fleuri. Toutefois, comme on observe à la mitose que les 70 chromosomes des plantes hybrides sont composés de 21 grands chromosomes «*bromoides*» et de 49 chromosomes «*pratensis*» deux fois plus petits, on peut se demander s'il y aura appariement à la méiose entre les chromosomes des deux espèces. Pour le moment le «suspense» reste entier; cet hybride réunit-il en une seule, par artifice, deux espèces étrangères l'une à l'autre ou, ces deux espèces possèdent-elles des chromosomes plus ou moins semblables? Nous espérons pouvoir répondre bientôt à cette question. Il serait étonnant toutefois, à en juger par les difficultés que nous avons éprouvées pour réaliser certains croisements et en considérant nos échecs passés, que deux avoines puissent se croiser sans qu'il existe entre elles un minimum de parenté.

On peut faire encore à notre hypothèse l'objection suivante: comment se fait-il que des chaînons, supposés anciens de notre série de polyploïdes, l'*A. bromoides* hexaploïde par exemple, possèdent des multivalents alors que des plantes plus jeunes, en fin de série, n'en ont pas? Les chromosomes des plantes plus jeunes se seraient-ils mieux différenciés que ceux des plantes plus anciennes qui ont eu plus de temps pour le faire?

Pour répondre à cette question, il faudrait savoir exactement comment les races les plus fortement polyploïdes ($2n = 98$ et $2n = 126$) se sont formées, par quelles hybridations et par quels redoublements de chromosomes elles ont atteint leur état actuel. Il faut peut-être distinguer ici 1° des types transitoires, peut-être disparus; 2° des races stables qui se sont fortement multipliées et établies (types à $2n = 98$ et $2n = 126$); et 3° des hybrides secondaires entre races «stables» (type à $2n = 112$), etc.

On pourrait imaginer dans cette perspective que la race hexaploïde d'*A. bromoides* par exemple est secondaire, collatérale, assez récente, mais nous permet par un chemin détourné de vérifier la parenté de l'*A. bromoides* avec l'*A. pratensis* sans que cette race actuelle ait participé effectivement à la formation de l'*A. pratensis*.

Pour clore cette discussion, nous dirons un mot de l'*A. levis*. On se souvient que cette espèce diploïde très rare, ressemblant à l'*A. bromoides* et habitant les sommets de la Sierra Nevada, possède des feuilles munies de plusieurs travées de sclérenchyme allant d'un épiderme à l'autre comme chez l'*A. pratensis*. Faisant abstraction un instant des théories exposées ci-dessus, nous nous sommes demandé si cette espèce ne pourrait pas être l'ancêtre diploïde relique de l'*A. pratensis* actuel à 126 chromosomes!

Il convient de faire ici une réserve: nous ne croyons pas que l'*A. levis* à lui seul, par autopolyploïdie, aït pu donner naissance à l'*A. pratensis*, mais il est possible que cette espèce (qui était peut-être plus répandue autrefois), en s'hybridant avec l'*A. bromoides*, ait contribué à la genèse de l'*A. pratensis*. Dans cette hypothèse, pour parvenir au nombre 126, on peut supposer un croisement initial *levis* × *bromoides* suivi de redoublement du génome, de recroisement avec un des types parentaux, de deuxième redoublement du génome, etc. On ne peut savoir lequel des deux parents, par des recroisements successifs, a joué le rôle le plus important.

On a déjà proposé en tout cas, pour comprendre l'origine des hauts polyploïdes chez les marguerites, une explication de ce genre (VILLARD, 1971); peut-être s'applique-t-elle aussi aux avoines? Quoi

qu'il en soit, il ne semble pas que l'*A. bromoides* puisse être écarté du groupe d'espèces qui ont participé à la formation de l'*A. pratensis*. La race à $2n = 98$ de l'*A. pratensis* qui semble fort répandue, stable et apparemment ancienne possède en effet beaucoup de caractères propres à l'*A. bromoides* et est capable de s'hybrider avec lui, artificiellement du moins. On peut se demander enfin pourquoi les *A. levis* et *bromoides* encore en contact aujourd'hui ne semblent pas former d'hybrides.

Ce que nous venons de dire à propos de l'*A. levis* pourrait peut-être s'appliquer également à l'*A. sulcata* qui est aussi une espèce diploïde ayant des feuilles dont les épidermes sont reliés par des travées de sclérenchyme comme chez l'*A. pratensis*.

Un dernier aspect du problème de la formation et de la diversification des races d'*A. pratensis* et d'*A. bromoides* concerne l'aspect historique de ces phénomènes.

A ce sujet, nous pouvons tirer de notre travail un certain nombre d'enseignements: 1° que notre hypothèse de la formation de l'*A. pratensis* à partir de l'*A. bromoides* soit ou non la bonne, il paraît certain en revanche que l'*A. pratensis* s'est formé par polyploïdisation, de taxons du sud-ouest méditerranéen; 2° l'aire de répartition de l'*A. pratensis* sensu *latissimo* était déjà très vaste avant les glaciations et le type *pratensis* ancestral devait avoir $2n = 126$ au nord des Pyrénées, $2n = 98$ au sud; 3° au moment des glaciations cette aire a été morcelée ce qui a favorisé, au nord, la diversification du type *pratensis* ancestral en races puis en espèces distinctes: l'*A. dahurica* en Asie, l'*A. planiculmis* dans l'est de l'Europe et les Balkans, l'*A. pratensis* s. str. dans l'ouest de l'Europe. La race espagnole à $2n = 98$ était probablement isolée elle aussi; 4° après les glaciations, ces races sont de nouveau entrées en contact et ont donné naissance à des hybrides: *A. praeusta*, *A. pratensis* à $2n = 112$.

On ne peut soutenir en tout cas que les *A. pratensis* s. str. *planiculmis* et *dahurica* ont pris naissance indépendamment les uns des autres et ont atteint chacun le nombre $2n = 126$. L'origine sud-méditerranéenne ou alpine de beaucoup de taxons polyploïdes actuels est une hypothèse qui a été tout particulièrement mise en relief dans les travaux de GUINOCHET (1942-43), FAVARGER (1965, 1967, 1971), de FAVARGER ET KÜPPER (1968).

NOMENCLATURE

L'*Avena bromoides* a été décrit en 1762 par Gouan dans l'*Hortus regius Monspeliensis*, p. 52, d'après des plantes des environs de Montpellier. L'auteur s'étonne qu'une plante aussi commune n'ait pas attiré plus tôt l'attention des botanistes. La description de Gouan est assez détaillée et, comme l'*A. pratensis* trouve place à ses côtés, on se rend compte que l'auteur connaissait et distinguait parfaitement les deux espèces. La référence à Scheuchzer (Gram., p. 228) semble fautive et à l'exclusion de la description: il s'agit en effet d'une plante ayant 3 à 5 fleurs et des axes floraux poilus.

On remarquera qu'un certain nombre d'auteurs, ROUY (1913), BONNIER (1912-32) par exemple, considéraient l'*A. bromoides* comme une sous-espèce ou une variété de l'*A. pratensis*. C'est dire que les deux espèces offrent parfois des ressemblances phénotypiques assez grandes. Faut-il y voir un nouvel argument en faveur de l'hypothèse de leur parenté?

Dans une note antérieure (GERVAIS 1968a) où nous rapportions pour l'*A. bromoides* les nombres chromosomiques $2n = 14$, $2n = 28$ et $2n = 42$, nous avons utilisé pour désigner ces 3 races la nomenclature de St-Yves. Les plantes diploïdes correspondaient à l'*A. bromoides* ssp. *Gouanii* (= *bromoides* s. str.), les tétraploïdes nous semblaient être l'*A. bromoides* ssp. *australis* var. *Parlatorii* (= *australis* s. str.) et les hexaploïdes l'*A. bromoides* ssp. *australis* var. *strigilosa* Hackel nom. in «Reverchon Pl. and. sine No., var. nova». Cette nomenclature était-elle juste et ne nécessite-t-elle maintenant que des réajustements?

Concernant le type diploïde, il n'y a heureusement pas de problème; la description de Gouan est basée sur des plantes françaises où il ne semble pas y avoir autre chose que la race diploïde commune. On peut donc appeler la race diploïde «*Avenochloa bromoides* (Gouan) Holub» s. str. et ces plantes correspondent à l'*Avena bromoides* ssp. *Gouanii* de la terminologie de St-Yves.

Il en va différemment pour la race tétraploïde et il nous faut parler ici de l'*Avenochloa cincinnata* (Ten.) Holub Acta Hor. bot. Pragensis 1962, p. 84, basé sur le *Bromus cincinnatus* de Tenore, Corso bot. Lezioni 4/1, p. 52, Napoli 1823 = *Avena australis* Parlatore Fl. it. 1, p. 285 (1848). Cette plante

est généralement connue sous le nom d'*Avena australis* Parl. et elle a été confondue par un certain nombre d'auteurs (Janka, Ascherson & Graebner, Rouy) avec l'*Avena compressa* Heuffel; St-Yves (1931) traite de cette question, p. 460.

Décrite d'après du matériel italien, l'*A. australis* est abaissée au rang de sous-espèce par St-Yves mais reçoit de cet auteur une acception beaucoup plus large. St-Yves y fait entrer en effet toutes les formes d'*A. bromoides* italiennes, espagnoles ou africaines qui possèdent des limbes cannelés à la page inférieure, distinguant les var. *Parlatorii* (c'est-à-dire *australis* s. str.), *Letourneuxii*, *filifolia*, *strigilosa*, *pruinosa* et nombre de sous-variétés.

Notre *A. bromoides* tétraploïde entre-t-il dans une de ces catégories? Ce problème est très délicat parce que nous ne connaissons pas les nombres chromosomiques de ces plantes, nous n'avons pas tous les types à disposition et, les aurions-nous, il n'est pas sûr que nous puissions arriver à établir des concordances certaines entre une de ces plantes et notre matériel tétraploïde.

Nous nous sommes toutefois attaqué au problème dans la mesure de nos possibilités en utilisant des plantes étudiées et déterminées par St-Yves. Nous avons d'abord examiné en coupe transversale quatre *Avena australis* s. str. (= *A. bromoides* ssp. *australis* var. *Parlatorii* St-Y. = *Avenochloa cincinnata*) de Sicile et un de Tunisie, les trouvant semblables entre eux, mais un peu différents de notre plante tétraploïde bien que nous l'ayons identifiée comme telle dans notre note de 1968.

Nous avons examiné en second lieu deux *A. bromoides* ssp. *australis* var. *filifolia* Rouy: l'un provenant d'Algérie (Mostaganem; Balansa) et répondant à la subvar. *oranensis*, l'autre provenant d'Espagne (circa Malaga; Huter, Porta, Rigo) et répondant à la subvar. *iberica* St-Yves. Les coupes transversales de feuilles de la plante algérienne correspondaient presque parfaitement avec les coupes faites sur les feuilles les plus étroites de notre avoine tétraploïde; malheureusement la concordance était beaucoup moins nette avec les feuilles de la plante espagnole dont les coupes de feuilles ressemblaient aussi à celles de la race hexaploïde.

Nous avons reçu entre temps des graines d'*A. bromoides* provenant de Tunisie qui, semées au jardin, devaient donner naissance à des plantes diploïdes dont les feuilles vues en coupe transversale étaient nettement de type «*australis*», avec des cannelures à la face inférieure.

En conclusion, il semble 1° que l'*A. australis* Parl. = *Avenochloa cincinnata* (Ten.) Holub est un diploïde italo-africain qui ne mériterait d'après nous que le rang de sous-espèce de l'*A. bromoides*; 2° que les plantes tétraploïdes d'Espagne, qui ressemblent quelque peu à l'*A. cincinnata*, correspondent peut-être à l'*A. bromoides*, ssp. *australis*, var. *filifolia*, subvar. *oranensis* ou subvar. *iberica* selon la terminologie de St-Yves, mais qu'on ne peut se prononcer avec certitude sur cette question. Nous préférons donc pour le moment parler des plantes tétraploïdes comme d'une «race chromosomique d'*A. bromoides*» sans engager la nomenclature.

Le problème de la nomenclature à adopter pour désigner l'*A. bromoides* hexaploïde est un peu du même ordre. Nous fiant aux illustrations de St-Yves, nous avons identifié cette plante comme l'*A. bromoides* ssp. *australis* var. *strigilosa* Hack., mais il ne nous est pas possible de vérifier cette identification sur du matériel d'herbier, la plante ayant été décrite d'après un spécimen unique (Andalousie, Sierra de Cartama; Reverchon). D'autre part, comme nous venons de le dire, les coupes transversales faites sur la var. *filifolia* Rouy subv. *iberica* St-Yves, rappelaient plus ou moins celles observées sur notre avoine hexaploïde. Nous désignerons donc pour le moment les plantes hexaploïdes comme une simple race chromosomique bien qu'elles méritent d'après nous le rang d'espèce.

DESCRIPTIONS

a) *A. bromoides* (Gouan) Holub s. str. $2n = 14$

Plante vivace cespiteuse (Planche IX) dont les touffes sont constituées de feuilles desséchées étroitement spiralées et de feuilles vertes; celles-ci hautes de 3 à 15 cm, larges de 1,5 à 4 mm, $\pm$ planes ou en gouttière, dressées sans être raides ou encore arquées, à marges jaunâtres un peu cartilagineuses et scabres, glauques sur les deux faces et paraissant très faiblement striées. Coupe transversale ne laissant voir vis-à-vis des nervures principales que de petits îlots de sclérenchyme. Gaines glabres, tein-

tées de rose-violacé lorsqu'elles sont jeunes mais devenant de couleur beige en se desséchant; les culmaires lisses ou légèrement rudes. Tiges de 30 à 70 cm de hauteur, ayant des nœuds de couleurs moins sombre que chez les races tétra- et hexaploïdes; feuille culmaire supérieure assez courte 0,2 à 1,5 cm de longueur, d'abord plane puis condupliquée et spiralée, dressée; les inférieures retombantes. Ligule oblongue-pointue, de 2 à 6 mm de hauteur. Panicules étroites, de 7 à 15 cm de longueur, à rameaux latéraux peu ou pas développés. Epillets de 15 à 19 mm de longueur, portant 6 à 8 fleurs toutes articulées et décidues, dépassant de beaucoup les glumes jaunâtres dont la sup. mesure 7 à 9 mm. Lemma jaunâtres ou légèrement teintés de brun, scabres, parfois munis de petits poils; celui de la fleur inf. mesurant 8 à 10 mm. Arête prenant naissance au-dessus du milieu. Sommet du lemma $\pm$ denticulé. Poils du callus très courts, souvent absents chez la fleur inférieure, axes glabres. Caryopse de 3 à 4 mm de longueur, poilu au sommet.

b) Race à $2n = 28$ (Planche IX)

Touffes formées de vieilles feuilles jaune-grisâtre, arquées, tordues, finement spiralées et de feuilles vertes; celles-ci hautes de 15 à 30 cm, larges de 1,5 à 3 mm, en gouttière ou complètement fermées et filiformes, dressées sans être très raides, scabres à la marge, d'un vert glauque sur les 2 faces mais l'inférieure pruinée et finement rayée. Coupe transversale présentant vis-à-vis des nervures des îlots de sclérenchyme qui à la face inférieure déterminent des angles. Gainnes glabres, d'un rose-violacé glauque au début, devenant d'un jaune-grisâtre; les caulinares rudes. Tiges de 40 à 80 cm de hauteur, avec des nœuds rouges proéminents (in vivo); feuilles culmaires planes devenant condupliquées et $\pm$ spiralées de longueur variable 0,5 à 7 cm. Ligules pointues, de 5 à 8 mm de longueur. Panicules de 7 à 17 cm de longueur à rameaux secondaires courts sauf les inf. qui sont un peu plus longs. Epillets de 17 à 19 mm de longueur, portant 6 à 7 fleurs toutes articulées et décidues dépassant les glumes inégales dont la sup. mesure 10 à 12 mm. Lemma de couleur beige, celui de la fleur inf. scabre, mesurant 10 à 12 mm, ceux des autres fleurs scabres et finement pubescents. Arête prenant naissance presque vers le $\frac{1}{3}$ supérieur. Sommet des lemma denticulé ou munis de 2 dents seulement. Poils du callus absents sur la fleur inf., assez courts chez les autres fleurs; axes floraux glabres.

c) Race à $2n = 42$ (Planche IX)

Touffes constituées de feuilles desséchées, tordues, arquées, un peu spiralées et de feuilles vertes; celles-ci hautes de 10 à 20 cm, épaisses de 0,8 à 1 mm, filiformes, dressées ou un peu retombantes mais assez raides; face inf. glauque et finement striée, face supérieure verte mais cachée parce que les feuilles sont étroitement condupliquées; marges $\pm$ scabres. Coupe transversale présentant vis-à-vis des nervures principales des îlots de sclérenchyme bien développés du côté de la face inf. et déterminant l'emplacement des côtes; papilles nombreuses. Gainnes glabres, brunâtres, les sup. rudes. Tiges de 50 à 70 cm de hauteur; nœuds proéminents rouge-brun. Feuille culmaire sup. de longueur variable (0,1 à 2 cm), les autres plus longues, en gouttière puis condupliquées et faisant souvent avec la tige des angles droits. Ligule oblongue-pointue de 3 à 7 mm de longueur. Panicules étroites, de 7 à 15 cm de longueur; rameaux secondaires grossiers, peu ou pas développés; épillets inf. parfois avortés. Epillets de 15 à 18 mm de longueur, portant 6 à 7 fleurs aristées, toutes articulées et décidues, dépassant les glumes jaunâtres et inégales dont la sup. mesure 6 à 7 mm. Lemma jaunâtres ou avec une tache brune vers le point d'insertion de l'arête, scabres et parfois aussi un peu poilus. Arête prenant naissance au-dessus du milieu du lemma; celui-ci denticulé au sommet. Callus munis de poils courts, axes floraux glabres.

8) AVENOCHLOA SULCATA (GAY) HOLUB

L'*A. sulcata* est une espèce ayant une aire de répartition géographique assez vaste comprenant l'ouest et le sud de la France, une partie de l'Espagne et du Portugal, tandis que MAIRE (1953) l'indique pour le Rif et le Moyen Atlas.

Dans l'ouest de la France, la plante se rencontre des Côtes-du-Nord jusqu'aux Basses-Pyrénées; elle croît aussi dans les Hautes-Pyrénées et dans les Pyrénées orientales d'où nous avons quelques spécimens en culture à Neuchâtel. On trouvera dans HUSNOT (1896-99) une liste assez détaillée des localités françaises où la plante est signalée; cet auteur nous donne par ailleurs une bonne description de ce taxon et ses remarques sur l'espèce voisine *A. albinervis* nous paraissent très justes.

Dans l'ouest de la France, l'*A. sulcata* se rencontre à basse altitude, mais elle peut s'élever beaucoup plus haut dans les Pyrénées et en Espagne. Nous en avons récolté vers 2000 m d'altitude sur sol humide tourbeux au Col de Puymorens dans les Pyrénées orientales. La plante semble préférer d'ailleurs les terrains acides et toutes les Flores que nous avons consultées indiquent «bois, buissons et landes des terrains sablonneux». Nous l'avons trouvée pourtant à Gavarnie (Htes-Pyrénées) sur des pentes graveleuses plutôt calcaires, à 1400 m et notre ami P. Kùpfer l'a récoltée également sur terrain calcaire en Espagne au Mampodre (Prov. de León). Cette espèce, pour autant que nous la connaissions, semble donc s'accommoder de terrains différents, de degrés de luminosité différents et peut croître à des altitudes très variables. GAUSSEN, dans le Catalogue-Flore des Pyrénées (Le Monde des Plantes no 330, 1961) mentionne que l'*A. sulcata* préfère les sols siliceux et croît entre 0 et 2400 m.

Cette espèce peut atteindre une taille assez élevée (1 m) et présenter des feuilles de base larges et bien développées; en revanche, la feuille culmaire supérieure chez tous les individus que nous avons vus est remarquablement courte (0,4 à 1,3 cm), naviculaire et appliquée contre le chaume. Autre caractéristique, les lemma sont d'un brun luisant dans leur moitié inférieure et se terminent par 2 longues pointes fines.

Nous ne pouvons présenter une liste complète des associations où se rencontre l'*A. sulcata*. Pour les Pyrénées orientales, nous avons consulté uniquement le travail de BRAUN-BLANQUET (1948) où cette espèce n'est mentionnée que dans le *Festucetum eskiae* et l'*Hieracieto - Festucetum spadiceae*, comme occasionnelle. Pour le sud-ouest de la France, l'*A. sulcata* est signalé dans les landes assez sèches à *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea*, etc. (environs d'Oloron, Excur. internat. de phytosoc. 1960). Concernant l'Espagne, RIVAS-GODAY & CARBONELL mentionnent l'*A. sulcata* dans les nardaies, les terrains décarbonatés des sommets des Massifs de Gudar et de Jabalambre tandis que RIVAS-MARTINEZ (1963) y voit une caractéristique de l'*Arenario-Cerastion ramosissimi* dans les Sierra de Guadarrama et de Gredos.

NOMBRE CHROMOSOMIQUE DE L'*A. SULCATA*

Le nombre chromosomique de cette espèce, $2n = 14$, a été compté pour la première fois par DE LITARDIÈRE (1950) sur du matériel portugais provenant des environs de Vendas Novas (Alentejo). De Litardière, à la suite de St-Yves, considérait cette plante comme une sous-espèce de l'*A. pratensis* et c'est pourquoi les Index de nombres chromosomiques indiquent à tort que l'*A. pratensis* est diploïde (et tétraploïde, comptage se rapportant à l'*A. albinervis*) au Portugal.

GARDÉ & MALHEIROS-GARDÉ (1953) indiquent de leur côté, chez une plante de même provenance, le nombre $2n = 16$. Il n'est pas impossible que ces auteurs soient tombés sur un individu aneuploïde, mais il paraît plus probable, à l'examen de la Figure présentée dans leur travail, que certains chromosomes un peu plus courts que les autres soient des chromosomes B. FERNANDES & QUEIROS (1969) qui ont réalisé récemment 3 comptages sur cette espèce au Portugal (entre Bragança et Valpaços; Coimbra, Baleia; Souselas) ont trouvé, comme de Litardière, $2n = 14$ et sont d'avis également que le nombre rapporté par Gardé & Malheiros-Gardé s'explique par la présence de chromosomes B.

Nos propres comptages en tout cas, tant sur des plantes portugaises que sur matériel espagnol et français, révèlent que la plante est diploïde et que certains individus possèdent des chromosomes B, comme on pourra le constater dans le Tableau qui suit. Trois comptages de ce Tableau (Htes-Pyrénées) ont déjà été publiés dans une note préliminaire (GERVAIS 1966).

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
FRANCE				
65-790	Htes-Pyrénées, Gavarnie, Pentes rocailleuses. Leg. C. Gervais	I 1450 m	—	14
65-791	Idem	II 1450 m	7	14 + 0 à 3B
65-795	Htes-Pyrénées, Gèdre, rochers ombragés. Leg. C. Gervais	1100 m	—	14
68-5	Ariège, Port de Pailhères (à l'est d'Ax-les-Thermes). Leg. P. Kùpfer	I 1500 m	—	14
68-107	Idem	II 1500 m	—	14
68-1264	Pyr.-Orientales, Col de Puymorens (près de la frontière d'Andorre). Leg. C. Gervais	2000 m	—	14
68-122	Dordogne, La Roche-Chalais. Leg. M. Kerguëlen			
	Lab. Rech. sur les Pl. fourragères (Rouen).	—	—	14 + 1B
68-123	Charente-Maritime, Montendre. Leg. M. Kerguëlen			
	Lab. Rech. sur les Pl. fourragères (Rouen).	—	—	14
ESPAGNE				
69-2003	Prov. de León, Mampodre, S.-O. des Picos de Europa. Leg. P. Kùpfer	1350 m	—	14 + 0 à 1B
69-2005	Prov. de León, Pegna Ubigna, 40 km au sud d'Oviedo. Leg. P. Kùpfer	1500 m	—	14 + 1 à 3B
Herbier C. Gervais	Prov. de Saragosse, Moncayo, entre Saragosse et Soria. Leg. P. Kùpfer	1750 m	—	14
PORTUGAL				
69-1814	Récolté dans la nature mais provenance non précisée. Leg. Jardin bot. de Coimbra	—	—	14

MITOSE ET MÉIOSE

Nous avons observé chez cette espèce des prophases avancées et de nombreuses métaphases (Fig. 103 et 110) dans les tissus méristématiques des racines. Les chromosomes de l'*A. sulcata* sont relativement grands, à centromères médians, submédians ou, chez une des 7 paires, situés vers le tiers de la longueur des chromosomes, ce qui n'apparaît pas très bien sur notre Figure 103 où les chromosomes sont trop raccourcis. Nous avons observé aussi à quelques reprises des constriction secondaires sur 2 ou même 3 paires de chromosomes de cette espèce.

FERNANDES & QUEIROS (1969) signalent d'autre part qu'une paire de chromosomes possède un très petit satellite, bien visible sur leur Figure 36a; de même, on remarquera sur la Figure 4 de GARDÉ & MALHEIROS-GARDÉ (1953) un chromosome muni de petits satellites. Nous avons observé nous-même

à l'extrémité de certains chromosomes de petits renflements qui correspondent probablement à ces satellites. Les chromosomes B aperçus sur 4 de nos plantes mesureraient environ la moitié de la longueur des chromosomes normaux comme sur la Figure 110.

Nous n'avons pas fait d'étude très approfondie de la méiose chez cette espèce. Nos Figures 113 et 114 représentent le diplotène et la métaphase I et montrent que les chromosomes s'apparient normalement. Nous avons observé aussi sur cette plante (65-791) la présence d'une certaine proportion de grains de pollen anormalement grands.

NOMENCLATURE ET SYNONYMIE

Nous n'avons pas vu la description originale de Gay parue d'après BUBANI (1901) dans les Annales des sciences naturelles, Botanique, Sér. 2, T. 6 Paris (1836). HOLUB (1962a) mentionne en revanche comme basionyme *Avena sulcata* J. Gay apud Dur. Pl. Exsicc. no 176; J. Gay apud Delastre Fl. Dep. Vienne p. 477, tab. 4, Paris et Poitiers 1842.

De toute façon, la validité du nom d'*Avena sulcata* Gay pour désigner la plante dont il est question ici, ne semble pas devoir être contestée. Un certain nombre d'auteurs mentionnent en synonymie l'*A. versicolor* sensu St. Am. & Chaub. dans la Flore Agenaise. Il est vrai que l'*A. sulcata* en altitude, dans certaines stations, est de petite taille et ressemble à l'*A. versicolor*.

DESCRIPTION

Plante vivace cespiteuse (Planche X) dont les touffes sont constituées de vieilles feuilles d'un beige clair, tordues, arquées et de feuilles vertes de l'année; celles-ci hautes de 5 à 20 cm, larges de 4 à 6 mm (parfois 8 mm), carénées, dressées sans être raides; marges un peu scabres, coriaces et persistant parfois après la destruction du limbe mais pas aussi fortes que chez l'*A. albinervis*; faces sup. et inf. du limbe glabres, toutes deux d'un vert un peu pâle parfois légèrement glauque; coupe transversale de la feuille présentant vis-à-vis des nervures des piliers de sclérenchyme allant d'un épiderme à l'autre. Gaines glabres, verte ou d'un beige clair lorsqu'elles commencent à se faner. Tiges de 40 à 100 cm de hauteur; feuille culmaire sup. très courte (4 à 13 mm), naviculaire et appliquée contre la tige; ligule oblongue-pointue de 3 à 6 mm de longueur. Panicules de 8 à 16 cm de longueur, ouvertes à l'anthèse, à branches assez fines ± développées. Epillets de 12 à 15 mm de longueur, portant 5 à 6 fleurs toutes articulées et décidues, dépassant les glumes jaunâtres et inégales dont la sup. mesure 12 à 14 mm de longueur. Lemma d'un brun luisant dans leur moitié inf., jaunâtres et diaphanes dans leur moitié sup., glabres; celui de la fleur inf. mesurant 10 à 12 mm de longueur. Arêtes brun foncé dans leur partie tortile. Sommet des lemma se terminant par deux pointes longues et fines, avec parfois deux autres petites dents. Axes des fleurs munis de poils souvent brun roux de même que le callus où ils atteignent environ $\frac{1}{3}$ de la longueur du lemma. Caryopses de 4 à 5 mm de longueur et surmontés eux aussi de poils brunâtres.

9) AVENOCHLOA ALBINERVIS (BOISS.) HOLUB

L'*A. albinervis* est un taxon très voisin de l'*A. sulcata* auquel on pourrait même le rattacher comme une simple sous-espèce. Il s'en distingue principalement par son nombre chromosomique différent et par la présence d'un indument villos-soyeux sur la moitié inférieure des lemma. Ce dernier caractère, bien que très net, n'est pas constant et nous avons rencontré des plantes qui étaient manifestement des *A. albinervis*, par leur nombre chromosomique, tout en ayant des lemma glabres.

Cette espèce se rencontre en Espagne et au Portugal, dans la partie ouest de la péninsule Ibérique, mais se trouve mentionnée aussi pour un certain nombre de stations au Maroc. Nous ne connaissons

pas les associations dans lesquelles se rencontre l'*A. albinervis* ni quelles sont ses préférences écologiques exactes. Comme l'*A. sulcata*, la plante semble préférer les sols décarbonatés, rocailleux et être capable de croître à haute ou à basse altitude mais sans monter aussi haut apparemment que l'*A. sulcata*.

NOMBRES CHROMOSOMIQUES

Nous avons compté chez l'*A. albinervis* deux nombres chromosomiques dont l'un, $2n = 28$, est déjà bien connu et caractérise l'espèce typique. Ce nombre avait été observé pour la première fois par DE LITARDIÈRE (1950) sur des plantes provenant du Portugal (Mainça près de Coimbra) et se trouve confirmé par des recherches toutes récentes de FERNANDES & QUEIROS (1969) et par nos propres résultats. Les comptages de Fernandes & Queiros ont été faits sur trois plantes portugaises (Lousã; Serra da Piedade; Baleia) et les nôtres portent principalement sur du matériel espagnol comme on pourra le constater sur le Tableau qui suit.

Nous devons rencontrer toutefois sur des «*A. albinervis*» reçus du Dr Pinto da Silva, que nous remercions vivement, le nombre $2n = 42$. Ces plantes proviennent des environs d'Oeiras (entre Cascais et Sintra pr. Ribeira de Penha Longa) où elles croissent dans des landes à sol plus ou moins acide; nous en parlerons plus loin.

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
ESPAGNE				
68-1525	Prov. de León, Puerto de San Glorio, versant ouest. Au sud des Picos de Europa. Schistes. Leg. P. Küpfer	I 1000 m	—	28
68-1526	Idem	II 1000 m	—	28
69-2000	Prov. de León, Puerto de Leitariegos, dans les Asturies. Leg. P. Küpfer	1370 m	—	28
69-2001	Prov. de León, Sierra de Cabrera, Alto de Carbajal, près de Quintanilla de Losada. Leg. P. Küpfer	1340 m	—	28
69-2002	Prov. de León, Puerto del Manzanal. Entre León et Ponferrada. Pelouses roc. siliceuses. Leg. P. Küpfer	I 1050 m	—	28
69-2007	Idem	II 1050 m	—	28
PORTUGAL				
65-997	Baleia près de Coimbra. Leg. Jardin bot. de Coimbra	—	14	28
69-2047	Estremadura, près d'Oeiras, entre Cascais et Sintra pr. Ribeira de Penha Longa. Leg. J. M. Martins	—	—	42

MITOSE

Les chromosomes mitotiques de l'*A. albinervis* à $2n = 28$, observés sur des méristèmes radiculaires (Fig. 111), présentent des centromères médians ou submédians ou, plus rarement, se rapprochant du tiers de la longueur des chromosomes. Nous n'avons pas vu de satellites ni de constriction secondaires bien que l'*A. albinervis* dérive probablement de l'*A. sulcata* par autopolyploïdie et que cette dernière espèce en possède. Il est probable, si nos observations sont exactes, que les génomes des deux plantes se sont déjà assez différenciés l'un de l'autre. Notons que sur la Figure 36b du travail de Fernandes & Queiros, représentant les chromosomes de l'*A. albinervis*, on ne voit pas non plus de satellites ni de constriction secondaires.

Chez l'«*A. albinervis*» hexaploïde, d'après notre Figure 112, il semble y avoir un chromosome à satellite et un autre avec une constriction secondaire (flèches), ce qui indique peut-être la présence chez ce polyploïde d'un génome originel de «*sulcata*».

MÉIOSE

Nous n'avons pu observer la méiose que sur la plante portugaise de Baleia (les autres n'ayant pas encore fleuri), nous intéressant avant tout à l'examen de la diacinèse et de la métaphase I. Bien que nous n'ayons pas eu le temps de faire de statistiques à ce sujet, nous avons remarqué la présence d'un à quatre tétravalents dans plus de la moitié des cellules analysables. Nous discuterons plus loin de la signification que nous croyons devoir accorder à la fréquence de ces multivalents.

Nous avons vu encore, sur ce matériel portugais, 1° le zygotène et le pachytène où nous avons constaté de la cytomixie; 2° des métaphases II normales; 3° des tétrades où l'on pouvait apercevoir à l'occasion quelques micronuclei, indiquant que certains chromosomes se perdent au cours des anaphases.

HYBRIDATIONS

Nous avons réussi sans trop de mal à croiser l'*A. albinervis* avec l'*A. sulcata*, ce qui démontre probablement leur parenté et pourra nous servir d'argument dans notre discussion sur l'origine de l'*A. albinervis*.

Nous avons utilisé comme parent femelle, pour ce croisement, un *A. sulcata* ayant $2n = 14$, sans chromosome B, provenant d'une touffe (65-791) que nous avons scindée parce qu'elle contenait 3 individus différents, dont un avec 3 chromosomes B. Après avoir castré les fleurs nous les avons pollinisées en employant deux individus d'*A. albinervis* du Portugal (65-997). L'*A. albinervis* fleurissant un peu plus tard que l'*A. sulcata*, nous avons eu un peu de peine à faire coïncider la sortie des stigmates et la maturité du pollen. Nous avons recueilli malgré tout 110 bonnes graines sur 168 fleurs castrées, ce que nous considérons comme un excellent résultat. La germination toutefois n'a été très bonne (19 graines germées sur 20) que lorsque les semences étaient traitées au $HgCl_2$. Toutes nos graines n'ont pas été semées.

Nous avons pu compter les chromosomes somatiques de 14 de ces hybrides et nous y avons rencontré, comme on pouvait s'y attendre, le nombre $2n = 21$ (Fig. 101) sauf dans un cas où nous avons trouvé $2n = 28$ (Fig. 102). Ce dernier nombre est particulièrement intéressant et s'explique selon toute vraisemblance par un redoublement du nombre chromosomique du côté femelle au moment de la fécondation. Il est difficile d'imaginer, pour envisager une autre hypothèse, qu'il y ait eu production de pollen à 21 chromosomes par cytomixie (si on y croit); cet accident devant être extrêmement rare.

La première hypothèse est sans doute plus vraisemblable et s'apparente à des observations semblables faites par BREMER (1923, 1928) sur *Saccharum*, LILJENFELD (1933) sur *Fragaria*, SHIMOTOMAI (1933-34) sur *Chrysanthemum*, NORDENSKIÖLD (1937) sur *Phleum*, MÜNTZING (1942, 1944) et GUINOCHET (1969) sur *Potentilla*, SÖLLNER (1954) sur *Cerastium*, VILLARD (1971) sur *Leucanthemum*.

Tout se passe comme si au cours de la production d'hybrides entre espèces à nombres chromosomiques différents, il y avait un ou plusieurs redoublements du nombre des chromosomes du côté du parent le moins fortement polyploïde afin que l'équilibre soit rétabli. Söllner l.c. parle à ce sujet d'«hybrides avec rétablissement», ce qui nous paraît une expression heureuse.

DISCUSSION

Le premier objet de cette discussion a trait au mode d'origine de l'*A. albinervis* à $2n = 28$. Il nous semble encore ici, comme chez l'*H. montanum* tétraploïde, qu'il faille parler d'autopolyploïdie. Dans le cas de l'*A. albinervis*, l'ancêtre diploïde serait l'*A. sulcata*.

Nous soulignerons tout d'abord que les deux espèces impliquées dans notre hypothèse, les *A. sulcata* et *albinervis*, sont très proches l'une de l'autre par leur morphologie. Le meilleur caractère différentiel entre les deux espèces, comme nous l'avons déjà vu, consiste en la présence chez l'*A. albinervis* d'un indument de petits poils fins et argentés sur la moitié inférieure des lemma. Toutefois ce caractère n'est pas constant et on trouve des *A. albinervis* où cet indument fait complètement défaut. Les autres caractères différentiels sont d'ordre quantitatif et difficiles à apprécier: les feuilles d'*A. albinervis* ont des nervures plus fortes, elles sont plus raides, d'un vert plus foncé, plus glauque, etc.

L'*A. albinervis* est en somme rattaché très étroitement à l'*A. sulcata* par sa morphologie et on pourrait ajouter par ses préférences écologiques: attiré pour les sols plus ou moins acides, aptitude à croître à des altitudes variables, etc. La seule autre espèce, à notre avis, avec laquelle l'*A. sulcata* aurait pu se croiser pour donner naissance ensuite à un allotétraploïde, est l'*A. versicolor*. S'il en avait été ainsi, on devrait retrouver chez l'*A. albinervis* des traces de caractères propres à l'*A. versicolor*: petite taille, épillets fortement teintés de violet, préférence écologique pour les régions alpines, ce qui n'est pas le cas.

L'observation de multivalents assez nombreux à la méiose est aussi un argument en faveur de l'hypothèse de l'autopolyploïdie malgré certaines réserves que l'on peut formuler à cet égard: l'allopolyploïdie segmentaire en effet peut évoluer dans certains cas vers une apparente autopolyploïdie. On se rapportera pour cette question aux remarques que nous avons faites au cours de notre étude de l'*H. montanum* tétraploïde.

Un dernier argument nous vient de la facilité relative avec laquelle nous avons pu réaliser des hybrides entre les *A. sulcata* et *albinervis*. Nous n'avons malheureusement pas étudié encore la méiose de ces plantes (qui n'ont pas fleuri), mais nous pouvons déjà supposer qu'il existe des affinités génétiques entre leurs parents à moins qu'il n'y ait chez les avoines vivaces aucune barrière génétique entre les espèces, ce qui ne nous paraît pas être le cas.

En résumé, nous pensons, sur la base d'arguments tirés de la morphologie, de l'étude de la méiose et de la possibilité de produire des hybrides, que l'*A. albinervis* s'est formé à partir de l'*A. sulcata* par autopolyploïdie ou peut-être par allopolyploïdie impliquant des races d'*A. sulcata* très peu différentes. Le fait que nous ayons trouvé sur 14 hybrides triploïdes, un cas où le nombre chromosomique était de $2n = 28$, illustre bien comment la production d'un tétraploïde peut survenir: un gamète non réduit d'*A. sulcata*, fécondant un *A. sulcata* normal diploïde, peut provoquer la naissance non seulement d'un triploïde peu viable mais d'un «hybride avec rétablissement» tétraploïde.

Un autre problème se pose ici à propos de l'origine de la race hexaploïde que nous avons trouvée. Comme la plante hexaploïde que nous avons en culture provient du semis de plusieurs graines, et que nous avons compté dans les racines le nombre $2n = 42$ à plusieurs reprises, il faut supposer que nous n'avons pas affaire à un seul individu aberrant mais très probablement à une population hexaploïde.

L'origine d'une telle population pourrait s'expliquer assez facilement par le redoublement du nombre chromosomique d'individus triploïdes de nature hybride qui ont pu se former spontanément entre les *A. sulcata* et *albinervis*. Le fait que nous ayons observé (Fig. 112) chez la plante hexaploïde, un chromosome à satellite et un autre avec une constriction secondaire suggère en tout cas l'existence d'un génome *sulcata* chez cet hexaploïde.

Nous ne savons pas encore quelle est la répartition géographique de la race hexaploïde, si elle est très localisée ou si elle s'étend au sud-ouest de la péninsule Ibérique jusqu'en Afrique, ce qui serait un

peu étonnant. Nous sommes tenté de rapprocher le type de distribution rencontré chez le groupe *sulcata-albinervis* des cas de polyploïdie croissante d'est en ouest observés dans les Pyrénées chez l'*H. montanum* et sur d'autres espèces végétales (FAVARGER et KÜPFER, 1968). Dans le cas présent, nous avons 3 degrés différents de polyploïdie ($2n = 14, 28, 42$) et trois aires qui s'emboîtent les unes dans les autres, occupant chacune une surface de plus en plus réduite et de plus en plus occidentale.

SYNONYMIE ET NOMENCLATURE

L'*Avena albinervis*, découvert par Boissier en Espagne, avait d'abord été nommé par cet auteur *A. splendens* (Elench. no 188, 1835), mais l'épithète étant déjà employé pour une autre espèce, Boissier publie le nom d'*A. albinervis* dans le Voyage au Midi de l'Espagne, p. 656 (1845), où la plante est de nouveau décrite et illustrée d'une bonne gravure.

Aucun problème de nomenclature ne semble se poser au sujet de ce taxon, mais on peut se demander s'il ne conviendrait pas mieux de regarder cette plante comme une sous-espèce. Pourquoi l'*A. albinervis* ne reçoit-il pas, dans notre travail, le même rang que l'*H. montanum* tétraploïde? La question est délicate, mais nous pensons que le cas de *A. sulcata* et *albinervis* se distingue de celui des races di- et tétraploïdes de l'*H. montanum* par le fait que la différenciation entre les deux races est ici plus poussée. Il est possible que l'*A. albinervis* ait au fond une origine plus ancienne que l'*H. montanum* tétraploïde.

Quel sort faut-il réserver enfin à la race hexaploïde? Nous n'avons pas encore assez de matériel pour nous prononcer sur ce problème et nous n'avons pas pu entreprendre encore une étude morphologique approfondie de la question. Toutefois, l'examen de coupes transversales de feuilles d'innovations nous montre (Tabl. IX) que celles des plantes hexaploïdes sont plus papilleuses et parfois plus anguleuses que celles des plantes tétraploïdes. Les feuilles de notre échantillon type sont aussi plus étroites. Nous appuyant sur ces caractères différentiels et sur son nombre chromosomique différent, nous proposons de faire de la race hexaploïde une sous-espèce de l'*A. albinervis*.

Avenochloa albinervis (Boiss.) Holub ssp. *albinervis* représente la race typique à $2n = 28$ chromosomes

Avenochloa albinervis (Boiss.) Holub ssp. *occidentalis* Gervais représente la race à $2n = 42$ chromosomes; a ssp. *albinervis* differt laminis innovationum dentibus minimis sat numerosis instructis.

Typus: Portugal, Estremadura, entre Cascais et Sintra pr. Ribeira de Penha Longa Leg. J. M. Martins. Cultivé à l'Inst. bot. de l'Université de Neuchâtel sous le no 69-2047.

DESCRIPTION

Plante vivace cespiteuse (Planche X) dont les touffes sont constituées de vieilles feuilles arquées ou tordues en spirale lâche et de feuilles vertes de l'année; celles-ci hautes de 10 à 25 cm, larges de 4 à 6 mm, carénées, dressées et assez raides (davantage que chez l'*A. sulcata*) sans être piquantes; marges jaunâtres un peu scabres, épaisses, coriaces et persistant souvent après la destruction du limbe; face sup. et inf. glabres, très finement striées, toutes deux d'un beau vert $\pm$ cendré. Coupe transversale de la feuille présentant vis-à-vis des nervures des piliers de sclérenchyme allant d'un épiderme à l'autre; nervure centrale et marges souvent très épaisses et difficiles à couper. Gaines glabres, d'un rouge violacé au début devenant ensuite d'un beige clair. Tiges de 60 à 100 cm de hauteur; feuille culmaire sup. très courte (4 à 12 mm), naviculaire, appliquée contre la tige; ligule oblongue-pointue de 3 à 6 mm de longueur. Panicules de 8 à 16 cm, ouvertes à l'anthèse puis contractées; rameaux fins et assez courts. Epillets de 12 à 18 mm de longueur, portant 5 à 6 fleurs aristées, toutes articulées et décidues, dépassant les glumes jaunâtres et inégales dont la sup. mesure 11 à 14 mm de longueur. Lemma striés, d'un brun luisant dans leur moitié inf., jaunâtres et diaphanes dans leur partie sup., généralement couverts de petits poils fins argentés jusque vers le milieu; celui de la fleur inf. mesurant 10 à 14 mm de longueur.

Arête d'un brun foncé dans sa partie tortile. Sommet des lemma se terminant par 2 (ou 4) longues dents fines. Axes des fleurs munis de poils $\pm$ roussâtres de même que la base du callus. Caryopses de 3 à 5 mm de longueur, surmontés de poils $\pm$ fauves, ou glabres.

10) AVENOCHLOA COMPRESSA (HEUFFEL) HOLUB

Nous ne possédons qu'un seul exemplaire vivant d'*A. compressa* et nous l'avons obtenu de semences offertes par les Services d'Echanges du Jardin botanique de l'Université de Budapest. Le lieu de récolte exact des graines n'est pas indiqué, mais elles ont été recueillies dans la nature en Hongrie.

Cette espèce est très voisine de l'*A. sulcata* et le caractère principal invoqué pour distinguer les deux plantes est que les axes floraux chez l'*A. compressa* sont glabres tandis qu'ils sont velus chez l'*A. sulcata*. L'observation attentive de notre matériel nous a permis de constater aussi que le sommet des lemma chez l'*A. compressa* se termine par 2 dents et non par de longues pointes, que la feuille culmaire supérieure y est généralement plus longue (Planche X) que chez l'*A. sulcata*. Hormis ces quelques caractères distinctifs, les deux plantes sont très semblables (Phot. 34) dans leur aspect, leur taille, leur port, du moins d'après le matériel vivant et les spécimens d'herbier dont nous disposons.

Les deux plantes occupent cependant des aires tout à fait distinctes. L'*A. compressa*, d'après Holub (1962a), est une espèce balkanique qui remonte au nord jusqu'en Transsylvanie pour atteindre les montagnes du centre de la Hongrie et les régions voisines de la frontière tchécoslovaque. L'*A. sulcata*, comme nous l'avons vu, se rencontre dans le sud-ouest de la France, en Espagne, au Portugal, dans le Rif et le Moyen Atlas. Comme nous en parlerons plus loin, les indications de certains auteurs relatives à la présence de l'*A. compressa* dans le sud de l'Italie et de la France proviennent de confusions entre les *Avena compressa* et *australis* Parl.

NOMBRE CHROMOSOMIQUE, MITOSE ET MÉIOSE

Nous avons déjà publié dans une note (Gervais 1966) le nombre chromosomique $2n = 14$, de notre unique individu. Concernant la mitose, observée sur des méristèmes radiculaires, nous n'avons rien de particulier à signaler si ce n'est qu'une paire de chromosomes possède un centromère situé entre le tiers et le quart de la longueur totale du chromosome, ce que nous n'avons vu encore chez aucune autre espèce d'avoine vivace (Fig. 104).

Quant à la méiose dont nous avons examiné les principaux stades, la diacinèse, la métaphase et l'anaphase I, la métaphase II, elle nous a paru régulière bien que nous ayons remarqué des variations assez fortes du diamètre du pollen et la présence occasionnelle de microspores très petites. Nous avons rencontré aussi à une occasion une mitose pollinique à 8 chromosomes (Fig. 115) au milieu de cas normaux à 7 chromosomes (Fig. 116).

HYBRIDATIONS

Les *A. compressa* et *sulcata* nous paraissant très semblables et probablement vicariants, nous avons essayé de les hybrider. A cet effet, nous avons choisi comme parent femelle un *A. sulcata* à $2n = 14$ sans B (un de nos 3 individus qui portent le no 65-791), espérant pouvoir reconnaître rapidement les véritables hybrides à la présence du chromosome à constriction presque subterminale apporté par le pollen d'*A. compressa* (nous redoutions que des autofécondations puissent se produire par oubli de quelques étamines lors de la castration).

Les résultats de ce croisement devaient être très satisfaisants; nous avons obtenu, sur 450 fleurs castrées, 84 bonnes graines, ce qui représente près de 19% de fécondations réussies sans compter que les fleurs du sommet des épillets, même dans la nature, ne semblent jamais donner de bonnes graines. Le pourcentage de germination a été lui aussi excellent, 18 graines ayant germé sur les 20 que nous avons mises en boîte de Petri stériles après les avoir désinfectées au HgCl_2 .

Peu après, étudiant la mitose (Fig. 105) sur les racines des graines germées, nous avons aperçu le chromosome marqueur à constriction presque terminale sur 15 individus dont la nature hybride était ainsi démontrée. Nous ne savons pas si les 3 autres plantes étaient des hybrides en raison de la mauvaise qualité de nos préparations.

Un de nos hybrides (69-1782, 1) ayant fleuri en 1970, il nous a été possible d'y voir la méiose sans que nous ayons eu le temps de l'étudier à fond. Nous pouvons dire toutefois que celle-ci est des plus intéressantes.

Nous avons observé à la métaphase I (nous n'avons pas vu la diacinèse) dans toutes les cellules, un nombre variable de bivalents, jamais plus de 6, rarement moins de 3, les autres chromosomes étant sous forme d'univalents (à la limite, s'il y a asyndèse complète, nous ne pouvons plus savoir s'il s'agit de métaphase ou d'anaphase I atypique). Nous avons aperçu aussi à quelques reprises des chromosomes associés par 3 (Fig. 106) ou plus rarement par 4. Cela peut se comprendre facilement par le fait que les génomes «*compressa*» et «*sulcata*» étant mis en contact après avoir évolué chacun différemment à partir d'un ancêtre commun, nous assistons pour le moins à la formation d'un hybride structural. Déjà les caryotypes «*sulcata*» et «*compressa*» différaient, comme nous l'avons vu, par une paire au moins de chromosomes ayant des centromères presque subterminaux.

L'observation de la méiose répond donc à la question que nous nous étions posée au début: les *A. sulcata* et *compressa* dont les aires de répartition géographique sont distantes l'une de l'autre de quelques milliers de kilomètres sont proche parentes et possèdent des génomes ayant conservé de grandes homologues. Nous y voyons un excellent exemple de taxons schizoendémiques tels que définis par FAVARGER et CONTANDRIOPOULOS (1961) ou d'endémovariants d'après la terminologie de GAUSSEN et LEREDDE (1949).

Des observations plus poussées et des mesures statistiques pourraient sans doute nous renseigner plus précisément sur le degré de similitude ou de divergence des deux espèces et l'étude du comportement des chromosomes chez cet hybride nous aurait fort intéressé en elle-même. Faute de temps, nous n'avons fait que les observations sommaires suivantes: 1° à la métaphase I, comme nous l'avons dit, il y a formation d'un bon nombre de bivalents d'apparence plus ou moins normale et les autres chromosomes restent à l'état d'univalents. Quelquefois aussi les chromosomes peuvent se réunir par trois ou par quatre; 2° l'anaphase I qui suit est plus ou moins perturbée: les bivalents se séparent ou forment des ponts tandis que les univalents semblent se répartir au hasard vers les pôles ou stationnent au milieu de la cellule. Les univalents qui restent à l'équateur cellulaire cherchent à se scinder en chromatides (Fig. 108) et, s'ils n'y parviennent pas, sont étranglés par la membrane cellulaire qui se forme. Nous n'avons pas observé cependant, de façon certaine, de noyaux de restitution; 3° à la division II, on observe des anomalies dans la plupart des cellules a) les chromosomes peuvent être en nombre inégal de chaque côté de la diade, b) l'anaphase II peut être perturbée par des ponts, c) des univalents prématurément scindés en deux chromatides à l'anaphase I stationnent entre les pôles des anaphases ou des télophases II (Fig. 109). Ce genre d'accident nous paraît le plus fréquent de tous, mais se combine fréquemment avec les deux autres: 4° les tétrades ou les grains de pollen très jeunes, en raison de ces anomalies, présentent de nombreux micronuclei, mais nous n'avons pas vu de microcellules; 5° un peu plus âgés, mais avant le moment de l'anthèse, les grains de pollen paraissent presque normaux; ils sont arrondis, à peu près de même taille, avec un noyau légèrement coloré par le carmin, mais on s'aperçoit qu'ils commencent à se flétrir; 6° au moment de l'anthèse, on constate après coloration par la méthode de HRISHI & MÜNTZING (1960), qu'environ 1,5% des microspores sont colorées et semblent normales. Les autres ne se colorent pas et montrent des parois affaissées (Phot. 33). Il n'est pas dit d'ailleurs que le peu de pollen qui paraît normal puisse germer.

Du point de vue de la morphologie, nous ne pouvons que signaler la présence, chez l'hybride, d'axes floraux un peu poilus vers le haut, ce caractère étant intermédiaire entre ceux des deux parents: chez l'*A. sulcata* les axes floraux sont poilus jusqu'à la base, chez l'*A. compressa*, ils sont complètement glabres.

NOMENCLATURE

L'*Avena compressa* a été décrit par HEUFFEL en 1835 (Flora XVIII, p. 244) d'après des plantes récoltées dans l'ancienne province hongroise du Banat. La description d'Heuffel est assez élaborée et sans doute exacte, mais pêche par un point très important. Il n'est pas dit que les axes des fleurs sont glabres alors que ce caractère est pratiquement le seul utilisable pour séparer l'*A. compressa* de ses voisines. Heuffel dit au contraire dans la diagnose: «pedicellis pilosulis» et dans la description: «Flosculorum remotiusculorum pedicelli pilosi». Il est possible qu'Heuffel n'ait pas fait la distinction entre les poils du callus et ceux de l'axe des fleurs.

Comme le rappelle ST-YVES (1931), cette espèce a été mal comprise par plusieurs auteurs. Janka, le premier, lui donne comme synonyme l'*A. australis* Parl. [= *Avenochloa cincinnata* (Ten.) Holub] et agrandit considérablement, en conséquence, l'aire de distribution de cette espèce. ASCHERSON & GRAEBNER (1898-1902) et ROUY (1913) adoptent la synonymie de Janka et regardent l'*A. compressa* comme une sous-espèce ou une race d'*A. bromoides*. Comme nous l'avons déjà vu, l'*A. australis* fait bien partie du groupe *bromoides* en raison de sa structure foliaire caractérisée par de petits îlots de sclérenchyme subépidermiques, mais l'*A. compressa* s'en distingue nettement par la présence de piliers de sclérenchyme allant d'un épiderme à l'autre.

DESCRIPTION

Avenochloa compressa (Heuffel) Holub Acta Hort. bot. Pragensis, p. 84 (1962).

Plante vivace cespiteuse (Planche X) dont les touffes sont constituées de feuilles desséchées d'un beige pâle et de feuilles vertes de l'année; celles-ci hautes de 5 à 15 cm, larges de 3 à 5 mm, carénées, dressées sans être raides; marges assez scabres, coriaces, persistant souvent après la destruction du limbe; face sup. et inf. glabres, toutes deux d'un vert un peu pâle et légèrement glauque comme chez l'*A. sulcata*. Coupe transversale de la feuille présentant vis-à-vis des nervures principales des piliers de sclérenchyme (et de parenchyme incolore) allant d'un épiderme à l'autre. Gaines glabres, vertes et devenant beiges en séchant. Tiges de 40 à 75 cm de hauteur; feuille culmaire sup. de 10 à 25 mm, plus longue que chez les *A. sulcata* et *albinervis*, appliquée contre la tige; ligule oblongue-pointue de 4 à 6 mm de hauteur. Panicules de 8 à 12 cm de longueur, rameaux secondaires assez fins et courts. Epillets de 15 à 18 mm de longueur portant 6 à 7 fleurs aristées, toutes articulées et décidues, dépassant les glumes jaunâtres et inégales dont la sup. mesure 10 à 12 mm de longueur. Lemma d'un brun luisant et striés dans leur moitié inf., jaunâtres et diaphanes dans leur moitié sup.; celui de la fleur inf. mesurant 10 à 12 mm de longueur. Arêtes brun foncé dans leur partie tortile. Sommet des lemma se terminant par 2 dents courtes. Axes des fleurs glabres; callus muni de poils très courts. Caryopse d'environ 4 mm velu au sommet et un peu poilu sur les côtés.

11) AVENOCHLOA SCHELLIANA (HACK.) HOLUB

Cette espèce, d'après la carte de répartition présentée dans l'Atlas phytogéographique de MEUSEL & ALL (1965), possède une aire de répartition très vaste qui s'étend de l'est de l'Ukraine à la Mandchourie.

Nous avons eu le plaisir d'en recevoir des graines de trois localités différentes par les soins du Prof. Malyshev que nous remercions ainsi que ceux qui ont bien voulu les recueillir sur le terrain (G. Peshkova et L. Ovczinnikova). Ces plantes, dont une seulement a fleuri et donné une tige depuis les deux années que nous les cultivons, ressemblent fort, par leur aspect général, aux *A. sulcata* et *compressa* que nous venons d'étudier.

L'*A. Schelliana* se distingue cependant de l'*A. compressa* par ses axes floraux munis de poils (ceux de l'*A. compressa* sont glabres comme nous l'avons déjà vu) et diffère de l'*A. sulcata* par les caractères suivants: 1° chez l'*A. sulcata* le sommet des lemma se termine par 2 longues pointes, chez l'*A. Schelliana*, par des dents; 2° la feuille culmaire supérieure est beaucoup plus longue en général (du moins sur les spécimens que nous avons pu voir) chez l'*A. Schelliana*; 3° les poils des axes floraux étaient blancs chez les *A. Schelliana* que nous avons vus, mais brun-roux chez l'*A. sulcata*. Abstraction faite de ces petits caractères d'importance secondaire, les 3 plantes (*A. sulcata*, *compressa* et *Schelliana*) se ressemblent beaucoup.

Nous ne connaissons que peu de chose sur l'écologie de l'*A. Schelliana* et des associations au sein desquelles on le rencontre, sinon que cette plante croît dans les régions steppiques montagneuses ou marécageuses du sud-est de la Russie et du nord de la Chine. Nous n'avons pas eu le loisir de nous documenter davantage à ce sujet.

NOMBRE CHROMOSOMIQUE, MITOSE

Le nombre chromosomique de cette espèce a été compté pour la première fois par SADANAGA (1962) qui a trouvé la plante diploïde avec $2n = 14$ chromosomes ou $2n = 14 + 1B$. La provenance des plantes étudiées par Sadanaga n'est pas précisée, mais on sait que les graines lui ont été données par le Soil Conservation Service Nursery, Pullman, Washington.

Nous avons trouvé aussi le nombre $2n = 14$ (Fig. 117) sur deux de nos plantes et $2n = 14 + 4B$ (Fig. 118) sur une autre. On aperçoit nettement sur la Figure 117 un long chromosome ayant une constriction secondaire; son partenaire est difficile à identifier sur ce dessin et il semble que d'autres paires encore possèdent des constriction. L'*A. Schelliana*, par ses chromosomes marqués de constriction secondaires, ressemble de ce fait à l'*A. sulcata* où nous en avons noté aussi. Ces deux plantes, dans leurs phénotypes comme dans leurs chromosomes, ont donc beaucoup de traits communs. Sur la Figure 118, les chromosomes sont trop raccourcis pour nous permettre d'apercevoir les constriction secondaires.

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
69-1115	Lac Baïkal, près du village de B. Koczerikov, steppe, no 2304. Leg. G. Peshkova	—	—	14
69-1116	Bouriato-Mongolie, steppe, no 2495. Leg. G. Peshkova	—	7 + 5B*	14 + 4B
69-1117	Transbaïcalie orientale, près du village de Kyra, steppe, pentes. Leg. G. Peshkova	—	—	14

* Le nombre plus élevé de chromosomes B rencontré à la méiose s'explique probablement par le fait que notre plante a été obtenue à partir de plusieurs graines et est constituée d'individus différents.

Les centromères, à l'encontre de ceux de l'*A. compressa*, sont tous médians, submédians ou se rapprochent du tiers de la longueur du chromosome. Sadanaga l. c. avait observé aussi chez cette espèce la présence d'une constriction secondaire mais dans une paire seulement; cet auteur relève que les 12 autres chromosomes ont un centromère submédian, mais ne dit rien de la position de centromère de la paire où se trouve la constriction secondaire.

MÉIOSE

Bien que nous n'ayons pu fixer que 3 ou 4 épillets, nous avons observé sur différentes fleurs les principaux stades de la méiose, de la prophase I jusqu'à la formation du pollen. La métaphase I est normale et les chromosomes sont associés en 7 bivalents; les anaphases I et II sont aussi normales. Sadanaga I. c. a fait les mêmes constatations sur son matériel.

Notre plante était caractérisée toutefois par la présence de 5 chromosomes B. Ceux-ci se trouvaient souvent appariés formant 2 paires et un univalent ou 1 paire et 3 univalents. A l'anaphase I, les chromosomes B non appariés se divisaient parfois en chromatides, cette division précoce étant responsable de «lagging» à l'anaphase II et probablement de l'élimination des chromosomes retardataires.

NOMENCLATURE

La description de l'*Avena Schelliana* Hackel rapportée dans un travail de KORSHINSKY (Pl. amur. in Acta Hort. Petrop. 12, p. 419, 1892) s'attache surtout à différencier cette espèce de l'*A. pratensis* avec lequel elle avait été confondue. Les caractéristiques indiquées «Differt ab *A. pratensis* piculis minoribus (ca. 14 mm), glumis fertilibus 9–11 mm lg., parte inferiore fuscis vel fusco-viridibus, basi fasciculo pilorum brevissimo callum vix superante...» correspondent bien avec ce que nous avons observé sur nos plantes. D'autre part, les renseignements d'ordre géographique donnés avec la description «In pratis inundatis vel sylvaticis ad Amur medium prope ostium Zejae, Konstantinowka, Blagoslowennge», coïncident avec la partie orientale de l'aire de l'espèce.

HOLUB (1962a) affirme qu'il faut exclure de la description de l'*Avena Schelliana* la synonymie indiquée par Hackel avec les plantes d'Amérique du Nord connues aujourd'hui sous le nom d'*Avenochloa Hookeri* (Scribn.) Holub. Nous n'en sommes pas aussi sûr et les quelques spécimens d'*A. Hookeri* que nous avons vus (Genève) nous ont paru identiques à ceux d'*A. Schelliana*. L'*Avena Hookeri* Scribn. in Hack. True Grasses, p. 123 (1890) ayant été décrit avant l'*A. Schelliana* Hack. in Korsh. (1892), la première espèce aurait priorité et le nom d'*A. Schelliana* tomberait en synonymie. Des études plus approfondies sont nécessaires toutefois avant que nous puissions nous prononcer sur cette question.

Les observations de St-YVES (1931) vont en tout cas dans le sens de notre remarque: l'*A. Schelliana* étant considéré par cet auteur comme une simple variété de l'*A. pratensis*, les plantes américaines sont à leur tour rattachées à la var. *Schelliana* comme une sous-variété [Subv. *racemosa* (Kryl.) St-Y.] assez difficile à définir et se rencontrant même, en dehors de l'Amérique, dans certaines régions de la partie asiatique du territoire de la var. *Schelliana*!

Si nous croyons l'*A. Schelliana* très voisin des plantes américaines (*A. Hookeri*), nous ne sommes pas de l'avis de St-Yves lorsque celui-ci les rattache toutes deux à l'*A. pratensis*. Nous avons déjà expliqué précédemment que l'*A. Schelliana* (et *Hookeri*) se rapproche de l'*A. sulcata*. Il est vrai que St-Yves, incorporant déjà les *A. sulcata* et *compressa* à l'*A. pratensis*, se devait d'y mettre aussi l'*A. Schelliana*.

Nous avons déjà démontré par des essais d'hybridation que les *A. sulcata* et *compressa*, pour le moins, étaient parentes et vicariantes; nous croyons que cette parenté s'étend aux *A. Schelliana* et *Hookeri* et que ces quatre espèces, sans doute issues d'un ancêtre commun, sont en train de se différencier à la faveur d'un isolement géographique imputable aux bouleversements géologiques et climatiques survenus au cours du quaternaire.

SYNONYMIE

Avenochloa Schelliana (Hack.) Holub Acta Hort. bot. Pragensis, p. 85 (1962).

Avena Schelliana Hack. apud Korshinsky Acta Hort. Petropol. 12, p. 419 (1892).

Avena pratensis L. sensu Grisebach in Ledeb. Fl. ross. IV, p. 414 (quoad plantam Siberiae et Rossiae orientalis).

Avena pratensis L. ssp. *pratensis* var. *Schelliana* (Hack.) Kors. Tent. Fl. ross. orient., p. 471 (1898).
St-Yves Candollea IV, p. 443 (1931).

DESCRIPTION

Nous ne donnerons pas de description complète de cette espèce parce que nous n'avons pas encore de plantes vivantes assez développées pour nous y référer. D'autre part cette espèce se rapproche beaucoup des *A. sulcata* et *compressa* dont elle diffère par les caractères que nous avons énumérés précédemment.

12) AVENOCHLOA VERSICOLOR (VILL.) HOLUB

Acta Horti Bot. Pragensis 162, p. 85

Cette jolie plante se rencontre fréquemment dans presque toutes les montagnes d'Europe et au Caucase, à l'étage alpin ou subalpin, où elle croît sur des sols acides, plutôt secs, riches en humus. Au Jardin botanique de Neuchâtel où le sol est naturellement alcalin, les plantes dépérissent rapidement si on ne les met pas dans des pots contenant de la terre plus acide.

L'aire de distribution de l'*A. versicolor* comprend, au sud, les Pyrénées, les Monts d'Auvergne, les Apennins, les régions montagneuses des Balkans et à l'est, le Caucase. Au nord, on le trouve dans les Alpes, les Monts Tatra et les Carpathes.

Cette espèce a été particulièrement bien étudiée du point de vue de la nomenclature et de la morphologie par HOLUB (1961). Cet auteur propose de distinguer, outre l'*A. versicolor* typique (ssp. *versicolor*), une ssp. *caucasica* basée sur *Helictotrichon versicolor* proles *causicum* Holub (Preslia 31, p. 51, 1959). Les plantes du groupe *caucasica* seraient caractérisées, entre autres, par des panicules plus étroites et des épillets plus grands que ceux de la ssp. *versicolor*. HOLUB (l.c.) nous présente par ailleurs toute une série de mesures statistiques montrant qu'il existe d'ouest en est, comme chez l'*A. planiculmis*, une augmentation des dimensions de divers organes, de la hauteur des plantes, du nombre d'épillets.

Les populations d'*A. versicolor* des Alpes apouanes et des Apennins sont considérées elles aussi, par un certain nombre de botanistes, comme appartenant à une «race» particulière. Ces avoines italiennes, décrites tout d'abord par Parlatoire comme variété (*A. Scheuchzeri* var. *praetutiana* Parl. ex Arcangeli Compend. Fl. ital., p. 777, 1882), sont reléguées au rang de forme par ST-YVES (1931); HOLUB (1961) ne se prononce pas sur la question, n'ayant pas assez de matériel de comparaison. Dans un travail plus récent, portant sur l'étude cytologique d'individus d'*A. versicolor* récoltés dans les Alpes apouanes (Pania della Croce, 1859 m), RENZONI (1968) élève la var. *praetutiana* au rang de sous-espèce mais sans motiver ce changement de nomenclature par une analyse morphologique ou des données cytologiques nouvelles. Nous n'avons pas eu nous-même le loisir d'étudier cette question.

NOMBRE CHROMOSOMIQUE

Il est fait mention pour la première fois du nombre chromosomique de l'*A. versicolor* dans les compilations de TISCHLER (1936); on y trouve le nombre $n = 60-62$ provenant d'un comptage non publié de Katterman. D'après les données que nous possédons actuellement sur les nombres chromosomiques des avoines vivaces, il est probable que le comptage de Katterman se rapporte plutôt à une espèce du groupe *pratensis-planiculmis*. Toutes les recherches cytologiques ultérieures faites sur l'*A. versicolor* indiquent que cette espèce est diploïde avec $2n = 14$. SKALINSKA (1956), la première, trouve ce nombre chez des plantes des Monts Tatra; TOMBAL (1968) le rapporte pour un individu des Alpes françaises; RENZONI (1968) le rencontre sur son matériel italien. Nous sommes arrivés aussi, en 1966, au même résultat, en étudiant des avoines des Alpes françaises, des Pyrénées et du Tyrol. Nous rapportons encore dans le Tableau qui suit des comptages plus récents qui concernent surtout des plantes suisses et une plante des Carpathes centrales.

MITOSE ET MÉIOSE

Nous avons eu l'occasion d'observer la mitose chez cette espèce sur des méristèmes radiculaires de plusieurs individus et dans les tissus staminaux. Les sept paires de chromosomes possèdent des centromères submédians (Fig. 119) et l'une d'elles est caractérisée par la présence de satellites (Fig. 120). Ces observations sont confirmées par celles de RENZONI (1968) qui, dans son travail, a essayé d'établir le caryogramme de l'*A. versicolor*.

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
SUISSE				
67-903	Alpes valaisannes, au-dessus du village de Simplon, Alpjer I	2100 m	—	14
67-904	au-dessus de l'Hospice du Simplon II	2100 m	—	14
	Leg. C. Gervais			
68-124	Alpes valaisannes, Val d'Anniviers, près du Lac de Moiry.			
	Leg. Dr C. Béguin	2550 m	—	14
68-685	Alpes des Grisons, Val dal Fain, Forclaz-Landguart.			
	Leg. E. Senaud	2700 m	—	14
68-688	Alpes des Grisons, Alp Grüm.			
	Leg. E. Senaud	2500 m	—	14
68-1455	Alpes valaisannes, Grande-Dixence, rochers près du barrage.			
	Leg. C. Gervais	2200 m	—	14
68-1452	Alpes valaisannes, Col du Sanetsch, en montant au Sublage, rochers et gazons alpins.			
	Leg. C. Gervais	2400 m	—	14
68-1457	Alpes valaisannes, au-dessus du barrage de Cleuson, rochers et gazons alpins.			
	Leg. C. Gervais	2500 m	—	14
68-1458	Alpes valaisannes, au-dessus de Chandolin, terrain rocailleux un peu sec.			
	Leg. C. Gervais	2300 m	—	14
69-996	Alpes valaisannes, Col de Balme.			
	Leg. E. Senaud	—	—	14
FRANCE				
65-539	Htes-Alpes, Col du Galibier.			
	Leg. Jardin bot. du Lautaret	2500 m	—	14
65-1019	Htes-Alpes, Val-Mélèzet, près de Ceillac I	2300 m	—	14
	Lac Ste-Anne II	2200 m	—	14
67-989	Bois noir III	2200 m	—	14
	Leg. Prof. C. Favarger			
65-926	Pyr.-Orientales, Col de Fenestrelle.			
	Leg. P. Kùpfer	2500 m	7 + 3B	14 + 3B
66-919	Pyr.-Orientales, Pic Peric au N. du Carlit.			
	Leg. P. Kùpfer	2400 m	7 + 1 à 5B	14 + 1 à 5B
66-939	Hte-Garonne, Port de Vénasque, non loin de Bagnères de Luchon.			
	Leg. P. Kùpfer	2200 m	7	14

TÉMOIN	PROVENANCE	ALT.	n	2n
66-970	Pyr.-Orientales, Vallée de Llo. Leg. P. Küpfer	2100 m	—	14 + 2B
68-1307	Pyr.-Orientales, Col de Fenestrelle au fond de la Vallée de Llo. Leg. C. Gervais	2200 m	7 + 1B	—
66-932	Pyr.-Orientales, Porteille d'Orlu, près de la frontière de l'Ariège. Leg. P. Küpfer	2200 m	7 + 7B	—
AUTRICHE				
67-210	Dolomites. Leg. Jardin bot. de Klagenfurt	2100 m	—	2n = 14
60-760	Tyrol, Kleblaralpe près de Sölden. Leg. Prof. C. Favarger	1900 m	7	—
65-477	Tyrol, Dolomites près de Sexten. Leg. Jardin bot. de Kiel	—	—	14 + 1B
69-1688	Koralpe entre Graz et Klagenfurt. Leg. P. Correvon	1800 m	—	14
69-1706	Wöllaner Noch, près de Villach. Leg. P. Correvon	1800 m	—	14
TCHÉCOSLOVAQUIE				
66-447	Carpathes centrales. Leg. Jardin bot. de Bratislava (L. Paclova, S. Klimo)	—	—	14

La mitose chez l'*A. versicolor* a été aussi étudiée par SKALINSKA (1956). Cet auteur s'est intéressé tout spécialement aux chromosomes B, fréquents chez cette espèce, et à leur disposition sur la plaque équatoriale. Nous avons nous-même rencontré à plusieurs reprises des chromosomes B (1 à 7) chez cette plante, surtout chez les individus provenant des Pyrénées orientales; est-ce un hasard?

Concernant la méiose, nos recherches ont porté principalement sur des cas anormaux et sur des plantes possédant des chromosomes B, l'*A. versicolor* nous ayant servi de matériel d'étude dans ces domaines. On se rapportera donc aux chapitres qui traitent de ces questions pour un complément d'information sur la méiose. Nos Figures 121 et 122 montrent l'anaphase et la métaphase I d'un individu normal et ne possédant pas de chromosomes B; les Figures 129 à 133 se rapportent à des divisions irrégulières tandis que les Figures 154, 156 à 165 concernent diverses phases de la méiose et de la mitose pollinique chez des *A. versicolor* ayant des chromosomes B. Nous avons remarqué de plus, au zygotène et au début du pachytène, de la cytomixie de même qu'un certain pourcentage de petits grains de pollen dans les étamines mûres.

SYNONYMIE

Avenochloa versicolor (Vill.) Holub Acta Horti Bot. Pragensis, p. 85 (1962).

Avena versicolor Vill. Prosp. Hist. pl. Dauph., p. 17 (1779).

Avena Scheuchzeri All. Fl. pedcm. II, p. 255 (1785).

DESCRIPTION

Plante vivace (Pl. XI) formant de petites touffes. Feuilles basilaires $\pm$ distiques, hautes de 3 à 12 cm, larges de 2,5 à 5 mm, un peu scabres à la marge, glabres, linéaires, planes ou pliées en V, dressées sans être raides, d'un vert légèrement glauque sur les deux faces, légèrement spiralées et à nervures un peu saillantes à dessiccation. Coupe transversale de la feuille présentant des travées de sclérenchyme et de parenchyme incolore allant d'un épiderme à l'autre vis-à-vis des nervures principales. Gaincs glabres souvent marquées de lignes violacées lorsque jeunes. Tiges de 15 à 50 cm de hauteur; feuilles culmaircs sup. assez longues (1 à 6 cm); ligules de 4 à 6 mm de longueur. Panicules courtes, de 4 à 8 cm de longueur mais à rameaux assez développés. Epillets généralement brun-violacé, longs de 10 à 15 mm, portant 4 à 6 fleurs aristées, articulées et décidues, dépassant les glumes. Lemma de la fleur inf. mesurant 8 à 11 mm, muni de poils courts à la base et généralement bidenté au sommet; axes des fleurs poilus. Caryopses mesurant 3 à 4 mm.

AUTRES AVENOCHLOA

Nous voulons simplement énumérer ici un certain nombre d'espèces d'*Avenochloa* que nous n'avons pu étudier faute de matériel vivant. Plusieurs de ces plantes sont d'ailleurs rares et leur statut taxonomique est peut-être à revoir.

Nous avons déjà dit un mot (p. 23) des *Avenochloa breviaristata* et *Hackelii*, cette dernière espèce se rencontrant au Portugal et l'autre en Afrique du Nord. On peut trouver encore en Afrique du Nord, outre l'*A. Jahandiezii* dont nous parlerons un peu plus loin, toute une série de taxons qui ont été rattachés à l'*A. bromoides* comme variétés, sous-variétés, formes par TRABUT (1899), ST-YVES (1931) et MAIRE (1953). Nous croyons que l'étude cytologique de ces différents taxons réserverait des surprises intéressantes et nous renseignerait éventuellement sur l'origine de l'*A. pratensis*. Il nous semble prématuré pour le moment de transférer dans le genre *Avenochloa* ces différents taxons bien que HOLUB (1962a) n'ait pas hésité à le faire pour certains d'entre eux: il s'agit des plantes que St-Yves appelle *Avena bromoides* ssp. *australis* var. *Letourneuxii* [devient *Avenochloa Letourneuxii* (Trabut) Holub] et *Avena bromoides* ssp. *australis* var. *pruinosa* [devient *Avenochloa pruinosa* (Hack. et Trab.) Holub].

A notre avis, il est possible que ces plantes soient des hybrides ou des sous-espèces d'*A. bromoides* en train de se différencier, leur statut taxonomique ne devant être fixé qu'après une étude cytologique approfondie.

Quant à l'*Avenochloa Jahandiezii* (Lit.) Holub Acta Hort. Bot. Pragensis 1962, p. 84, c'est une espèce remarquable qui serait assez commune d'après MAIRE (1953), dans les montagnes calcaires du Moyen-Atlas, entre 1600 et 2500 m. C'est une plante bulbeuse dont les gaines sont «densément villoses, à villosité soyeuse rétrorse apprimée, persistant après la chute de leur limbe en restant membraneuses et brunes» (MAIRE, p. 297). Cette espèce se reconnaît aisément à ce caractère, mais se distingue encore des autres *Avenochloa* en ce qu'elle est la seule espèce à posséder des feuilles ne présentant, en coupe transversale que 3 cordons de sclérenchyme: l'un se trouvant en face de la nervure centrale de la feuille, les deux autres formant les marges cartilagineuses.

La structure foliaire de l'*A. bromoides* se rapproche de celle de l'*A. Jahandiezii*, mais on y trouve toujours de petits îlots de sclérenchyme (parfois très peu développés) vis-à-vis des nervures principales au moins.

Outre ces taxons nord-africains ou ouest-méditerranéens, il existe encore d'autres espèces d'*Avenochloa* dont nous n'avons pas fait mention jusqu'à maintenant; elles se rencontrent en Méditerranée orientale ou, plus au Nord, en Europe ou en Asie. En somme, si les *Avenochloa* d'Europe centrale sont assez bien connus, ceux du sud-ouest du continent (Espagne-Portugal) et de l'Afrique du Nord le sont moins, de même que les taxons est-européens et asiatiques. Les deux extrémités du territoire occupé par le genre *Avenochloa* sont plus riches en espèces que la partie centrale de l'aire et la systé-

matique de ces espèces est plus complexe. On se croirait en présence de deux centres d'origine, ou plutôt de diversification, des avoines vivaces.

HOLUB (1962a) effectuant un certain nombre de transferts nécessités par la création du genre *Avenochloa*, reconnaît neuf espèces rattachables au groupe de plantes orientales dont nous venons de parler; ce sont les *Avenochloa adzharica* (Albov) Holub (Bas.: *Avena adzharica* Albov Prod. Fl. Colch., p. 257, 1895), *Avenochloa aetolica* (Rechinger) Holub (Bas.: *Avenastrum aetolicum* K. H. Rechinger Beih. bot. Centralbl. 54/B, p. 680, 1936), *Avenochloa agropyroides* (Boiss.) Holub (Bas.: *Avena agropyroides* Boissier Diagn. Plant. Orient. nov. ser. 1, vol. 2, no 13, p. 50, 1853), *Avenochloa argaea* (Boiss.) Holub (Bas.: *Avena argaea* Boissier Fl. orient. 5, p. 546, 1884) *Avenochloa armeniaca* (Siskin) Holub (Bas.: *Avena armeniaca* Siskin Ber. Tomsk. Staats Univ. 81, p. 418, 1929), *Avenochloa asiatica* (Rozevic) Holub (Bas.: *Avenastrum asiaticum* Rozevic Bull. Jard. bot. Acad. Sc. USSR 30, p. 770, 1932), *Avenochloa blavii* (Aschers. et Janka) Holub (Bas.: *Avena blavii* Ascherson et Janka Természettud Fuzetek 1, p. 99, 1877), *Avenochloa cycladum* (Rechinger et Scheffer) Holub (Bas.: *Avenastrum cycladum* K. H. Rechinger et Scheffer Magyar bot. Lápok 33, p. 20, 1934), *Avenochloa taurica* (Prokudin) Holub (Bas.: *Helictotrichon tauricum* Prokudin Trudy nauchnoissledovatel'skogo Inst. Biol. charkovskogo gosudarstv. Univers. 13, p. 198, 1950).

Nous n'avons pas vu de spécimens d'herbier de ces espèces à l'exception de quelques *A. blavii* du Conservatoire botanique de Genève. La plante nous a paru se rapprocher beaucoup des *A. pratensis* ibériques à feuilles étroites. C'est aussi l'avis de ST-YVES (1931) et les dessins de cet auteur représentant des coupes transversales de feuilles des *Avena blavii* (p. 471) et *pratensis* subsp. *iberica* var. *Gonzaloi* (p. 454) montrent d'étroites ressemblances entre les structures anatomiques des deux plantes. Y aurait-il aussi en Méditerranée orientale des espèces rattachables à l'*A. pratensis* et à nombre chromosomique inférieur à $2n = 126$? C'est l'énigme que nous pose l'*A. blavii*. HOLUB (1961) regarde l'*A. blavii* comme une endémique illyrienne se distinguant de l'*A. pratensis* par ses feuilles étroites, sa panicule en grappe simple, pauvre en épillets, par des arêtes prenant naissance dans le tiers supérieur des lemma chez les fleurs du haut de l'épillet.

Autre espèce orientale, l'*A. argaea* (du Mont Argée, en Asie mineure) a été décrite par Boissier comme intermédiaire entre les *A. pratensis* et *versicolor*. ST-YVES (1931) la considère comme une simple variété d'*A. versicolor*, en raison de la conformation des gaines des innovations qui, chez cette espèce, ne sont pas fendues jusqu'au bas. St-Yves attache une assez grande importance à ce caractère qui ne se rencontre d'après lui que chez les *Avena versicolor*, *montana*, *Jahandiezii* et *pubescens*. Considérant les autres particularités de l'*A. argaea*: feuilles courtes, épillets brun-doré, nous serions enclin à suivre l'opinion de St-Yves, mais nous préférons attendre, avant de nous prononcer sur cette question, de pouvoir disposer de matériel d'herbier, sinon de plantes vivantes. Nous nous entendons sur ce point avec HOLUB (1961) qui ne sait pas encore exactement quelles relations existent entre les *A. argaea*, *asiatica*, *Schelliana* et *versicolor* (particulièrement dans sa sous-espèce orientale: subsp. *caucasica*).

Nous n'avons pu trouver, à propos des autres *Avenochloa* mentionnés plus haut, que très peu de renseignements. ST-YVES (1931) dit toutefois quelques mots de l'*A. armeniaca* qu'il croit voisin de l'*Avena pratensis* var. *alpina*, tandis qu'HOLUB (1961) indique brièvement le lieu d'origine et quelques caractéristiques morphologiques des *A. aetolica*, *agropyroides*, *taurica* et *adzharica*. Cette dernière espèce se rapprocherait de l'*A. planiculmis* et les trois autres de l'*A. pratensis*.

Nous terminerons ce chapitre par une liste d'espèces moins connues, à statut taxonomique parfois discutable ou dont le nom est passé en synonymie.

1° *Avena adsurgens* Schur in sched. ex Schur Enum. Pl. Transsylv., p. 762 (1866). Correspondrait à l'*Avenochloa alpina* sensu HOLUB (1961) ou à notre *Avenochloa* × *praeusta*.

2° *Avena amethystina* D.C. in Lam. et D.C. Fl. Fr. III, p. 57 (1805). Se rattache à l'*Avenochloa pubescens* proles *alpinum*. Voir HOLUB l.c. et ST-YVES (1931).

3° *Avena aristelliformis* Sennen nom. in herb. Catalogne, Massif du Tibidabo. Cette plante trouve place parmi les *A. pratensis* espagnols dont on connaît la variabilité. D'après ST-YVES l.c., il s'agirait d'une forme sciaphile.

4° *Avena Ausserdorfii* Aschers. & Graebn. Syn. 2/1, p. 261 (1899). Mêmes remarques que pour l'*Avena adsurgens*.

5° *Avena balloniana* Kirschl. Fl. vogés.-rhen. II, p. 205 (1870). Se rattache à l'*Avenochloa pubescens* proles *alpinum*. Voir HOLUB l. c.

6° *Avena baumgartenii* Steud. Syn. Glum. I, p. 233 (1855). Se rattache à l'*Avenochloa pubescens* proles *pubescens*. Voir HOLUB l. c.

7° *Avena Bornmülleri* Hausskn. in sched. Se rapporterait à des formes d'*A. pubescens*. Voir HOLUB l. c., p. 197.

8° *Avena caryophyllea* Sibth. et Sm. Fl. Graec. I, p. 71 (1806). Cette espèce est mise par St-Yves en synonymie de son *Avena bromoides* subsp. *australis* var. *Parlatorei* subv. *typica*. Elle correspondrait donc à l'actuel *Avenachloa cincinnata* (Ten.) Holub (= *Avena australis* Parl.).

9° *Avena crassifolia* Font Quer Bull. Inst. Catal. Hist. Nat., p. 189 (1920). Iles Baléares. Nous avons vu quelques spécimens d'herbier de cette avoine remarquable par ses feuilles très charnues. Cette plante nous paraît mériter plus que le rang de sous-variété de l'*A. bromoides* que ST-YVES l. c. lui assigne. Il serait intéressant d'en connaître le nombre chromosomique.

10° *Avena glabra* C. Koch Linnaea 19, p. 5 (1847). Se rattache à des formes d'*A. pubescens*. Voir HOLUB l. c.

11° *Avena hirtifolia* Boiss. Diagn. Pl. orient. nov. ser. 2/4, p. 128 (1859). Ferait partie des races orientales d'*A. pubescens*, d'après HOLUB l. c. Voir aussi ST-YVES, p. 429.

12° *Avena Hugeninii* De Not. in Steud. Syn., p. 425. Se rattache à l'*Avenochloa pubescens* proles *alpinum*. Voir HOLUB l. c.

13° *Avena insubrica* (Aschers & Gracbn.) Dalla Torre & Sarnth. Fl. Tirol 6, p. 195 (1906). Se rattache à l'*A. pubescens* proles *laevigatum*. Voir HOLUB l. c.

14° *Avena laevigata* Schur in Oest. bot. Zeitschr. X, p. 72 (1860). HOLUB l. c. regarde ces plantes comme faisant partie d'un groupe bien particulier d'*A. pubescens* et en fait un «proles *laevigatum*». St-Yves, quant à lui, y voit une variété à large distribution géographique d'*A. pubescens*.

15° *Avena longepedicellata* Sennen (in sched. Pl. Esp. no 6271). Correspond probablement à l'un des multiples facies que prend l'*A. pratensis* dans les Pyrénées orientales ou en Espagne. Voir ST-YVES, p. 448.

16° *Avena longespiculata* Sennen nom. in herb. Mêmes remarques que pour l'*A. longepedicellata*.

17° *Avena longipilosa* Sennen (in sched. Pl. Esp. no 6810). Mêmes remarques que pour l'*A. longepedicellata*.

18° *Avena lucida* Bert. Fl. ital. I, p. 701 (1833). Se rattache à l'*A. pubescens* proles *alpinum*. Voir HOLUB l. c.

19° *Avena mirandana* Sennen (in sched. Pl. Esp. 1928 no 6709. Espèce du groupe des *A. pratensis* espagnols, réduite au rang de forme par St-Yves (*A. pratensis* ssp. *iberica* var. *vasconica* f. *mirandana*).

20° *Avena podalica* Blocki ex Koczwara Oest. bot. Zeitschr. 75, p. 239 (1926). Mêmes remarques que pour l'*A. adsurgens*.

21° *Avena pseudaviolacea* Kerner apud Willkomm Führer, 2 ed., p. 219 (1882). Mêmes remarques que pour l'*A. adsurgens*.

22° *Avena scabra* Kit. ex Kanitz Linnaea 32, p. 309 (1863). Cette plante est probablement une forme écologique de l'*A. planiculmis* ou de l'«*A. alpina*» (*A. × praeusta*), mais le type n'ayant pas été retrouvé, on ne peut rien affirmer. Voir HOLUB l. c.

23° *Avena sesquiteria* L. Mant. I, p. 34 (1767). Il s'agit peut-être de l'*A. pubescens* mais ST-YVES l. c., de même que HOLUB l. c. s'accordent à dire que cette synonymie reste très douteuse.

24° *Avena Sibthorpii* Nym. Syll. europ. p. 421 (1854). ST-YVES l. c. met ce nom en synonymie de son «*Avena bromoides* subsp. *australis* var. *Parlatorei* subv. *typica*» qui correspond à l'actuel *Avenochloa cincinnata* (Ten.) Holub.

25° *Avena varia* Hoppe nom.; Schult. Reise auf Glock, p. 351 (1804). Cette plante serait un *Trisetum* ou un *A. versicolor*.

Un certain nombre d'épithètes s'appliquant à des espèces ou décrivant des taxons de rang inférieur, n'ont pas été mentionnées dans notre travail, mais on pourra les retrouver dans les ouvrages de ST-YVES (1931), de HOLUB (1961) ou encore dans l'Index to Grass Species*.

* Index to Grass Species. Compiled by Agnes Chase and Cornelia D. Niles. 3 Vol. G. K. Hall & Co, Boston (1962).

Anomalies de la microsporogenèse chez les avoines

Nous voulons simplement signaler ici, ou décrire, certains types d'anomalies que nous avons rencontrés plus ou moins fréquemment chez les avoines. Notre propos n'est pas d'en chercher l'explication, ce qui dépasserait largement le cadre de notre travail et de nos compétences, mais de rendre compte de ce que nous avons vu dans l'espoir que cela puisse être utile aux spécialistes de ces questions.

Les anomalies que nous avons observées peuvent se grouper en cinq catégories:

- 1° Passage de chromatine, ou même de chromosomes entiers, de cellule à cellule, ce que nous appellerons du terme général de «cytomixie».
- 2° Répartition inégale des chromosomes à l'anaphase I sans qu'il s'agisse d'hybrides (apparemment du moins) ou de polyploïdes.
- 3° Anomalie du cloisonnement des tétrades.
- 4° Formation de cellules géantes ou «syncytes», observables en général dans les stades qui suivent immédiatement la rupture des tétrades en grains de pollen autonomes.
- 5° Anomalies diverses observées sur le pollen ou à la mitose pollinique.

Il existe certainement entre plusieurs de ces anomalies des rapports plus ou moins directs: ainsi, la répartition inégale des chromosomes à l'anaphase I peut expliquer l'apparition de grains de pollen ayant des chromosomes en plus ou en moins.

1 La cytomixie:

Les phénomènes de cytomixie, depuis les premières observations de KÖRNICKE (1901), de GATES (1911) qui le premier emploie ce terme, ont fait l'objet de nombreux travaux de recherche dont on pourra se faire une idée en consultant les listes bibliographiques s'y rapportant dans TISCHLER (1951), KAMRA (1960), CHARDARD (1962), WEILING (1965).

KAMRA (1960) fait remarquer qu'il faut établir une distinction entre la cytomixie véritable et ce que certains auteurs appellent «chromatin extrusion», c'est-à-dire simple bourgeonnement de la chromatine avec émission de petites sphères chromatiques libres ou rattachées à la masse du noyau par des filaments, sans que ces bourgeons ou ces sphères ne passent dans les cellules avoisinantes.

Le terme de «chromatin extrusion» se retrouve en tout cas dans un important travail de TAKATS (1959). Cet auteur a pu vérifier, au moyen d'isotopes radioactifs, que les bourgeons de chromatine et les globules libres proviennent bien des noyaux des cellules-mères et sont de même nature qu'eux. Certains auteurs avaient en effet laissé supposer que ces corpuscules étaient des produits de déchet ou servaient de lieu de synthèse des protéines ou représentaient un apport d'ADN en provenance du tapis.

En tout état de cause, d'après ce que nous avons vu chez les avoines, il est très rare que l'on observe des cellules à noyaux émettant des bourgeons de chromatine sans que ces bourgeons, dans quelques cellules au moins, ne traversent les parois pour pénétrer dans les cellules adjacentes, ce qui constitue de la véritable cytomixie.

Nous avons rencontré à peu près chez toutes les espèces que nous avons étudiées, tant chez les *Helictotrichon* que chez les *Avenochloa*, de la cytomixie et des phénomènes de bourgeonnement de la chromatine, avant tout dans les premiers stades de la méiose (zygotène-pachytène, Phot. 35), mais aussi au diplotène, à la diacinèse, à la métaphase I (Phot. 36) et sur des fins d'anaphase I (Phot. 37).

Dans les cas de vraie cytomixie, tout se passe comme si une partie du noyau d'une cellule-mère, ou encore des chromosomes entiers, s'infiltraient au travers de pores faisant communiquer les cellules entre elles pour passer de l'une à l'autre. Tout le problème est de savoir si ce que nous observons est un phénomène naturel «saisi» au moment où le fixateur pénètre dans la cellule ou si le fixateur et les pressions exercées lors de la manipulation sont eux-mêmes les causes de ce phénomène.

Que des voies de communication intercellulaires existent, du moins pendant certains stades de la vie des cellules-mères, est un fait qui n'est pas mis en doute; les travaux de CHARDARD (1962), WEILING (1965), HESLOP-HARRISON (1966) que nous avons pu consulter, montrent des photographies de ces ouvertures vues au microscope électronique et nous donnent des détails sur leur dimension, leur nombre, etc.

Heslop-Harrison l. c., dont les conclusions sont fort intéressantes, nous dit que toutes les cellules d'un sac pollinique communiquent entre elles, du leptotène jusqu'à la fin de la division I, de sorte que cette masse de cellules forme selon son expression un «coenocyte géant» ce qui explique d'après cet auteur la simultanéité des divisions cellulaires à la méiose.

Heslop-Harrison et beaucoup de chercheurs avec lui semblent toutefois réticents lorsqu'il s'agit d'affirmer que les passages de chromatine, ou de chromosomes entiers, qu'ils ont pu observer, sont des phénomènes naturels et qu'il peut en résulter des variations du nombre chromosomique dans le pollen, de la polyploïdie, etc. D'autres auteurs par contre n'hésitent pas à voir dans la cytomixie une cause de variation du nombre ou de la structure des chromosomes. FERNANDES (1966) par exemple nous donne, p. 234, en dix points quelles peuvent être les conséquences de la cytomixie: augmentation ou diminution du nombre des bivalents, formation d'univalents, production d'altérations structurales, etc.

D'après les expériences que nous avons faites, en blessant intentionnellement des étamines au moment de la fixation ou en prenant au contraire beaucoup de précautions, il semble que les pressions exercées sur les étamines augmentent pour le moins la fréquence et l'étendue de la cytomixie. Nous serions donc enclin à croire que la cytomixie est un artéfact, mais nous ne pouvons écarter l'idée que dans certaines circonstances, si par exemple les cloisons intercellulaires sont rendues plus fragiles ou plus perméables (avec des ouvertures plus grandes?) sous l'influence de facteurs héréditaires, il pourrait se produire des passages de noyaux ou de chromosomes provoqués par des changements de pression accidentels à l'intérieur des étamines.

Pour étudier ce problème, nous avons recueilli sur le terrain, en 1967, à la Grigna méridionale, près de Lecco, des étamines d'*H. Parlatorei*, cette espèce nous paraissant particulièrement favorable à l'étude des anomalies méiotiques parce que nous y avons déjà observé des nombres chromosomiques aberrants à la mitose pollinique (GERVAIS 1966). Nous avons étudié par la suite le matériel recueilli, chaque étamine étant prise séparément et numérotée selon sa position dans l'épillet.

Nous n'avons pu malheureusement examiner qu'une faible partie de nos fixations, mais cela nous permet de présenter ici le cas suivant illustré par les Figures 123 et 124. Ces deux métaphases I, en vue latérale, se trouvaient à peu de distance l'une de l'autre dans une étamine où il n'y avait par ailleurs que des cellules normales à différents stades: quelques métaphases I, des anaphases et des télophases I, des diades. La Figure 123 laisse voir six bivalents bien orientés, disposés au centre de la cellule, et un univalent déformé, retenu à la paroi par une extrémité et attiré par l'autre vers un pôle du fuseau (in-

visible). L'autre métaphase (Fig. 124) montre sept bivalents normaux, bien orientés eux aussi au centre de la cellule, et un univalent libre dont une extrémité, allongée, se recourbe en forme de crochet.

Les cellules de cette préparation n'étant pas brisées et l'orientation des bivalents de nos deux métaphases n'étant pas perturbée, il semble clair que les univalents observés étaient déjà là avant le «squash». D'autre part, leur forme étirée rappelle celle que prennent des chromosomes lorsqu'ils sont forcés à travers les fines ouvertures des parois des cellules-mères; il ne s'agirait donc pas d'univalents ayant pris naissance au cours des mitoses pré-méiotiques ni même, vu leur taille, de fragments d'une chromatide qui serait restée prise dans la paroi au cours de ces divisions.

Nous avons observé encore chez l'*H. Parlatoresi* des cellules non brisées ayant 2, 4, 8, 14, c. 21 chromosomes et ne semblant pas avoir subi de fortes pressions lors du «squash», à en juger par l'état des cellules environnantes et par le fait qu'on n'y trouve pas de chromosomes «en passage» (Fig. 125 à 127 et Phot. 38 à 40). Nous ne savons pas quelle explication donner à ces accidents, mais il n'est pas exclu que la cytomixie en soit la cause; il faudrait que chaque cas soit étudié en particulier.

2 Répartition inégale des chromosomes à l'anaphase I:

Nous avons rencontré pour la première fois cette anomalie en examinant des métaphases II et des anaphases I et II chez l'*H. Parlatoresi*. Le but de ces recherches était de vérifier si les mitoses polliniques aneuploïdes que nous avons rencontrés chez cette espèce pouvaient s'expliquer par une mauvaise répartition des chromosomes anaphasiques ou si la cytomixie en était responsable.

Cet examen nous a permis de constater l'existence de rares cas de répartition inégale des chromosomes au moment de l'anaphase; nous avons pu relever en effet, sur le nombre d'étamines que nous avons vues, un seul exemple certain d'accident de ce genre. Il s'agit d'une anaphase II (Fig. 128) où, d'un côté de la diade, 12 chromatides viennent de se séparer en deux groupes de 6, tandis que de l'autre côté, 16 chromatides se divisent en lots de 8. L'anomalie remonte sans doute à une mauvaise répartition (6-8) des chromosomes à l'anaphase I.

Il nous faut encore signaler un cas de répartition inégale des chromosomes chez l'*H. sarracenorum* (Fig. 50) et surtout la découverte d'une plante d'*A. versicolor* (no 68-1307) des Pyrénées orientales présentant, dans certaines étamines au moins, un pourcentage élevé de métaphases II anormales. Nous avons compté, en examinant 6 étamines de cet individu, plus de 40 diades (et 3 anaphases I) où le nombre des chromosomes au lieu d'être de 7 de chaque côté se départageait de façon inégale: 6 d'un côté et 8 de l'autre (Fig. 129 et Phot. 41), ou 5 d'un côté et 9 de l'autre (Fig. 130 et Phot. 42), ce dernier cas étant beaucoup moins fréquent. Notons qu'il y avait chez cette plante un chromosome B et qu'il se trouvait le plus souvent (3 fois sur 4) du côté où il y avait davantage de chromosomes.

Cherchant à nous expliquer les raisons de ces anomalies, nous avons finalement remarqué sur les métaphases I, qu'un des 7 bivalents était souvent prématurément scindé et que les deux partenaires se retrouvaient seuls, avant les autres chromosomes, soit tous deux au même pôle cellulaire (Fig. 131), soit chacun à un pôle opposé, ce qui était tout de même le cas le plus fréquent. Nous ne comprenons pas pourquoi les deux chromosomes disjoints avant les autres n'émigrent pas toujours chacun vers leur pôle respectif, mais il est possible, puisque le chromosome B se retrouve 3 fois sur 4 du côté de la cellule où il y a le plus de chromosomes, qu'il exerce une certaine influence sur la direction que prendront les chromosomes des bivalents trop rapidement scindés.

3 Anomalies du cloisonnement des tétrades:

Ces anomalies, illustrées par les photographies 19 à 21 se manifestent par de mauvaises orientations des plans de cloisonnement entre les quatre cellules des tétrades et proviennent elles-mêmes de défauts d'orientation des fuseaux à la division II (Phot. 22). Nous avons rencontré fréquemment ce genre d'accident chez un individu d'*H. sarracenorum*, chez quelques tétrades d'*H. cantabricum* et d'*A. praeusta* (individu à 140 chromosomes). Nous avons observé aussi chez l'*H. sarracenorum* des tétrades cloisonnées de façon normale mais de petite taille (Phot. 18) et différentes anomalies qui indiquent que la mauvaise orientation des fuseaux et des cloisons fait partie d'un ensemble d'irrégularités méiotiques qu'il faudrait étudier plus en détail.

4 Formation de cellules géantes:

Nous distinguerons ici deux cas différents: le premier se rapporte à des cellules géantes, rencontrées à la métaphase I (Phot. 17) et rappelle plus ou moins les syncytes observés par LEVAN (1941) chez *Phleum pratense*, par SMITH (1942) chez l'orge et par CAUDERON (1958) chez *Agropyrum*. Ces anomalies, chez l'orge, la phléole et le chiendent affectent de nombreuses cellules dont certaines peuvent devenir énormes, prendre l'allure de plasmodes ou, à la rigueur, occuper une loge entière. Chez les avoines nous n'avons trouvé que deux cellules de ce genre, dans une étamine d'*H. sempervirens* et leur taille, comme les photographies nous permettent d'en juger, n'est pas excessive. Ces syncytes prendraient naissance par des fusions à la suite de défauts du mécanisme de cloisonnement des cellules à des stades jeunes.

Le second cas concerne des cellules géantes aperçues uniquement chez le jeune pollen, après la rupture des tétrades. Nous les avons observées tout particulièrement chez les *H. Parlatoei* et *setaceum* où elles sont très fréquentes et où on peut en dénombrer jusqu'à 7 à 8 par étamine. Nous avons rencontré encore de ces cellules, mais plus rarement, chez les *H. montanum* et *sempervirens* de même que chez l'*A. pratensis*; en voici les caractéristiques:

a) Elles sont habituellement de forme plus ou moins sphériques, mais certaines possèdent des renflements (Fig. 134), des appendices (Fig. 135) ou présentent des soudures nettes avec de jeunes grains de pollen de dimensions normales (Fig. 136).

b) Elles ne possèdent pas de membranes réfringentes, d'exine, comme les cellules voisines en ont (Phot. 44) ou finissent par en avoir, ce qui conduit vraisemblablement à leur désintégration. Dans un cas toutefois (Phot. 45), nous avons rencontré une cellule géante, pas très typique, mais possédant une exine.

c) Certaines présentent, répartis dans leur masse, des noyaux en nombre variable (2, 5, 6, 7, 8, 9, 11 à 12), plus ou moins denses et d'apparence plus ou moins normale. La photographie 46 nous montre une cellule géante à 8 noyaux normaux et la Figure 136 une autre cellule ayant 9 à 10 noyaux d'aspect pycnotique, plus 1 dans la cellule qui lui est soudée.

d) D'autres laissent voir des chromosomes en forme de croix, semblables à ceux qui s'observent sur des métaphases II, et leur nombre semble être toujours un multiple de 7 bien que certains cas ne soient pas tout à fait clairs. Ainsi nous avons vu des cellules géantes à 7 chromosomes (Fig. 138), à 14 (Fig. 137 et Phot. 47) à environ 28, à environ 35, à 42 (Fig. 139). Les cellules géantes à 7 chromosomes «petites-géantes», ne semblent pas devoir répondre à l'appellation de «syncytes», mais on y distingue habituellement aussi de la chromatine diffuse qui peut appartenir à un ou à plusieurs noyaux.

e) Enfin, certaines possèdent des chromosomes d'aspect prophasique, comme chez les jeunes grains de pollen qui les entourent. Leur nombre est variable (7 à 49?), difficile à apprécier et ils sont souvent associés à des noyaux à d'autres stades ou à des masses plus ou moins denses de chromatine (Fig. 134, 135 et Phot. 47).

Ces cellules géantes étant définies, dans l'état actuel de nos recherches, par les différentes caractéristiques que nous venons d'énumérer, nous pouvons tirer de cette analyse les conclusions suivantes:

a) Ces cellules géantes semblent se former tardivement; nous les avons toujours observées parmi les jeunes grains de pollen, jamais avant, mais il est possible que certaines prennent naissance au moment de la division II puisqu'on y trouve parfois des chromosomes métaphasiques en forme de croix.

b) Elles ne paraissent pas provenir de divisions répétées du noyau d'une cellule, ce que nous n'aurions pas manqué de voir, mais de la fusion de cellules déjà existantes par suite de la destruction, de l'affaiblissement ou de la non-formation des cloisons habituelles. Ce phénomène semble se passer à différents endroits dans une même étamine et donne naissance à un certain nombre (1 à 8) de cellules géantes. L'examen des Figures 134 à 136 ou encore des Photographies 43 et 47 nous montrant différents exemples de fusions plus ou moins complètes de petites cellules à des cellules géantes, suggère que les géantes sont bel et bien formées par juxtaposition de petites; la Photographie 46 où l'on voit une grande cellule sphérique avec 8 noyaux à l'intérieur, représente un «produit fini» résultant d'une fusion, mais sans qu'on puisse observer en action le mécanisme qui lui a donné naissance. La Figure 139 plus suggestive, montre à l'intérieur d'une cellule géante, des chromosomes répartis en 6 groupes (A à F) de 7 qui appartiennent vraisemblablement à 6 cellules ayant fusionné.

c) On peut trouver chez une même cellule géante à la fois des noyaux interphasiques ou de la chromatine diffuse et des chromosomes (Fig. 134, 135 et Phot. 47); il ne semble donc pas y avoir dans ces cellules de synchronisme parfait entre l'état des différents noyaux qui s'y rencontrent.

5 Anomalies diverses observées sur le pollen ou à la mitose pollinique:

Nous avons essayé de grouper en trois catégories, pour la commodité de l'exposé, les anomalies que nous avons observées chez le pollen des avoines; ainsi nous parlerons des anomalies de la dimension des grains de pollen, de leur forme et de leur développement physiologique. Il est bien entendu que ces anomalies peuvent être cumulées, les grains de pollen de petite taille, par exemple, étant souvent en retard dans leur développement physiologique.

a) Anomalies dans les dimensions (diamètre): les grains de pollen à maturité, chez les avoines, en vue latérale, ont l'aspect d'une sphère légèrement allongée dans la région polaire opposée au pore germinatif et leurs dimensions varient assez peu même dans les cas de polyploïdie (voir le Tableau V). Ceci dit, nous avons toujours rencontré, même chez les individus normaux, une certaine proportion de grains plus petits que les autres, plus sphériques, mais leur nombre est généralement très faible; le nombre de grains plus gros que les grains normaux, lorsqu'il y en a, est encore plus faible.

Chez certains individus cependant, ou chez certaines fleurs, l'ampleur de ces variations peut être beaucoup plus importante et nous distinguerons ici deux cas. Le premier se rapporte à des variations de caractère discontinu: on rencontre en effet dans ces étamines, à côté des grains normaux, une assez forte proportion de grains nettement plus petits, peu ou pas colorables, parfaitement sphériques chez le jeune pollen. Un grain sur quatre, ou 25% des grains étant petits, nous nous demandons s'il s'agit là d'hérédité monohybride d'un caractère récessif. Ces chiffres nous viennent de mesures effectuées sur le pollen de trois individus d'*H. Parlatoresi*, dont un échantillon d'herbier.

Le second cas concerne des variations à caractère continu que nous avons observées aussi chez un *H. Parlatoresi* (61-784). Le diamètre moyen du pollen chez cette espèce étant d'environ 35 à 40 μ , nos mesures s'échelonnent sur une courbe de distribution normale où les diamètres les plus faibles sont d'à peu près 15 μ et les plus élevés de 60 μ .

Les grains de pollen géants, chez cet *H. Parlatoresi*, sont souvent binucléés et laissent voir des traces de cloisonnement incomplet. La Figure 140 représente un de ces gros grains où les deux noyaux se sont divisés et ont donné naissance à 6 noyaux (2 végétatifs et 4 reproducteurs); la Figure 141 montre un grain de pollen normal, un peu jeune, avec un noyau végétatif et deux noyaux reproducteurs; les Figures 142 et 143 font voir de petits grains, retardés dans leur croissance, qui étaient en compagnie de grains normaux plus grands.

Nous avons rencontré encore des variations continues, mais moins étendues, du diamètre du pollen chez les *A. versicolor*, *compressa* et chez les *H. setaceum*, *montanum* et *sempervirens*; nous n'avons pas noté toutefois chez ces espèces de grains de pollen binucléés comme chez l'*H. Parlatoresi*. Les fortes variations du diamètre du pollen que nous avons signalées déjà chez un *A. pubescens* de Fenestrelle (69-1536) étaient causées par un nombre anormalement élevé de chromosomes et constituent un cas particulier que nous n'avons pas pu étudier encore.

b) Anomalies dans la forme: ce type d'anomalie n'est pas tellement éloigné du précédent parce que les variations dans les dimensions se changent, à la limite, en variations de forme; les très gros grains de pollen, par exemple, deviennent allongés (Fig. 144). La plupart des grains de pollen de forme anormale que nous avons vus étaient d'ailleurs de grande taille, provenant de cloisonnements défectueux entre deux ou trois cellules voisines (Fig. 145 à 148). La Figure 149, au contraire, représente vraisemblablement trois micro-grains soudés et la Figure 150 un micro-grain rattaché par un étroit canal à un grain de pollen déformé. Enfin, d'autres grains de pollen qui ne sont pas représentés ici par des dessins, étaient piriformes, ovales, ovales allongés ou formaient des figures plus complexes. Les causes de ces anomalies sont à rechercher du côté de la méiose où des anaphases irrégulières, avec de nombreux ponts, ont peut-être empêché la formation de noyaux distincts et de cloisons pour les séparer. On pourrait invoquer encore des phénomènes d'asynédèse, de non-formation du fuseau, mais nous n'avons jamais observé de tels accidents chez les différentes espèces qui se sont révélées posséder des grains de pollen soudés (*H. Parlatoresi*, *montanum*, *A. versicolor*, *compressa*, *pratensis*, *bromoides*). Enfin, il ne nous paraît pas impossible que la cytomixie puisse être responsable de certaines soudures et connexions entre grains de pollen.

c) Anomalies du développement physiologique: ces anomalies peuvent s'observer sur des grains de pollen qui ne sont pas tout à fait mûrs et consistent en un décalage des stades de leur développement ou de leur maturité. Les photographies 48 et 49 l'illustrent clairement: on y voit des microspores normales possédant déjà trois noyaux à côté de grains de pollen plus petits qui sont en métaphase de première division pollinique; on remarque aussi, sur la photographie 49 un petit grain plasmolysé. Ces petits grains en retard correspondent vraisemblablement, chez le pollen mûr, à ces microspores petites, peu ou pas colorables, auxquelles nous faisons allusion précédemment et qui pouvaient représenter jusqu'à 25% du pollen total. Dans cette hypothèse, ce retard physiologique serait fatal aux grains de pollen qui en sont affectés.

Nous dirons un mot, pour terminer, de la mitose pollinique, stade où nous avons trouvé, chez deux espèces, des anomalies: chez l'*A. compressa*, nous avons observé une métaphase de première division pollinique présentant 8 chromosomes au lieu de 7 (Fig. 115) et chez l'*H. Parlatoei*, comme nous y avons fait allusion précédemment, nous avons vu des métaphases ayant 8, 9, 14, 16 chromosomes au lieu des 7 chromosomes attendus (Fig. 56 à 59 reprises de notre travail de 1966). A proprement parler, il ne s'agit pas là d'anomalies de la mitose pollinique elle-même, ces nombres aberrants n'étant que le résultat d'accidents méiotiques antérieurs.

Les nombres 8 et 9 peuvent prendre naissance au cours d'anaphases irrégulières de type 6-8 ou 5-9 comme nous venons d'en parler, tandis que le nombre 14 indique un gamète diploïde, anomalie qui peut s'expliquer par différents mécanismes déjà connus.

Le nombre 16 enfin, est plus difficile à comprendre, mais on peut imaginer, par exemple, qu'après une anaphase I irrégulière de type 6-8, il se produise un second accident (absence de cloisonnement) dans la cellule ayant 8 chromosomes de sorte qu'on obtienne finalement une cellule à 16 chromatides et un grain de pollen à 16 chromosomes. La production de pollen à $n = 16$ chromosomes demanderait donc la juxtaposition de 2 événements fortuits; serait-il plus simple d'évoquer la cytomixie?

Les Chromosomes B

Nous adoptons ici le terme de «chromosomes B» plus simple et prioritaire, d'après BATTAGLIA (1964), sur les termes de «chromosomes accessoires» ou de «chromosomes surnuméraires».

Nous avons rencontré des chromosomes B chez 18 des 25 espèces ou races d'avoines que nous avons étudiées, même si nous ne disposions parfois que d'un nombre très restreint de plantes. C'est dire que les chromosomes B sont fréquents chez les avoines vivaces et qu'il convenait d'y consacrer un chapitre particulier.

Si on se réfère, par exemple, aux travaux classiques de Müntzing et de son école sur les chromosomes B, nous devons constater que les observations à faire sur ce sujet d'étude sont nombreuses, complexes sinon fastidieuses: déterminer leur nombre, voir leur forme par l'examen de la mitose et du pachytène, voir s'ils sont hétéro- ou euchromatiques, vérifier si leur nombre est constant d'un tissu à l'autre ou s'il varie, observer le déroulement de la méiose et les mécanismes de transmission (appariement, formation de bi- ou de multivalents, séparation inter-chromosomes ou inter-chromatides à l'anaphase I, phénomènes de «lagging» au cours de la première ou de la seconde anaphase, formation éventuelle de micronuclei, absence de disjonction et inclusion de toutes les chromatides B dans le noyau reproducteur au cours de la première mitose pollinique, etc.), observer aussi le comportement des B lors de la formation du sac embryonnaire, contrôler par des croisements l'exactitude de toutes ces observations cytologiques. On pourrait encore ajouter des recherches, à l'exemple de MÜNTZING (1963), sur l'effet bénéfique ou nocif des chromosomes B selon leur nombre et selon la race ou l'espèce qu'ils «infectent», des recherches sur les relations à établir entre la fréquence des B et les données écologiques, historiques, etc. (BOSEMARK 1956a, b 1967; FRÖST 1958).

Il nous était évidemment impossible, dans le cadre de notre travail, d'approfondir autant l'étude des chromosomes B. Nous avons entrepris toutefois pour une espèce en particulier, l'*Avenochloa versicolor*, une analyse un peu détaillée du comportement des B, à titre d'exemple éventuellement valable pour les autres espèces d'avoines.

Commençons cependant par quelques généralités: tous les chromosomes B que nous avons observés chez les avoines (Fig. 151) nous ont paru correspondre au type classique trouvé chez les graminées; ils sont beaucoup plus petits que les chromosomes normaux «A»; ils se rencontrent en nombre variable (1 à 7) et n'affectent que certaines populations ou certains individus; ils ne paraissent exercer aucun effet décelable sur le phénotype. Sauf dans un cas exceptionnel dont nous parlerons plus loin, le nombre des B reste identique dans toutes les racines et les étamines d'un même individu. Nous ne pouvons nous prononcer avec certitude sur la question de savoir s'ils sont hétérochromatiques ou euchromatiques. Dans un cas étudié, un *A. pubescens* d'Angleterre (69-1807), nous avons pu distinguer dans les noyaux interfasciculaires des taches fortement colorées correspondant au nombre des B (Phot. 50) et indiquant l'hétérochromaticité; par contre, chez d'autres individus d'*A. pubescens* ou chez d'autres espèces (*versicolor*, *sulcata*), les noyaux nous apparaissaient toujours plus ou moins tachetés de granules foncés attribuables soit à des B soit à des chromocentres. A la méiose en tout cas, les chromosomes B se colorent très souvent moins intensément que les autres (Fig. 152).

COMPORTEMENT DES CHROMOSOMES B A LA MÉIOSE

L'étude du pachytène, apte à nous renseigner sur la position du centromère, sur la répartition des masses de chromatine le long du chromosome (LIMA-DE-FARIA 1948, MÜNTZING et LIMA-DE-FARIA 1949, BOSEMARK 1957) n'a malheureusement pu être entreprise. A la diacinèse, les B, s'ils sont nombreux, forment généralement des bivalents (Fig. 153); à la métaphase I, ils s'orientent sur la plaque équatoriale. Nous avons rarement observé des B réunis en trivalents ou en tétravalents et il reste toujours difficile de savoir s'ils sont réellement associés (Fig. 154). A l'anaphase I, il arrive assez fréquemment, s'il y a un seul B, qu'il se sépare déjà en deux chromatides qui passent chacune à un pôle (Fig. 155).

Si les 2 chromatides, séparées mais en retard, sont encore au voisinage de l'équateur, au moment de la formation de la première paroi, elles peuvent être incluses toutes deux dans l'une ou l'autre des cellules de la diade. Nous avons tenté de mesurer statistiquement chez certaines avoines (*H. decorum*, *montanum*, *Parlatorei*) possédant un seul B, la fréquence des divisions précoces (c'est-à-dire à l'anaphase I) du B en 2 chromatides. Une telle division précoce peut avoir pour conséquence le «lagging» des chromatides B entre les pôles de l'anaphase II et leur élimination sous forme de micronucléi.

		Séparation des chromatides B à l'anaphase I	Séparation des chromatides B à l'anaphase II
decorum	(66-284)	34	44
montanum	(66-904)	20	63
Parlatorei	(66-988)	50	7

Tableau XII

A en juger par le Tableau XII, la séparation des B serait précoce chez l'*H. Parlatorei*, tardive chez l'*H. montanum* et mieux balancée chez l'*H. decorum*. En réalité, ce tableau illustre la difficulté de faire des statistiques sur ce sujet. Si nous observons les B à l'anaphase I, comme nous l'avons fait pour l'*H. montanum*, nous constatons un excédent de cas où le B passe entier à un pôle. Si nous observons les chromosomes B à l'anaphase ou à la métaphase II, nous constatons au contraire, comme chez l'*H. Parlatorei*, un excédent de cas où l'on aperçoit une chromatide B dans chaque cellule de la diade, à la suite d'une division précoce. Chez l'*H. decorum*, nos totaux s'équilibrent mieux parce que les observations ont été faites en partie sur des anaphases I, en partie sur des anaphases II. On obtient peut-être des résultats plus conformes à la réalité en fondant nos calculs sur l'observation de la division II parce qu'à l'anaphase I, comme la cellule n'est pas encore cloisonnée, on doit éliminer de nos comptages un grand nombre de cas où le B (ou les chromatides B) sont au voisinage de l'équateur cellulaire, ne pouvant préjuger de la direction qu'ils vont prendre.

Nous avons éprouvé un peu les mêmes difficultés en voulant vérifier statistiquement comment se départageaient à l'anaphase I les quatre chromosomes B d'un *A. versicolor* (66-919). Sur 70 cellules examinées, il y avait 21 cas de partage 2-2, 21 cas également de partage 1-3, 2 cas de partage 0-4 et 26 cas de divisions interchromatides prématurées ou de «lagging» des B vers le milieu de la cellule sans que l'on puisse deviner où ils iraient.

COMPORTEMENT DES B A LA MITOSE POLLINIQUE

Nous avons tenté de déceler par l'examen d'une centaine d'anaphases, à la première division pollinique, chez l'*A. versicolor*, s'il se produisait des phénomènes de ségrégation préférentielle «preferential distribution» «directed non-disjunction», c'est-à-dire de migration de toutes les chromatides B vers le noyau reproducteur. Ce phénomène a été découvert par Hasegawa (1934) sur le seigle et Müntzing fut le premier à l'étudier à fond (1946, etc.). Il a été observé chez plusieurs autres espèces depuis. Chez l'*A. versicolor* examiné (65-926), nous avons trouvé quelques cas bien nets où deux chromatides B, reliées par leurs extrémités ou par un point le long de la chromatide, passaient ensemble dans le noyau reproducteur (Fig. 156 à 158 et Phot. 51). Dans beaucoup d'autres cas qui se rapprochaient davantage de la télophase que de l'anaphase, nous avons simplement aperçu sur le noyau reproducteur un appendice aux contours plus ou moins discernables appartenant selon toute vraisemblance aux B en retard alors qu'il n'y avait rien de semblable du côté du noyau végétatif. Il aurait fallu observer des anaphases plus jeunes. Sur la Figure 157, on remarque en plus des deux chromatides B touchant le noyau reproducteur, une autre chromatide plus petite (ou 2 vues de côté), se dirigeant apparemment aussi vers le noyau reproducteur. Il serait intéressant d'étudier ce cas plus à fond; nous aurions peut-être là un phénomène de ségrégation préférentielle induite, tel que l'ont observé BOSEMARK (1956a) et HAKANSSON (1959) sur *Festuca pratensis* et sur le seigle: les petits chromosomes B (auxquels manque un certain segment hétérochromatique «large heterochromatic knob») ne seraient pas soumis à la règle de la

ségrégation préférentielle sauf par une sorte d'induction si un chromosome B plus grand (possédant le segment hétérochromatique en question) se trouve dans la même cellule.

DESCRIPTION D'UN CAS ANORMAL

Nous terminerons ce chapitre sur les chromosomes B par la description sommaire d'un cas anormal rencontré chez un *A. versicolor* (66-919) rapporté du Pic Péric, sommet des Pyrénées orientales. Cette plante donna naissance au printemps 1969, à trois inflorescences. L'étude des premières étamines fixées nous ayant appris que le nombre des B variait, nous avons décidé d'étudier séparément chaque panicule.

Dans l'une, nous avons trouvé le nombre chromosomique $n = 7 + 1B$ à tous les stades depuis le diplotène jusqu'à l'anaphase II. Sur une cellule toutefois, à la diacinèse, nous avons vu très nettement $n = 7 + 2B$.

L'étude de la deuxième panicule nous révéla le nombre $n = 7 + 5B$ que nous comptâmes sur quelques diacinèses, sur des anaphases et des métaphases I où les B s'associaient fréquemment en un ou deux bivalents (Fig. 159). L'examen de la division II devait nous faire connaître un phénomène intéressant qui, à notre connaissance, n'a été signalé nulle part ailleurs encore: une sorte d'association des chromosomes B par deux ou par trois à la métaphase II. Sur trois étamines sœurs examinées et présentant des cellules en métaphase II, nous avons pu observer plusieurs cas de B ainsi réunis, soit dans l'une, soit dans les deux cellules de la diade. Les Figures 160 à 162 et les Photographies 52 et 53 en sont la meilleure illustration bien que le dessin des chromosomes B ne soit souvent net que d'un côté de la diade. La Figure 163 illustre un cas normal avec 3 B d'un côté, 1 de l'autre et un chromosome B déjà divisé en deux chromatides passées chacune d'un côté de la cloison médiane. Nous ne connaissons pas le comportement à l'anaphase II des B liés ainsi par deux ou par trois; cela cause-t-il des perturbations, des retards (laggings) suivis de formation de micronucléi? Est-ce un phénomène accidentel ou cela se produit-il régulièrement? Est-ce un mécanisme naturel d'élimination des chromosomes B? L'observation de cette anomalie pourrait-elle nous renseigner d'autre part sur la nature de l'association des B entre eux à la diacinèse ou à la métaphase I? Existe-t-il une sorte de «stickiness» propre aux B, à l'hétérochromatine?

La troisième panicule nous donna tantôt des séries d'étamines avec $n = 7 + 3B$, tantôt des séries avec $n = 7 + 4B$. D'autres étamines contenaient même des cellules-mères possédant tantôt trois, tantôt quatre chromosomes B. Les Figures 164, 165 ainsi que les Photographies 54 et 55 nous montrent des cellules-mères à 3 et à 4 chromosomes B de la même étamine.

Il était nécessaire, surtout pour comprendre le cas de cette dernière étamine, de connaître le nombre des chromosomes B dans les cellules somatiques. On pourrait penser que la touffe récoltée dans la nature comprenait trois plantes issues de graines différentes, bien que ce soit peu probable. Nous avons défait la touffe en quatre parties: chacune des trois panicules avec les feuilles de base qui y adhéraient ont été mises dans des pots séparés et le reste des feuilles de base ont été mises dans un autre pot. Pour la panicule où nous avons compté $n = 7 + 1B$, nous avons retrouvé dans les racines $2n = 14 + 1B$; pour la panicule où nous avons compté $n = 7 + 5B$, nous avons retrouvé les 5B dans les racines; la plante la plus intéressante, avec 3 ou 4 B à la méiose, péric en cours de transplantation, mais nous avons retrouvé dans les racines des feuilles de base restantes (le 4^e pot) le nombre 4, de même que les nombres 1 et 5. Nous avons cru voir aussi des racines avec 2 B ou sans aucun B, mais les préparations étaient assez mauvaises. Si ces observations se vérifiaient nous pourrions conclure qu'une telle variation du nombre des B (0, 1, 2, 4, 5) chez une si petite touffe prise dans la nature s'explique mieux par des facteurs internes, des anomalies, que par le hasard qui aurait fait tomber au même endroit cinq graines différentes.

Il est probable que la plante ayant tantôt 3, tantôt 4 B dans différentes étamines ou à l'intérieur de la même étamine possédait 4 chromosomes B dans les racines. La variation du nombre des B (4-3) pourrait s'expliquer par l'élimination d'une chromatide B au cours de mitoses précédant la formation des étamines ou au cours de mitoses précédant la formation des cellules-mères.

Nous avons parlé enfin, au cours de notre chapitre sur les anomalies méiotiques, du cas d'un *A. versicolor* (68-1307) où les anaphases I, souvent irrégulières, présentaient des répartitions 6-8 ou 5-9 des chromosomes A au lieu de la répartition normale 7-7; comme cette plante possède un chromosome B, il existe peut-être un rapport entre les B et cette anomalie.

Résumé

Le groupe de plantes désigné ici sous le nom d'avoines vivaces et partagé en deux genres (*Helictotrichon* Bess. et *Avenochloa* Holub), comprend un nombre élevé de taxons, souvent difficiles à délimiter, dont la nomenclature est plus ou moins embrouillée.

On pourra constater dans l'historique que nous avons placé au début, qu'un certain nombre d'auteurs, en particulier ST-YVES et HOLUB, se sont efforcés de clarifier cette situation par des études approfondies des caractères morphologiques et de la nomenclature. D'autre part, plusieurs chercheurs, de 1930 à nos jours (voir nos pages 25-26), ont réalisé des comptages chromosomiques se rapportant à certaines de ces plantes.

Une étude cytologique plus complète, s'intéressant à des populations et essayant d'établir, au moyen de croisements, les liens de parenté entre les taxons existants, s'imposait donc; c'est ce que nous avons voulu faire, en tenant compte également de la morphologie et de la nomenclature. Notre travail se présente donc comme une étude «multidisciplinaire» sur les avoines vivaces, sans être toutefois une monographie, vu le peu de temps qui nous était alloué et le manque de matériel vivant, surtout africain et asiatique, qui aurait été nécessaire à sa réalisation.

Nos recherches s'appuient sur l'étude de plus de 400 individus cultivés au Jardin botanique de Neuchâtel et provenant de nombreux pays d'Europe mais surtout de Suisse, de France et d'Espagne; nous avons aussi dans nos collections quelques espèces exotiques. Nous avons déterminé les nombres chromosomiques d'environ 260 de ces plantes, certaines espèces étant étudiées cytologiquement pour la première fois, d'autres nous révélant l'existence de races chromosomiques inconnues jusqu'alors.

Bien qu'il nous répugne de transférer à d'autres genres des espèces déjà bien connues sous un nom générique ancien, nous avons adopté la division des avoines vivaces en *Helictotrichon* et *Avenochloa*, proposée par Holub, en raison des arguments apportés par cet auteur et des observations corroborantes que nous avons faites en étudiant l'anatomie des racines. On rencontre en effet chez les *Helictotrichon* un anneau de sclérénchyme périendodermique absent en revanche dans les racines des *Avenochloa*.

Ces grandes lignes étant posées, notre travail peut se résumer dans les 18 points suivants:

GENRE HELICTOTRICHON

1° L'*H. montanum* est une espèce à aire morcelée, fréquente dans la partie sud des Alpes et dans les Pyrénées, mais se rencontrant également dans le Massif Central, les Monts Cantabres, la Sierra Nevada et l'Atlas. La plante est diploïde dans les Alpes, les Pyrénées orientales, les Monts Cantabres et la Sierra Nevada mais tétraploïde dans les Pyrénées centrales (voir la Carte 1). Le nombre chromosomique des populations du Massif Central et de l'Atlas n'est pas connu. La méiose des plantes tétraploïdes est caractérisée par la présence de nombreux tétravalents qui nous indiquent que cette race s'est formée probablement par autopolyploïdie. Nous discutons encore à propos de l'*H. montanum*:

- a) des caractères et des mesures statistiques qui pourraient permettre de distinguer les deux races: diamètre du pollen et largeur des feuilles,
- b) des questions de synonymie et de nomenclature; le nom de subsp. *planifolium* est proposé pour la race tétraploïde,
- c) de la transmissibilité du caractère «feuilles glauques»,
- d) des facteurs historiques responsables du morcellement de l'aire de cette espèce,
- e) des causes de la présence d'une race tétraploïde dans les Pyrénées centrales, phénomène observé aussi chez plusieurs autres espèces de phanérogames.

2° L'*H. decorum* est une espèce isolée tant par sa répartition géographique, limitée aux montagnes de Transylvanie, que par ses caractéristiques morphologiques. Les individus que nous avons examinés étaient diploïdes.

3° L'*H. sempervirens* a toujours été trouvé par nous hexaploïde mais un comptage tétraploïde, qui demande confirmation, a été rapporté pour une plante du Col de Bleine (Alpes-Maritimes) d'où nous avons nous-même du matériel à $2n = 42$. Nous croyons, à cause de la présence d'hexavalents dans les CMP, que l'*H. sempervirens* a pris naissance par autopolyploïdie à partir vraisemblablement de l'espèce diploïde voisine: *H. setaceum*. Cette hypothèse, et celle de l'allopolyplôidie segmentaire, sont discutées à la fin du chapitre consacré à l'*H. setaceum*. Les problèmes de nomenclature concernant les espèces du groupe *sempervirens* – *setaceum* ont été examinés avec attention, ce qui nous a permis d'éclairer, croyons-nous, la question controversée de la présence de l'*H. sempervirens* dans les Pyrénées. De même, l'étude de la nomenclature ancienne nous porte à croire que l'existence de l'*H. setaceum* (*H. petzense*) dans les Karawanken était déjà connue.

4° L'*H. convolutum* est une espèce centro-méditerranéenne se rencontrant en Sicile, en Calabre, sur les rives est de l'Adriatique et en Grèce; il est diploïde en Calabre et en Grèce d'après des comptages que nous avons faits. Les plantes de Grèce diffèrent des autres par un ensemble de petits caractères morphologiques qui suggèrent que ces populations sont en train de se différencier par spéciation lente. Nous proposons, dans ces circonstances, de distinguer une subsp. *convolutum* et une subsp. *Heldreichii*, cette dernière caractérisant les plantes grecques.

5° Nous distinguons à l'intérieur du groupe *filifolium*, au moins trois bonnes espèces:

- a) l'*H. filifolium* s. str., plante glabre à gaines rouge-brun, ayant $2n = 84$ chromosomes, se rencontrant dans le S.-E. de l'Espagne et en Afrique du Nord.
- b) l'*H. sarracenorum*, espèce diploïde à feuilles larges, pubescentes, occupant à l'intérieur du territoire espagnol de l'*H. filifolium* des aires morcelées, très réduites et plus alpines.
- c) l'*H. cantabricum* (qu'il faudra peut-être plus tard scinder en 2 taxons) comprenant des plantes plutôt glabres, à gaines blanchâtres, ayant $2n = 84$ ou $2n = 98$ chromosomes, confiné au N.-O. de l'Espagne, aux Monts Cantabres, au Pays basque et aux Pyrénées occidentales.

Nous formulons quelques hypothèses à propos de l'origine de ces différentes espèces et discutons des questions de nomenclature, en particulier du rejet du binôme *Avena fallax* R. & S.

6° L'*H. Parlatoresi* se rencontre dans les régions calcaires des Alpes, surtout sur le versant sud, et s'est révélé diploïde dans tous nos comptages sauf chez une population italienne (Mt-Albergian) que nous avons trouvée tétraploïde (voir la Carte 2). Des recherches plus poussées seraient nécessaires pour déterminer si cette race polyploïde est répandue ou n'est qu'un cytotype. Nous avons observé chez les plantes du Mt-Albergian des tétravalents, des hexavalents, des octovalents indiquant à la fois l'autopolyploïdie et la présence d'un interchange segmentaire.

GENRE AVENOCHLOA

7° Nous avons rencontré chez les *Avenochloa*, des problèmes beaucoup plus complexes que chez les *Helictotrichon*, en particulier dans les groupes *pratensis* et *bromoides*.

Chez l'*A. pratensis*, espèce à vaste distribution (voir la Carte 3), les nombres chromosomiques suivants ont été mis en évidence: $2n = 84, 98, 105, 112, 126, 133, c. 140, c. 147$. La race à $2n = 126$ est la plus répandue, mais se trouve remplacée en Espagne par une race à $2n = 98$. Dans les Pyrénées orientales, zone de contact, on trouve des hybrides à $2n = 112$ et des produits de rétrocroisement à $2n = 105$. Nous avons vérifié l'origine hybride des plantes à 112 chromosomes par des croisements artificiels réussis entre les avoines à $2n = 126$ et $2n = 98$.

Les plantes ayant plus de 126 chromosomes possèdent en général des feuilles jonciformes, épaisses et correspondent grosso modo à l'*A. Requienii*. Il arrive toutefois que des plantes à $2n = 112$ aient un phénotype semblable, de sorte qu'il ne nous paraît pas possible pour le moment de relier de façon sûre certains caractères morphologiques à certaines races chromosomiques et à la nomenclature ancienne. Nous suggérons simplement d'utiliser le nom d'*Avenochloa vasconica* pour la race espagnole à $2n = 98$, assez bien définie.

Les nombres chromosomiques $2n = 14, 28, 42$ rapportés pour l'*A. pratensis* par de Litardière et par Maude, font l'objet d'un réexamen et sont considérés comme s'appliquant à d'autres espèces.

8° L'*A. bromoides* est une plante ouest-méditerranéenne habituellement diploïde, mais possédant des races à $2n = 28$ et $2n = 42$ chromosomes, qui coïncident chacune avec un type particulier d'anatomie foliaire. Comme il existe encore chez l'*A. bromoides* d'autres types anatomiques très particuliers, il est probable que ceux-ci correspondent à des races chromosomiques encore inconnues.

La race tétraploïde de l'*A. bromoides* n'est peut-être qu'un produit d'hybridation entre les races di- et hexaploïdes. Des croisements artificiels faits dans ce sens ont en effet donné naissance à des plantes tétraploïdes très semblables aux tétraploïdes trouvés dans la nature. L'examen de la méiose des hybrides, où s'observent des tétravalents, paraît démontrer à la fois que les plantes à 42 chromosomes sont des autopolyploïdes et que leur ancêtre est l'*A. bromoides* diploïde.

L'*A. cincinnata* (= *Avena australis*) n'est probablement qu'une race diploïde de l'*A. bromoides* ne différant du type commun que par ses feuilles cannelées comme celles des plantes tétraploïdes.

9° Concernant l'origine de l'*A. pratensis*, nous soutenons l'hypothèse que cette plante dérive de l'*A. bromoides*, nous appuyant sur le fait que les deux espèces convergent l'une vers l'autre par une série presque continue de paliers tant dans leurs types morphologiques que dans leurs nombres chromosomiques ($2n = 14, 28, 42 \dots 84, 98, 105, 112, 126, 133, 140, 147$). La création d'hybrides à $2n = 70$, obtenus du croisement d'un *A. bromoides* à $2n = 42$ par un *A. pratensis* à $2n = 98$, vient étayer notre hypothèse et nous permettra par l'étude ultérieure de la méiose, de nous rendre compte des affinités ou de la disparité des chromosomes des deux espèces.

Il est possible aussi que d'autres espèces, comme l'*A. sulcata* ou l'*A. levis*, endémique diploïde des sommets de la Sierra Nevada, aient participé à la genèse de l'*A. pratensis*. Il paraît certain en tout cas que l'*A. pratensis*, comme plusieurs autres espèces, a pris naissance par polyploïdisation de taxons du bassin méditerranéen.

10° L'existence d'espèces est-européennes (*A. planiculmis*) ou asiatiques (*A. dahurica*) possédant comme l'*A. pratensis* $2n = 126$, laisse supposer que l'aire de ce dernier taxon était très vaste et s'est scindée, probablement au moment des glaciations, ce qui a favorisé la formation d'espèces vicariantes. Après (ou entre) les glaciations ces espèces isolées ont pu entrer en contact et donner naissance à des hybrides. A cet effet, nous croyons que les plantes à $2n = c. 126$ que nous appelons *A. × praeusta* (mieux connues sous le nom d'*A. alpina*) sont des hybrides entre les *A. pratensis* et *planiculmis* comme nous avons pu d'ailleurs en produire par des croisements artificiels.

11° L'*A. albinervis* ($2n = 28$) et la plante que nous appelons *A. albinervis* subsp. *occidentalis* ($2n = 42$) sont des taxons probablement parents, rattachables à l'*A. sulcata* ($2n = 14$). La présence de nombreux tétravalents à la méiose de l'*A. albinervis* à $2n = 28$ nous fait regarder cette plante comme un autotétraploïde; nous avons réussi de plus à la croiser avec l'*A. sulcata* et avons obtenu des hybrides triploïdes (sauf un qui était tétraploïde par fécondation d'un œuf diploïde). Les plantes hexaploïdes ont pu prendre naissance à partir de tels triploïdes qui doivent se produire spontanément.

Nous sommes tenté de rapprocher le type de distribution rencontré dans le groupe *sulcata-albinervis* des cas de polyploïdie croissante d'est en ouest observés dans les Pyrénées chez l'*H. montanum* et chez plusieurs autres phanérogames. Dans le cas présent, nous avons 3 degrés différents de polyploïdie (14, 28, 42) et 3 aires qui s'emboîtent les unes dans les autres, occupant chacune une surface de plus en plus réduite et de plus en plus occidentale. L'aire de l'*A. sulcata* comprend en effet le sud et l'ouest de la France, une bonne partie de la péninsule Ibérique, tandis que celle de l'*A. albinervis* lui est intérieure et plus restreinte.

12° Les *A. compressa* ($2n = 14$), *Schelliana* ($2n = 14$) et *Hookeri* ($2n = ?$), appartenant par leur morphologie aux espèces du groupe *sulcata*, se rencontrent respectivement en Europe de l'Est, en Asie et en Amérique du Nord. Leurs ressemblances morphologiques nous permettent de supposer que ces taxons (y compris l'*A. sulcata*) dérivent d'un ancêtre commun dont l'aire très vaste s'est morcelée en 4 secteurs. Nous avons croisé pour vérifier cette hypothèse un *A. sulcata* des Pyrénées avec un *A. compressa* de Hongrie. Les deux plantes ont pu s'hybrider, mais l'examen de la méiose nous montre des chromosomes s'appariant difficilement et conduisant à la production de pollen à peu près stérile. Nous avons là un excellent exemple de schizoendémisme.

13° L'*A. versicolor* fréquent dans les hautes montagnes siliceuses et l'espèce très commune *A. pubescens* se sont révélés diploïdes (sauf un cas douteux pour l'*A. pubescens*) dans tous les comptages que nous avons effectués.

GÉNÉRALITÉS

14° Tous les nombres chromosomiques que nous avons comptés chez les avoines étaient des multiples du nombre de base 7, mais nous avons rencontré chez les hauts polyploïdes quelques plantes certainement aneuploïdes.

15° Il semble exister, chez les *Avenochloa* en tout cas, des hybrides naturels (*A. pratensis* à $2n = 112$, *A. bromoides* à $2n = 28$, *A. × praeusta*). Chez les hybrides artificiels obtenus de parents à nombres chromosomiques différents, nous avons réussi nos hybridations en utilisant comme parent femelle l'espèce la moins fortement polyploïde. Des essais en sens contraire nous ont valu des échecs.

16° L'autopolyploïdie nous paraît beaucoup plus fréquente chez les avoines que l'allopolyplœdie dont nous n'avons pas rencontré un seul cas certain.

17° Un chapitre de notre travail est consacré aux anomalies de la méiose; nous avons étudié plus particulièrement

- a) la cytomixie, phénomène que nous croyons relié à des changements de pression dans les cellules, mais qui peut, semble-t-il, se produire dans la nature;
- b) la répartition inégale des chromosomes à l'anaphase I (sans qu'il s'agisse d'hybrides ou de polyploïdes), peut-être causée par une disjonction précoce des bivalents;
- c) la formation de cellules géantes, observables au milieu des jeunes grains de pollen, et résultant de la fusion de cellules voisines.

18° Nous avons étudié enfin, dans un dernier chapitre, le comportement des chromosomes B chez les avoines et plus particulièrement chez l'*A. versicolor*. Nos observations ont le mérite de montrer que les chromosomes B des avoines sont de type classique, mais nous avons aperçu toutefois, chez un individu, un phénomène qui nous semble n'avoir jamais été décrit: un appariement ou une simple juxtaposition des chromosomes B à la métaphase II.

Summary

The group of plants here designated as "perennials oats", and divided into two genera (*Helictotrichon* Bess. and *Avenochloa* Holub), includes a large number of taxa which are often difficult to delimit and whose nomenclature is more or less intricate.

The historical part we have placed at the beginning shows that a certain number of authors, in particular St-Yves and Holub, endeavoured to clarify this situation by extensive studies of morphological characters and nomenclature. On the other hand, many authors, from 1930 to our days (see p. 25-26), have carried out some chromosomes counts on these plants.

A more comprehensive cytological study, dealing with populations and trying to establish, by mean of crosses, degrees of relationship between existing taxa, was imperative. We have try to do so, taking also into consideration morphology and nomenclature. Our work, consequently, presents itself as a «multidisciplinary» study of the perennial oats, but is not a monograph, in regard of the relatively short period of time which was allowed to us and due to the scarcity of living exotic material (mainly from Africa and Asia) which should be essential for such a study.

Our researches are based on the study of more than 400 individuals which are cultivated at the Botanical Garden at Neuchâtel and have been collected in many European countries but mainly in Switzerland, France and Spain; our collection includes also a few exotic species. We have counted the chromosome numbers of about 260 plants, some species being studied for the first time, others showing us the existence of chromosomal races which were still unknown.

Though we do not like to transfer to other genera species which are well known under an old generic name, we have adopted the splitting of the perennial oats in *Helictotrichon* and *Avenochloa*, as proposed by Holub, because of the arguments advanced by this author and of the corroborative observations we have done while studying the root anatomy. We have found indeed in the "*Helictotrichon*" that a sclerenchyme ring is present around the endodermis while such a ring is not observed in the roots of the *Avenochloa*.

This general outline being set, our work can be summarised in the 18 following points:

GENUS HELICTOTRICHON

1° *H. montanum* is a species with a disjunct area, common in the southern part of the Alps and in the Pyrenees but which is also found in the Massif Central, the Cantabrian Mountains, the Sierra Nevada and the Atlas. The species is diploid ($2n = 14$) in the Alps, the eastern Pyrenees, the Cantabrian Mountains and in the Sierra Nevada but is tetraploid ($2n = 28$) in the central part of the Pyrenees (see Map 1). The chromosome number of the populations from the Massif Central and the Atlas is not known. The meiosis of the tetraploid plants is characterized by the presence of numerous tetravalents which indicate that this race has probably originated by autopolyploidy. We discuss also about *H. montanum*:

- a) the characters and the statistical measurements which could permit to separate the two races: pollen diameter and leaf width;
- b) the synonymy and the nomenclature, the name ssp. *planifolium* (Willk. & Lge) n. comb. being proposed for the tetraploid race;
- c) the inheritance of the character "glaucous leaves";
- d) the historic factors responsible for the disjunct area of the species;
- e) the causes which could explain the presence of a tetraploid race in the central Pyrenees, this phenomena being observed also in many other species.

2° *H. decorum* is an isolated species as much by its geographical distribution, confined to the Transylvanian mountains, as by its morphological characters. All the plants we have examined were diploid.

3° *H. sempervirens* has been found by us to be always hexaploid ($2n = 42$) but a tetraploid count, which needs confirmation, has been reported for a plant from Col de Bleine (Maritime Alps); as a matter of fact we have material from the same locality but with $2n = 42$. We believe, because of the occurrence of hexavalents at meiosis, that *H. sempervirens* has arisen by autopolyploidy, possibly from the diploid neighbouring species *H. setaceum*. This hypothesis and that of origin by segmental allopolyploidy are discussed at the end of the chapter devoted to *H. setaceum*. The nomenclatural problems related to the species of the group *sempervirens-setaceum* have been carefully examined and this has allowed us to bring light, we hope so, on the long-debated problem of the presence or absence of *H. sempervirens* in the Pyrenees. The study of ancient nomenclature also leads us to believe that the existence of *H. setaceum* (*H. petzense*) in the Karawanken was already known.

4° *H. convolutum* is a centro-mediterranean species found in Sicily, in Calabria, on the east shore of the Adriatic and in Greece; the species is diploid in Calabria and in Greece according to the counts we have made. The greek plants differ slightly from the others by a certain number of small morphological characters which suggest that the two populations are differentiating by gradual speciation. We propose, under these circumstances, to distinguish a ssp. *convolutum* and a ssp. *Heldreichii*, the latter designating the greek plants.

5° We distinguish within the group *filifolium* at least three different species:

- a) *H. filifolium* s. str., glabrous, with red-brown sheaths and a chromosome number of $2n = 84$, found in S.-E. Spain and in North Africa;
- b) *H. sarracenorum*, a diploid species with wider and pubescent leaves occupying within the spanish territory of *H. filifolium* small and more alpine areas.
- c) *H. cantabricum* (perhaps to be split later in two taxa) including rather glabrous plants with whitish sheaths, having $2n = 84$ or $2n = 98$ chromosomes, confined to Cantabrian Mountains, Basque Provinces and western occidental Spanish Pyrenees.

We formulate some hypothesis about the origin of these different species and we discuss nomenclatural problems, especially the rejection of the binomial *Avena fallax* R. & S.

6° *H. Parlatoresi* is met with in the calcareous regions of the Alps, mainly on the southern side, and is shown to be diploid in all our counts at the exception of an italian population (Mount Albergian) that we have found tetraploid (see Map 2). More elaborate researches would be necessary to determine whether this race is more wide-spread or is only a cytotype. We have observed in the plants from Mt. Albergian some tetravalents, hexavalents and octovalents which indicate both autopolyploidy and occurrence of a segmental interchange.

GENUS AVENOCHLOA

7° We have met, within the *Avenochloa*, problems which were much more complex than those encountered in the *Helictotrichon*, namely in the group *pratensis* and *bromoides*.

In *A. pratensis* s. l., a species with a wide distribution (see Map 3), the following chromosome numbers have been found: $2n = 84, 98, 105, 112, 126, 133, c. 140, c. 147$. The race with $2n = 126$ is the most widely distributed but is replaced in Spain by a race with $2n = 98$. In the eastern Pyrenees where different races come in contact, we have found hybrids with $2n = 112$ and back-cross products with $2n = 105$. We have verified the assumption of the hybrid origin of the plants with $2n = 112$ by successful artificial crosses between the species with $2n = 126$ and $2n = 98$.

Plants which have more than 126 chromosomes are characterized in general by rush-like, thick leaves and correspond roughly to *A. Requienii*. It happens although that some plants with $2n = 112$ have this same phenotype, so that it does not seem possible to us, at present, to connect with certainty definite morphological characters with definite chromosomal races and early nomenclature. We suggest simply the use of the name *Avenochloa vasconica* for the spanish race with $2n = 98$ which is quite clearly recognizable.

The chromosomal numbers $2n = 14, 28, 42$, previously reported for *A. pratensis* by De Litardière and by Maude, are considered to belong to some other species.

8° *A. bromoides* is a western mediterranean species, usually diploid, but showing also races with $2n = 28$ and $2n = 42$ chromosomes, each race being connected with a peculiar type of leaf morphology. As it exists in *A. bromoides* other very peculiar types of leaf morphology, it is probable that they correspond to unknown chromosomal races.

The tetraploid race of *A. bromoides* is perhaps only the product of hybridation between the di- and the hexaploid races of that species. Some artificial crosses done in this way have given rise to tetraploid plants very similar to the tetraploids found in nature. The examination of the meiosis of the hybrids, where tetravalents are observed, seems to demonstrate a) that the plants with 42 chromosomes are autopolyploids; b) that their ancestor is the diploid *A. bromoides*.

A. cincinnata (*Avena australis* Parl.) is probably a diploid race of *A. bromoides* differing only from the common type by its grooved leaves remembering those of the tetraploid plants.

9° Regarding the origin of *A. pratensis*, we held the hypothesis that this species arose from *A. bromoides*, our assumption being supported by the fact that the two species converge one toward the other by an almost continual series of steps both in their morphological characters and in their chromosomes numbers ($2n = 14, 28, 42, \dots 84, 98, 105, 112, 126, 133, c. 140, c. 147$). The production of hybrids with $2n = 70$ from the crossing of an *A. bromoides* with $2n = 42$ by an *A. pratensis* with $2n = 98$, gives weight to our hypothesis and will permit, by the study of the meiosis of the hybrids, to verify the affinities between the chromosomes of the two species.

It is also possible that other species, like *A. sulcata* or *A. levis* (the latter being a diploid endemic from the Sierra Nevada), have played a role in the genesis of *A. pratensis*. It looks certain, at all events, that *A. pratensis* as many others species, has arisen by polyploidisation of taxa from the mediterranean basin.

10° The existence of eastern-european or asiatic species (*A. planiculmis*, *A. dahurica*) possessing, like *A. pratensis*, $2n = 126$, indicates that the distribution area of this latter taxon was very wide and has been broken, probably in glacial times, which favoured the formation of vicariant species. After (or between) the glaciations, these isolated species were able to come in contact and gave rise to hybrids. As a matter of fact, we believe that the plants with $2n = c. 126$ that we call *A. × praeusta* (formerly *A. alpina* s. l.) are hybrids between *A. pratensis* and *A. planiculmis*, since we were able to produce some by artificial crosses.

11° *A. albinervis* ($2n = 28$) and the plant we call *A. albinervis* ssp. *occidentalis* ($2n = 42$) are probably related taxa, both connected to *A. sulcata* ($2n = 14$). The occurrence of numerous tetravalents at the meiosis of *A. albinervis* ssp. *albinervis* ($2n = 28$) leads us to consider this taxon as an autotetraploid; we have also succeeded in crossing it with *A. sulcata* and we have obtained some triploid hybrids (at the exception of one individual which was tetraploid by fertilization of a diploid egg). The hexaploid plants have possibly arisen from such triploids which can occur spontaneously.

We are inclined to liken the distribution type met with in the group *sulcata-albinervis* with the cases of increasing polyploidy from east to west observed in the Pyrenees in *H. montanum* and many other species. In the present case, we have three different degrees of polyploidy (14, 28, 42) and three areas which fit one into the other, each occupying a more and more reduced and more occidental area. The area of *A. sulcata* indeed comprises the south and the west of France, a large part of the Iberian Peninsula, while that of *A. albinervis* is interior to it and much more reduced.

12° The *A. compressa* ($2n = 14$), *Schelliana* ($2n = 14$) and *Hookeri* ($2n = ?$), belonging by their morphology to the species of the group *sulcata*, are respectively found in eastern Europe, in Asia and in North America. Their morphological resemblance let us suppose that these taxa (including *A. sulcata*) are derived from a common ancestor whose distribution was very wide but has been disjunct in four sectors. We have crossed, to verified this hypothesis, a Pyrenean *A. sulcata* with an *A. compressa* from Hungaria. The two species were able to hybridize but the study of the meiosis shows that their chromosomes have difficulties to pair so that the pollen is almost completely sterile. This is an excellent exemple of schizoendemism.

13° *A. versicolor*, frequent on silicious soil of high-mountains, and the common species *A. pubescens* revealed themselves to be diploid (at the exception of a dubious count in *A. pubescens*) in all the individuals we have examined.

GENERALITIES

14° All the chromosome numbers we have counted within the perennial oats were multiples of the basic number 7 but we have found in the high polyploids some few aneuploid plants.

15° It seems to exist, at least in the *Avenochloa*, some natural hybrids (*A. pratensis* with $2n = 112$, *A. bromoides* with $2n = 28$, *A. × praeusta*). Regarding the artificial hybrids obtained from parents with different chromosome numbers, our hybridizations have been successful when we have used – as female parent – the species with the lower chromosome number. Some crosses done in the opposite way have lead to failures.

16° Autopolyploidy seems to us, in the perennial oats, much more frequent than allopolyploidy for which we have no clear example.

17° A chapter is devoted to the meiotic anomalies; we have studied particularly:

- a) cytomixis, a phenomena we believe to be related to pressure variations in the cells but which can apparently happen in nature;
- b) unequal distribution of the chromosomes at first anaphase (in individuals not being hybrids or polyploids), perhaps induced by precocious disjunction of the bivalents (desynapsis);
- c) the formation of giant cells, which are observable among young pollen grains and are formed by fusion of neighbouring cells.

18° We have studied finally, in a last chapter, the behaviour of the B-chromosomes in the perennial oats, more particularly in *A. versicolor*. Our observations show that the B chromosomes in the oats are of classic type but we have seen however, in one individual, a phenomena which seems to be something new: a pairing or simple juxtaposition of the B chromosomes at the second metaphase.

Clé de détermination des avoines vivaces d'Europe
et des principales espèces nord-africaines

- 1° Il est nécessaire, pour pouvoir utiliser cette clé et identifier avec sûreté certains taxons, de procéder à l'examen de coupes transversales de feuilles. Une coupe grossière, au moyen d'une simple lame de rasoir, suffit.
- 2° Les coupes transversales doivent être faites dans la partie médiane de feuilles d'innovations bien développées et non sur des feuilles culmaires.

- A) Feuilles profondément cannelées à la face supérieure (Figs 4 et 5)
Racines munies d'un anneau de sclérenchyme périendodermique (Phot. 1 et 3)
Arêtes des fleurs apparaissant cylindriques ou subcylindriques en coupe trans-
versale *Helictotrichon*
- B) Feuilles planes à la face supérieure (Fig. 3)
Racines dépourvues d'anneau de sclérenchyme périendodermique (Phot. 2)
Arêtes des fleurs aplaties-rubannées ou rarement ± cylindriques (*A. pubescens*,
A. Jahandiezii) *Avenochloa*

HELICTOTRICHON

- 1 – Feuilles dépourvues de tapis continu de sclérenchyme en dessus de l'épiderme inf. (Fig. 4)
- 2 – Feuilles basilaires longues de 30 à 50 cm, larges de 4 à 7 mm, face sup. très rude, l'inf. luisante, d'un vert clair. Transylvanie. 2n = 14. *H. decorum*
- 2 – Feuilles basilaires longues de 10 à 25 cm, larges de 2 à 7 mm. Alpes méridionales. Massif Central, Pyrénées, Mts Cantabres, Sierra Nevada, Atlas. 2n = 14 ou 28 *H. montanum*
- 1 – Feuilles possédant un tapis continu de sclérenchyme en dessus de l'épiderme inf. (Fig. 5)
- 3 – Ligules oblongues – pointues, de 4 à 6 mm de longueur, non ciliées au sommet. Espèce des étages alpin et subalpin. France, Italie, Autriche. 2n = 14 ou 28 *H. Parlatoarei*
- 3 – Ligules de 1 à 5 mm de longueur, non ciliées au sommet, mais ± lacérées, souvent pubescentes sur leurs faces. Régions steppiques d'Asie et d'Europe. Tchécoslovaquie; atteint la Basse-Autriche *H. desertorum*
- 3 – Ligules très courtes, de 0,1 à 1,5 mm, ciliées au sommet 4
- 4 – Plantes des Alpes. Vieilles feuilles se brisant net au niveau des ligules 5
- 5 – Plantes de grande taille. Chaumes de 0,6 à 1,5 m. Feuilles basilaires hautes de 15 à 60 cm, larges de 2 à 4 mm, raides, ± planes ou en gouttière, glauques, glabres à la face sup. Gainés et feuilles glabres (sauf chez la var. *pubescens*). S.-O. des Alpes. 2n = 42 *H. sempervirens*
- 5 – Plantes de petite taille. Chaumes courts, de 15 à 50 cm. de hauteur. Feuilles basilaires enroulées – sétacées, hautes de 10 à 40 cm. Gainés et intérieur des feuilles ordinairement pubescents (sauf chez la var. *leiocolea*) 6

- 6 – Sud-ouest des Alpes françaises et italiennes, Ventoux.
2n = 14 *H. setaceum*
- 6 – Sud-est des Alpes autrichiennes, très rare. *H. petzense*
- 4 – Plantes des régions méditerranéennes centro-orientales. Vieilles
feuilles ± persistantes. Sicile, Calabre, Dalmatie, Grèce. 2n = 14 . . . *H. convolutum*
- 4 – Plantes d'Espagne (ou du N.-O. de l'Afrique). Vieilles feuilles per-
sistantes 7
- 7 – Gaines fortement teintées d'un rouge-brun permanent. Feuilles
glabres, étroites, filiformes, de 1 à 1,5 mm de diamètre S.-E. de
l'Espagne, Afrique. 2n = 84 *H. filifolium*
- 7 – Gaines blanchâtres à brunâtres ou teintées d'un rouge violacé
qui disparaît à dessication. Feuilles ± planes, larges de 2 à
3,5 mm, pubescentes ou glabres. 8
- 8 – Montagnes du S.-E. de l'Espagne. Gaines et feuilles pu-
bescentes. Lemma terminé par 2 pointes. 2n = 14 *H. sarracenorum*
- 8 – Montagnes du N.-O. de l'Espagne (mais la plante peut se
rencontrer aussi à basse altitude). Gaines glabres, feuilles
glabres ou ciliées à la marge. 2n = 98 ou 84. *H. cantabricum*

AVENOCHLOA

- 1 – Feuilles possédant un tapis continu de sclérenchyme en dessus de l'épiderme
inf. Espèce très rare ou disparue. Portugal, Villa Nova de Milfontes *A. Hackelii*
- 1 – Feuilles ne possédant pas de tapis continu de sclérenchyme en dessus de
l'épiderme inf. 2
- 2 – Sclérenchyme des feuilles localisé uniquement aux marges et à la carène.
Base des innovations bulbeuse; gaines inf. densément villeuses. Maroc . . . *A. Jahandiezii*
- 2 – Sclérenchyme (et parenchyme incolore) disposé en travées ou tout au
moins en îlots vis-à-vis des nervures principales (en plus des cordons
marginaux et de la carène) 3
- 3 – Sclérenchyme disposé en îlots ± développés, vis-à-vis des nervures
principales, mais ne formant jamais des travées complètes allant
d'un épiderme à l'autre 4
- 4 – Face inf. des feuilles non cannelée; îlots de sclérenchyme peu
ou très peu développés (Pl. IX B). Feuilles s'enroulant en spirales
étroites à la dessication. 2n = 14 *A. bromoides*
- 4 – Face inf. des feuilles ± cannelée; îlots de sclérenchyme mieux
développés; feuilles ± filiformes et circulaires en coupe trans.
(Pl. IX, F, I). 2n = 14, 28 ou 42 (voir clé des taxons infraspéci-
fiques d'*A. bromoides*).
- 3 – Sclérenchyme (et parenchyme incolore) formant de nombreuses tra-
vées (ou au moins 1 ou 2) allant d'un épiderme à l'autre, vis-à-vis
des nervures principales 5
- 5 – Feuilles plutôt courtes, glabres; épillets verdâtres; marges et
carène fortement cartilagineuses. Espèce connue uniquement
des sommets de la Sierra Nevada (et du Rif?). 2n = 14 *A. levis*
- 5 – Feuilles ne présentant pas tous ces caractères 6

- 6 - Feuilles et gaines glabres [sauf certains *A. pratensis* de l'est de l'Europe que Holub (1961) groupe dans un «proles *hirtifolium* (Podpera) Holub»; ces plantes ont la face inf. des feuilles pubescente] 7
- 7 - Axes des fleurs glabres ou presque glabres 8
 - 8 - Plantes de l'est de l'Europe (Roumanie, Hongrie). Feuilles larges (3 à 5 mm) non cannelées à la face inf. $2n = 14$ *A. compressa*
 - 8 - Plantes d'Espagne (Pyr. orientales, Afrique du Nord.) Feuilles étroites (1,5 à 2,5 mm) cannelées à la face inf. (Pl. VII) $2n = 98$ (groupe *pratensis*) *A. vasconica*
- 7 - Axes des fleurs pubescents (ayant au moins une bonne touffe de poils vers le haut de l'axe) 9
- 9 - Lemma brunâtres-violacés ou brunâtres dans leur moitié inf., terminés par 2 longues dents; ceux des fleurs inf. mesurant 9 à 14 mm. 10
 - 10 - Feuilles culmaires sup. très courtes (0,4 à 1,3 cm). Feuilles basilaires larges (4 à 8 mm). Chaumes et innovations fortement comprimés à la base. Panicules assez longues (8 à 16 cm). Lemma brun-luisant dans leur moitié inf. jaunâtres et diaphanes dans leur partie sup. 11
 - 11 - Lemma glabres. S.-O. de la France, Pyrénées, N.-O. de l'Espagne, Portugal. $2n = 14$ *A. sulcata*
 - 11 - Lemma ordinairement recouverts de petits poils fins argentés, dans leur partie inf. N.-O. de l'Espagne, Portugal. $2n = 28$ *A. albinervis*
 - 10 - Feuille culmaire sup. assez longue (1 à 6 cm). Feuilles basilaires assez étroites (2,5 à 5 mm). Chaumes et innovations habituellement peu ou pas comprimés à la base. Panicules courtes (4 à 8 cm) Lemma ± brunâtres et violacés. Pyrénées, Monts d'Auvergne, Apennins, montagnes des Balkans, Caucase, Alpes, Tatra, Carpathes. $2n = 14$ *A. versicolor*
- 9 - Lemma jaunâtres, parfois brunâtres ou violacés non terminés par 2 longues pointes mais ± denticulés ou sans dents. Ceux des fleurs inf. mesurant 10 à 18 mm 12
 - 12 - Plantes de grande taille (60 à 120 cm). Feuilles très larges (8 à 12 mm). Gainés et tiges fortement comprimées à la base. Carpathes, Tatra, Silésie. $2n = 126$ *A. planiculmis*
 - 12 - Plantes de taille plus réduite (50 à 85 cm). Feuilles plus étroites (1,5 à 5 mm). Gainés et tiges non comprimées à la base. N. et centre de l'Europe. $2n = 126$ *A. pratensis*

- 12 – Plantes présentant des caractères intermédiaires entre les 2 précédentes. $2n = 126$. *A. × praeusta*
- 6 – Feuilles et gaines pubescentes (parfois presque glabres ou glabres dans le proles *alpinum* Gaudin). Ligules de 2 sortes: les culmaires longues 5 à 8 mm celles des innovations très réduites. Commun. $2n = 14$ *A. pubescens*

Clés des taxons infraspécifiques

H. MONTANUM

Feuilles étroites (2 à 4,5 mm); diam. du pollen (26–44 μ); $2n = 14$.

- Alpes, Pyr. orientales, Sierra Nevada, Mts-Cantabres (Atlas? Massif-Central?) . ssp. *montanum*
 a) feuilles vertes f. *montanum*
 b) feuilles glauques f. *glaucophyllum*

Feuilles larges (3 à 7 mm); diam. du pollen (31–46 μ); $2n = 28$. Pyrénées centrales ssp. *planifolium*

H. SEMPERVIRENS

- Feuilles et gaines glabres var. *sempervirens*
 Feuilles et gaines en partie pubescentes var. *pubescens*

H. SETACEUM

- Gainés des chaumes pubescentes var. *setaceum*
 Gainés des chaumes non pubescentes var. *leiocoleum*

H. CONVOLUTUM

Epillets ayant généralement 3 fleurs, rarement 4.

- Calabre, Sicile, Dalmatie ssp. *convolutum*
 a) feuilles et gaines glabres f. *convolutum*
 b) feuilles et gaines en partie pubescentes f. *pubescens*

Epillets ayant 4 à 6 fleurs, rarement 3.

- Grèce (du moins certaines stations) ssp. *Heldreichii*

H. PARLATOREI

- Feuilles non pubescentes f. *Parlatorei*
 Feuilles pubescentes f. *pubescens*

A. BROMOIDES

Face inf. des feuilles non cannelée; îlots de sclérenchyme peu développés ($2n = 14$) *bromoides* s. str.

Face inf. des feuilles cannelée; îlots de sclérenchyme développés.

- a) feuilles à peu près jonciformes lorsque fermées; îlots de sclérenchyme bien développés; épiderme papilleux (Pl. IX) Race Hexaploïde
 b) feuilles $\pm$ planes lorsque fermées; îlots de sclérenchyme $\pm$ développés; épiderme peu papilleux (Pl. IX).

- Espagne Race Tétraploïde
 Sicile, Afrique du Nord ($2n = 14$) *A. cincinnata*

A. PRATENSIS

Feuilles cannelées à la face inf., axes des fleurs habituellement poilus; carènes et marges parfois très développées.

Pyrénées orient. Plantes probablement de nature hybride Race à $2n = 112$

Feuilles non cannelées mais très épaisses ou jonciformes, axes des fleurs poilus, nombre chromosomique variable: $2n = 105, 112, 126, 133, 140$, c. 147

Pyrénées orient., Sud de la France, Briançon? Groupe *Requienii*

A. ALBINERVIS

Feuilles possédant sur les 2 faces de nombreuses papilles (Tab. IX), $2n = 42$.

Portugal (Oeiras). ssp. *occidentalis*

Feuilles ne possédant pas sur les 2 faces de nombreuses papilles, $2n = 28$.

Portugal, N.-O. de l'Espagne. ssp. *albinervis*

Bibliographie

- AICHINGER, E. – (1933). *Vegetationskunde der Karawanken*. Pflanzensoziologie 2, 329 pp. Jena.
- ASCHERSON, P. & GRAEBNER, P. – (1898–1902). *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora* II, 1. 795 pp. Leipzig.
- BARBERO, M. – (1968). A propos des pelouses écorchées des Alpes maritimes et ligures. *Bull. Soc. bot. Fr.* 115: 219–244.
- BARBEY, C. & W. – (1882). *Herborisations au Levant. Egypte, Syrie et Méditerranée*. 183 pp. 11 pl. 1 carte. Lausanne.
- BATTAGLIA, E. – (1964). Cytogenetics of B chromosomes. *Caryologia* 17: 245–299.
- BATTENDIER, J. A. & TRABUT, M. L. – (1895). *Flore de l'Algérie*. Alger. Paris.
- BAUM, B. R. – (1968). Delimitation of the genus *Avena* (*Gramineae*). *Can. Jour. Bot.* 46: 121–132.
- BERSET, J. – (1954). L'association à *Avena pratensis* et *Peucedanum austriacum* du Vallon des Morthéys, Alpes fribourgeoises. *Vegetatio* V–VI: 511–516.
- BERTOLONI, A. – (1833). *Flora italica*. Vol. I: 882 pp. Monandria-Triandria. Bologne.
- BESSER, W. S. – (1827). *Enumeratio plantarum hucusque in Volhynia, Podolia, gub. Kiioviensi, Bessarabia Cis-tyraica et circa Odessam collectarum*, Vilnae.
- BJÖRKMAN, S. O. – (1960). Studies in *Agrostis* and related genera. *Symb. bot. Ups.* 17: 1–112.
- BOISSIER, E. – (1839–1845). *Voyage botanique dans le midi de l'Espagne pendant l'année 1837*. Vol. I, II. Paris.
- BOISSIER, E. & REUTER, G. F. – (1852). *Pugillus plantarum novarum Africae borealis Hispaniaeque australis*. 134 pp. Genève.
- BOISSIER, E. – (1867–1888). *Flora orientalis sive enumeratio plantarum in oriente a Grecia et Aegypto ad Indiae fines hujusque observatarum*, 6 vol. Genève.
- BOLOS, O. – (1957). De vegetatione valentina, I. *Collect. Bot.* 5: 528–596. Barcelona.
- BOLOS, O. & MONTERRAT, P. – (1960). *Guide de la partie espagnole (Pyrénées d'Aragon et Navarre), excursion de l'Assoc. Intern. de Phytos. dans les Pyrénées centrales et occidentales*. Manuscript. Barcelone.
- BONNIER, G. – (1912–32). *Flore complète illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique*. 12 vol. Paris.
- BOSEMARK, N. O. – (1956a). On accessory chromosomes in *Festuca pratensis*. III. Frequency and geographical distribution of plants with accessory chromosomes. *Hereditas* 42: 189–210.

- BOSEMARK, N. O. – (1956b). Cytogenetics of accessory chromosomes in *Phleum phleoides*. *Hereditas* 42: 443–466.
- BOSEMARK, N. O. – (1957). Further studies on accessory chromosomes in grasses. *Hereditas* 43: 236–297.
- BOSEMARK, N. O. – (1967). Edaphic factors and the geographical distribution of accessory chromosomes in *Phleum phleoides*. *Hereditas* 57: 239–262.
- BRAUN-BLANQUET, J. – (1923). L'origine et le développement des flores dans le Massif central de France. Paris, L'homme. Zürich, Beer. 282 pp.
- BRAUN-BLANQUET, J. – (1936). L'excursion de la S.I.G.M.A. en Catalogne. *Cavanillesia* VII, fasc. VI–XII. Station Intern. de Géobot. Méditerranéenne et Alpine. Comm. 38, 37 p. tabl. Barcelone.
- BRAUN-BLANQUET, J. – (1948). La végétation alpine des Pyrénées orientales, étude de phytosociologie comparée. Monografía de la Estación de Estudios pirenaicos y del Instituto español de Edafología, Ecología y Fisiología vegetal. 306 pp. Barcelone.
- BRAUN-BLANQUET, J. – (1949). Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätians (IV). *Vegetatio* 2: 20–37.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1966). Vegetationsskizzen aus dem Baskenland mit Ausblicken auf das weitere Ibero-Atlantikum. I. Teil. *Vegetatio* 13: 117–147.
- BRAUN-BLANQUET, J. – (1967). Vegetationsskizzen aus dem Baskenland mit Ausblicken auf das weitere Ibero-Atlantikum. II. Teil. *Vegetatio* 14: 1–126.
- BRAUN-BLANQUET, J. & BOLÓS, O. – (1957). Les groupements végétaux du bassin moyen de l'Ebre et leur dynamisme. *Anal. Estación experim. Aula Dei* 5: 1–266.
- BREISTROFFER, M. – (1947). Notes de Nomenclature botanique (2^e contribution). *Bull. Soc. Sci. Dauph.* 61: 605–643.
- BREISTROFFER, M. – (1960). Les limites septentrionales d'extension de la flore méditerranéenne dans la Drôme et l'Ardèche (suite). *Bull. Soc. bot. France* 107: 112–140.
- BREISTROFFER, M. – (1963). Flore abrégée du Diois. *Bull. Soc. bot. France* 110, 89^e Session extraor. 42–143.
- BREMER, G. – (1923). A cytological investigation of some species and species hybrids within the genus *Saccharum*. *Genetica* 5: 97–148, 273–326.
- BREMER, G. – (1928). De cytologie van het suikerriet. 4^e bijdrage. Een cytologisch onderzoek der bastaarden tusschen *Saccharum officinarum* en *Saccharum spontaneum*. *Archief voor de Suiker-industrie in Nederlandsch-Indië: Mededelingen van het Proefstation voor de Java-suikerindustrie.* No 11, 565–696.
- BUBANI, P. – (1901). Flora pyrenaea per Ordines Naturales gradatim digesta. Vol. IV.
- CAMUS, A. – (1931). Graminées nouvelles de Madagascar. *Bull. Soc. bot. France* 78: 8–9.
- CAUDERON, Y. – (1958). Etude cytogénétique des *Agropyrum* français et de leurs hybrides avec les blés. *Ann. Inst. nat. Recher. agr. Sér. B, Ann. Amél. Pl.* IV: 389–565.
- CESATI, V., PASSERINI, G. & GIBELLI, G. – (1884). *Compendio Flora italiana*. Vol. I.
- CHARDARD, R. – (1962). Recherches sur les cellules-mères des microspores des orchidées. Etude au microscope électronique. *Rev. Cyt. et Biol. végét.* 24: 1–148 et 52 planches.
- CLAUSEN, J., KECK, D. D. & HEUSI, W. M. – (1934). Experimental taxonomy. *Annal Report. of the Div. of Plant Biology. Carnegie Inst. of Washington* 173–177.
- COSTE, H. – (1906). Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes. Tome III. Paris.
- DALLA TORRE, K. W. & SARNTHEIN, L. G. – (1906). Flora der gefürsteten Grafschaft Tirol. Vol. VI: Farn- und Blütenpflanzen. Innsbruck.
- DARLINGTON, C. D. & JANAKI AMMAL, E. K. – (1945). *Chromosome Atlas of Cultivated Plants*. London.
- DARLINGTON, C. D. & WYLIE, A. P. – (1955). *Chromosome Atlas of Flowering Plants*, 519 pp. London.
- DE WET, J. M. J. – (1960). Chromosome numbers and some morphological attributes of various South African grasses. *Amer. Jour. Bot.* 47: 1–2, 44–50.
- DUVAL-JOUVE, M. J. – (1863). Note sur les caractères que les arêtes et les feuilles peuvent fournir pour la division en sections du genre *Avena*. *Bull. Soc. bot. France* 10: 50–55.
- EMME, H. – (1930). Karyosystematical investigation of the section *Eu-Avena* Griseb. *Proc. USSR Congr. Genet. Plant & Anim. Breed.* 2: 585–586.
- FAVARGER, C. – (1961). Sur l'emploi des nombres des chromosomes en géographie botanique histo-

- rique. Ber. Geobot. Inst. Rübel. 32: 119–146.
- FAVARGER, C. – (1962). Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. Rev. Cyt. et Biol. vég. 25: 397–410.
- FAVARGER, C. – (1964). Die zytotaxonomische Erforschung der Alpenflora. Ber. deutsch. bot. Ges. 77: (73)–(83).
- FAVARGER, C. – (1965). Notes de caryologie alpine IV. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 88: 5–60.
- FAVARGER, C. – (1967). Cytologie et distribution des plantes. Biol. Rev. 42: 163–206. London.
- FAVARGER, C. – (1971). Relations entre la flore méditerranéenne et celle des enclaves à végétation subméditerranéenne d'Europe centrale. Boissiera 19: 149–168.
- FAVARGER, C. & CONTANDRIOPoulos, J. – (1961). Essai sur l'endémisme. Bull. Soc. bot. Suisse 71: 384–408.
- FAVARGER, C. & KÜPPER, Ph. – (1968). Contribution à la cytotaxinomie de la flore alpine des Pyrénées. Collectanea Botanica 7: 325–352.
- FEDOROV, A. – (1969). Chromosome numbers of flowering plants. 927 pp. Leningrad.
- FERNANDES, A. – (1966). Nouvelles études caryologiques sur la Section *Jonquilla* DC. du Genre *Narcissus* L. Bol. Soc. Brot. 40: 2^e série, 207–261.
- FERNANDES, A. & QUEIROS, M. – (1969). Contribution à la connaissance cytotaxinomique des Spermatophyta du Portugal. I. Gramineae. Bol. Soc. Brot. 43: 1–140.
- FIORI, A. – (1923–1925). Nuova Flora analytica d'Italia I. 944 pp. Florence.
- FRÖST, S. – (1958). The geographical distribution of accessory chromosome in *Centaurea scabiosa*. Hereditas 44: 75–111.
- FURON, R. – (1958). Causes de la répartition des êtres vivants. 166 pp. Masson, Paris.
- GADELLA, Th. W. J. & KLIPHUIS, E. – (1963). Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. Acta Bot. Neerl. 12: 195–230.
- GAJEWSKI, W. – (1934). *Avenetum desertorum*, a monographical study. Bull. Acad. Polon. Sci. Lettres 1934: 1–27 (sep.) Krakow.
- GANDÖGER, M. – (1913). L'herbier africain de Sonder. Bull. Soc. bot. France 60: 414–422.
- GARDÉ, A. & MALHEIROS-GARDÉ, N. – (1953). Contribuição para o estudo cariológico de algumas espécies de Angiospérmicas. I. Genét. Ibér. 5: 115–124.
- GATES, R. R. – (1911). Pollen formation in *Oenothera gigas*. Ann. Bot. 25: 909–940.
- GAUCKLER, K. – (1969). Der Steppenhafer *Helictotrichon desertorum* ssp. *besseri* – eine florenkindliche Besonderheit der Hainburger Berge. Mitt. flor. – Soz. Arbeitsgem. 14: 291–298.
- GAUDIN, J. F. – (1811). Agrostologia helvetica. Parisiis et Genevae, II Vol.
- GAUDIN, J. F. – (1828–1833). Flora helvetica. Turici, VII Vol.
- GÄUMANN, E. – (1959). Die Rostpilze Mitteleuropas. 1406 pp.
- GAUSSEN, H. & LEREDDE, C. – (1949). Les endémiques pyrénéo-cantabriques dans la région centrale des Pyrénées. Bull. Soc. bot. France 96, 76^e Session extraor. p. 57–83.
- GAUSSEN, H. & LEBRUN, P. – (1961). Espèces douteuses ou citées par erreur pour la flore des Pyrénées. Bull. Soc. bot. Fr. 108: 420–430.
- GERSTLAUER, VON L. – (1940). Was ist *Avena Parlatores* Woods? Ber. Bayer. Bot. Gesell. 24: 42–50.
- GERVAIS, C. – (1965). Nombres chromosomiques chez quelques graminées des Alpes (note préliminaire). Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 88: 61–64.
- GERVAIS, C. – (1966). Nombres chromosomiques chez quelques graminées alpines. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 89: 87–100.
- GERVAIS, C. – (1968a). Notes de cytotaxinomie sur quelques *Avena* vivaces. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 91: 105–117.
- GERVAIS, C. (1968b). Sur un critère anatomique nouveau, utilisable dans la taxinomie des Avoines vivaces. Bull. Soc. Bot. Suisse 78: 369–372.
- GILLES, A. & RANDOLPH, L. F. – (1951). Reduction of quadrivalent frequency in autotetraploid maize during a period of 10 years. Amer. Journ. Bot. 38: 12–17.
- GODET, Ch. H. – (1852). Flore du Jura ou Description des végétaux vasculaires qui croissent spontanément dans le Jura suisse et français. 872 pp. Neuchâtel.
- GOLA, G. – (1912). Le Avene piemontesi della sez. «*Avenastrum*» Koch. Memor. Reale Acad. Sci. Torino ser. 2, 62: 53–76.

- GRECESCU, D. – (1898). *Conspectul Florei Romaniei*. 836 pp. Bucurest.
- GRENIER, M. & GODRON, M. – (1848–55). *Flore de France*, 3 Tomes. Paris. Besançon.
- GUINOCHET, M. – (1938). *Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le Bassin supérieur de la Tinée* (Alpes-Maritimes). 458 pp. Lyon, Bosc & Riou.
- GUINOCHET, M. – (1942–43). *Recherches de taxonomie expérimentale sur la flore des Alpes et la région méditerranéenne occidentale*. I – Notes caryologiques sur quelques graminées. *Rev. de cyt. et de cytophysiol. vég.* 4: 209–220.
- GUINOCHET, M. – (1969). Quelques problèmes de Biosystématique méditerranéenne et alpine. V^o *Simposio de Flora Europaea*. Sevilla. Publicaciones de la Universidad de Sevilla. pp. 177–201.
- GUSSONE, J. – (1826). *Plantae rariores quas in itinere per oras Jonii ac Adriatici maris et per regiones samnii ac aprutii*. Naples.
- HACKEL, E. – (1877). Über einige Gräser Spaniens und Portugals. *Oest. bot. Zeitschr.* 27: 118–125. Vienne.
- HAKANSSON, A. – (1959). Behaviour of different small accessory rye chromosomes at pollen mitosis. *Hereditas* 45: 623–631.
- HALACSY, E. DE – (1900–1904). *Conspectus Florae graecae*. 3 vol. Lipsiae.
- HAMILTON, D. G. – (1953). The approach method of barley hybridization. *Can. J. Agric. Sc.* 33: 98–100.
- HASEGAWA, N. – (1934). A cytological study on 8–chromosome rye. *Cytologia* 6: 68–77.
- HAYEK, A. – (1927–1933). *Prodromus Florae peninsulae Balcanicae*, 3 vol. Fedde Rep. sp. nov. reg. vég. 30. Dahlem bei Berlin.
- HEDBERG, I. – (1961). Chromosome Studies in *Helictotrichon* Bess. *Bot. Not.* 114: 389–396.
- HEDBERG, I. – (1967). Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. II. Investigations of some Swedish and of a few Swiss population samples. *Symb. Bot. Upsal.* 8,5: 1–88.
- HEGI, G. – (1906–08). *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Vol. I Lehmann, Munich, 402 pp.
- HESLOP-HARRISON, J. – (1966). Cytoplasmic connexions between angiosperm meiocytes. *Ann. Bot. N. S.* 30, No. 118, 221–230.
- HESS, H. E., LANDOLDT, E. & HIRZEL, R. – (1967). *Flora der Schweiz*. I, Basel und Stuttgart.
- HINDÁKOVÁ, M. & CINCURA, F. – (1967). Angaben über die Zahl und Morphologie der Chromosomen einiger Pflanzenarten aus dem Territorium der Ostslowakei. I. *Acta Facult. Rer. nat. Univ. comenianae (Botanica)* 14: 181–227.
- HITCHCOCK, A. S. – (1950). *Manual of the grasses of the United States*. Second edition revised by Agnes Chase. U.S. Depart. of Agric. Public. no 200. Washington D.C.
- HODISAN, I. – (1965). *Vegetatia saxicola de la Cheile Fenesului*. *Studia Univ. Babes-Bolyai, Cluj. ser. Biol.* 2: 9–22.
- HOEFER, F. – (1872). *Histoire de la Botanique de la Minéralogie et de la Géologie depuis les temps les plus reculés jusqu'à nos jours*. Hachette, Paris, 411 p.
- HOLUB, J. – (1958). *Bemerkungen zur Taxonomie der Gattung Helictotrichon* Bess. in *Klasstersky, I. et coll.: Philip Maximilian Opiz und seine Bedeutung für die Pflanzentaxonomie*. 101–133. Prague.
- HOLUB, J. – (1959a). Nejdůležitější výsledky taxonomicko-chorologického studia československých ovsíru. *Preslia* 31: 1–7. Praha.
- HOLUB, J. – (1959b). Taxa et combinationes novae generis *Helictotrichon* Bess. apud Schultes. *Preslia* 31: 50–51. Praha.
- HOLUB, J. – (1961). Taxonomische Studie über die tschechoslowakischen Arten der Gattung *Avenochloa* Holub. *Acta Musei nation. Praha* 17/B, 1961/5: 189–244.
- HOLUB, J. – (1962a). Ein Beitrag zur Abgrenzung der Gattungen in der Tribus *Aveneae*: die Gattung *Avenochloa* Holub. *Acta Horti Bot. Pragensis* 1962: 75–86.
- HOLUB, J. – (1962b). *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevskij – Ein bedeutsames Relikt der tschechoslowakischen Flora (Taxonomisch-chorologische Studie Nr. 3) *Acta Univ. Carolinae – Biologica* Vol. 1962, no 2: 153–188.
- HOLUB, J. & POUZAR, Z. – (1967). A Nomenclatural Analysis of the Generic Names of Phanerogams Proposed by F. M. Opiz in his *Seznam Rostlin Kveteny České*. *Folia geobot. phytotax.* Praha 2: 397–428.

- HORVATIC, S. – (1961–62). Novi prilog poznavanju primorske vegetacije gariga i kamenjarskih pasnjaka. *Acta Bot. Croatica*, 20–21: 243–259.
- HORVATIC, S. – (1963). Biljnogeografski položaj i rasclanjenje naseg primorja u svjetlu suvremenih fitocenoloških istraživanja. *Acta Bot. Croatica*, 22: 27–81.
- HOST, N. T. – (1805). *Icones et descriptiones graminum austriacorum*. III, 66 p., 100 tab.
- HRISHI, N. J. ET MÜNTZING, A. – (1960). Structural heterozygosity in *Secale kuprijanovii*. *Hereditas* 46: 745–752.
- HUBBARD, C. E. – (1936). The Species of *Helictotrichon* in Tropical Africa. *Bull. Misc. Infor.* 5: 330–335. Royal bot. gardens, Kew.
- HUBBARD, C. E. – (1968). *Grasses*. Penguin Books, England, 2nd ed., 463 p.
- HUSNOT, T. (1896–1899). *Graminées: Descriptions, figures et usages des graminées spontanées et cultivées de France, Belgique, îles Britanniques, Suisse*. Cahan par Athis, 92 p., 33 tableaux.
- JANCHEN, E. – (1959). *Catalogus Florae Austriae* 1/4: 711–999.
- JESSEN, C. – (1863). *Deutschlands Gräser und Getreidearten*. Leipzig. 300 p.
- KAMRA, O. P. – (1960). Chromatin extrusion and cytomixis in pollen mother cells of *Hordeum*. *Hereditas* 46: 592–600.
- KAWANO, S. – (1965). Application of Pectinase and Cellulase in an Orcein Squash Method. *Bot. Mag. Tokyo* 78: 36–42.
- KOCH, W. D. J. – (1837). *Synopsis der deutschen und schweizer Flora*. Frankfurt.
- KOCH, W. D. J. – (1844). *Synopsis Florae germanicae et helveticae*. 2^e ed. Lipsiae.
- KÖRNICKE, M. – (1901). Über Ortsveränderung von Zellkernen. *S.-B. Niederrhein. Ges. Natur- u. Heilkunde Bonn A*, 14–25.
- KRAUSE, E. – (1909). Ein Besserungsversuch am System der Gramineen. *Beih. bot. Centralbl.* 25/2: 421–489.
- KRESS, A. – (1963). Zytotaxonomische Untersuchungen an den Primeln der Sektion *Auricula* Pax. *Österr. Bot. Z.* 110: 53–102.
- KRESS, A. – (1969). Zur Verbreitung der diploiden und der tetraploiden *Primula marginata* Curtis. *Österr. Bot. Z.* 117: 14–20.
- KÜPFER, P. & FAVARGER, C. – (1967). Premières prospections caryologiques dans la flore orophile des Pyrénées et de la Sierra Nevada. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 264, série D: 2463–2465.
- KÜPFER, PH. – (1969). Recherches cytotaxinomiques sur la flore des montagnes de la péninsule Ibérique. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 92: 31–48.
- LEVAN, A. – (1941). Syncyte formation in the pollen mother-cells of haploid *Phleum pratense*. *Hereditas* 27: 243–252.
- LILIENFELD, F. A. – (1933). Karyologische und genetische Studien an *Fragaria*. I. Ein tetraploider fertiler Bastard zwischen *F. nipponica* ($n = 7$) und *F. elatior* ($n = 21$). *Jap. Jour. Bot.* 6 (3): 425–458.
- LIMA-DE-FARIA, A. – (1948). B chromosomes of rye at pachytene. *Port. Acta Biol. (A)*, 2: 167–174.
- LINNAEUS, C. – (1753). *Species plantarum* I. (Ed. 1), Stockholm.
- LIPPMAA, T. (1933). Aperçu général sur la végétation autochtone du Lautaret (Hautes-Alpes). *Acta Inst. et Horti bot. Univers. Tartuensis (Dorpatensis)*, III, fasc. 3, Tartu.
- LITARDIÈRE, R. DE – (1950). Nombres chromosomiques de diverses graminées. *Bol. Soc. Brot.* 24: 79–87.
- LORENZO-ANDREU, A. & GARCIA-SANZ, M. P. – (1950). Cromosomas somáticos de plantas espontáneas en la estepa de Aragon. II. *Anal. Estación experim. Aula Dei*. 2: 12–20.
- LÖVE, A. & LÖVE, D. – (1948). Chromosome numbers of Northern plant species. *Icel. Univ. Inst. Appl. Sci. Dept. Agric. Rep. B*, 3: 1–131.
- LÖVE, A. & LÖVE, D. – (1956). Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora. *Acta Hort. Gotob.* 20: 65–291.
- LÖVE, A. & LÖVE, D. – (1961). Chromosome numbers of central and northwest European plant species. *Opera Botanica*, Lund. vol. 5.
- MAIRE, R. – (1953). *Flore de l'Afrique du Nord*. Vol. II. Lechevalier, Paris.
- MAUDE, P. F. – (1939). The Merton catalogue. A list of the chromosome numerals of species of British flowering plants. *New Phytol.* 38: 1–31.
- MAUDE, P. F. – (1940). Chromosome numbers in some British plants. *New Phytol.* 39: 17–32.

- MELZER, H. – (1967). *Helictotrichon petzense*, spec. nova – ein neu entdeckter Endemit der südöstlichen Kalkalpen. Österr. bot. Zeitschr. 114: 307–319.
- MELZER, H. – (1968). Botanisches von der Petzen, einem wenig bekannten Berg in den Karawanken. Jb. Ver. Schütze Alpenpfl. – Tiere 33: 69–74.
- MERXMÜLLER, H. – (1952). Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. 105 p. Munich.
- MEUSEL, H., JÄGER, E., WEINERT, E. – (1965). Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Text 583 p., Karten 258 p. Jena.
- MÜNTZING, A. & G. – (1942). Recent results in *Potentilla*. Hereditas 28: 232–235.
- MÜNTZING, A. – (1944). A pentaploid F¹ hybrid between two diploid *Potentilla* species. Hereditas 30: 631–638.
- MÜNTZING, A. – (1946). Cytological studies of extra fragment chromosomes in rye. III. The mechanism of non-disjunction at the pollen mitosis. Hereditas 32: 97–119.
- MÜNTZING, A. & LIMA-DE-FARIA, A. – (1949). Pachytene analysis of standard and large isofragments in rye. Hereditas 35: 253–268.
- MÜNTZING, A. – (1963). Effects of accessory chromosomes in diploid and tetraploid rye. Hereditas 49: 371–426.
- MUTEL, A. – (1838). Flore française destinée aux herborisations. V, Table génér. et Suppl. final, 189 p.
- NORDENSKIÖLD, H. – (1937). Intra- and interspecific hybrids of *Phleum pratense* and *P. alpinum*. Hereditas 23: 304–316.
- OBERDORFER, E. – (1957). Süddeutsche Pflanzengesellschaften. 564 p. Jena.
- PARLATORE, F. – (1845). Flora Palermitana. Vol. I (ouvrage inachevé). Florence.
- PARLATORE, F. – (1848). Flora italiana. Vol. I, Florence.
- PAUNERO, E. – (1959). Las Aveneas españolas IV. Anal. Inst. bot. Cavanilles 17: 257–376.
- PILGER, R. – (1938). Über die systematische Stellung und Nomenklatur einiger Gramineen-Gattungen. Fedde Rep. Spec. nov. Regni Veget. 45: 1–8.
- POIRION, L. – (1960). *Avena sempervirens* Vill. dans les Préalpes de la Côte d'Azur. Bull. Soc. bot. Fr. 107: 200–2.
- POLATSCHKE, A. – (1966). Cytotaxonomische Beiträge zur Flora der Ostalpenländer, II. Österr. Bot. Zeitschr. 113: 101–147.
- POTZTAL, E. – (1951). Anatomisch-systematische Untersuchungen an den Gattungen *Arrhenatherum* und *Helictotrichon*. Engler bot. Jahrb. 75: 321–332.
- PRITZEL, G. A. – (1851). Thesaurus literaturae botanicae. Leipzig.
- QUÉZEL, P. – (1953). Contribution à l'étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra Nevada. Mem. Soc. bot. 9: 5–77.
- QUÉZEL, P. – (1957). Peuplement végétal des Hautes Montagnes de l'Afrique du Nord. Thèse (Montpellier) 463, pp. Lechevalier, Paris.
- REESE, G. – (1953). Ergänzende Mitteilungen über die Chromosomenzahlen mitteleuropäischer Gefäßpflanzen. II. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 66: 66–74.
- RENZONI, G. C. – (1968). Studio cariologico di *Helictotrichon versicolor* (Villar) Pilger ssp. *praetutianum* (Arc.) nov. comb. Giorn. Bot. Ital. 102: 415–425.
- RIVAS-GODAY, S. & CARBONELL, J. B. – (1961). Estudio de Vegetación y Florula, del Macizo de Gudar y Jabalambre. Anal. Inst. Bot. Cavanilles, 19: 3–550.
- RIVAS-GODAY, S. & RIVAS-MARTINEZ, S. – (1967). Matorrales y tomillares de la Península Ibérica comprendidos en la clase *Ononido-Rosmarinetea* Br. – Bl. 1947. Anal. Inst. bot. Cavanilles 25: 7–197.
- RIVAS-MARTINEZ, S. – (1963). Estudio de la vegetación y flora de las Sierras de Guadarrama y Gredos. An. Inst. Bot. A. J. Cavanilles 21: 1–325.
- ROEMER, J. J. & SCHULTES, J. S. – (1817). Systema vegetabilium II. Stuttgart.
- ROMMEL, M. – (1958). Eine vereinfachte Methode der Embryonenkultur bei Getreide-Züchter 28: 149–151.
- ROUY, M. G. – (1913). Flore de France T. XIV. Deyrolle Paris, 562 pp.
- ROUY, G. & FOUCAUD, J. – (1893–1913). Flore de France, 14 tomes. Paris, Deyrolle.
- ROUY, M. G. – (1921). Le *Thorea longifolia* devient le *Pseudoarrhenatherum longifolium* Rouy. Bull.

- Soc. bot. France 68: 401–402.
- SAOANAGA, K. – (1962). Cytology of three species of *Helictotrichon*. Can. J. Genet. Cytol. 4: 302–306.
- SCHRADER, H. A. – (1806). Flora Germanica. Tome I (et unique) 432 p. Göttingen.
- SCHWEICKERDT, H. – (1937). A revision of the south african species of *Helictotrichon* Bess. ex Schultes. Bothalia 3: 185–203.
- SENNEN, & MAURICIO, FRÈRES – (1934). Catálogo de la Flora del Rif Oriental. Principalmente de las cabillas limitrofes con Melilla. XV–159 p. Melilla.
- SHIMOTOMAI, N. – (1933–34). Zur Karyogenetik der Gattung *Chrysanthemum*. Jour. Sc. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2 (Botany) 2: 1–100.
- SKALINSKA, M. – (1956). Chromosome number and accessories in *Avena versicolor* Vill. Acta Soc. Bot. Polon. 25: 711–718.
- SKALINSKA, M., PIOTROWICZ, M. SOKOLOWSKA-KULCZYCKA ET AL. – (1961). Further additions to chromosome numbers of Polish Angiosperms. Acta Soc. Bot. Pol. 30: 463–489.
- SMITH, L. – (1942). Cytogenetics of a factor for multiploid sporocytes in barley. Amer. J. Bot. 29: 451–456.
- SOKOLOVSKAYA, A. P. – (1963). Geographicheskoye rasprostranenie poliploidnykh vidov rastenii (issledovanie flory poluostrova Kamtschatki). Vestnik Leningr. Univ. 15: 38–52.
- SÖLLNER, R. – (1954). Recherches cytotaxinomiques sur le genre *Cerastium*. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 64: 221. 354.
- STEBBINS, G. L. – (1947). Types of polyploids: their classification and significance. Advances in Genetics 1: 403–429.
- STEBBINS, G. L. – (1950). Variation and evolution in plants. New York. 643 pp.
- ST-YVES, A. – (1931). Contribution à l'étude des *Avena* sect. *Avenastrum* (Eurasie et région méditerranéenne). Candollea 4: 353–504.
- TAKATS, S. T. – (1959). Chromatin extrusion and DNA transfer during microsporogenesis. Chromosoma (Berl.) 10: 430–453.
- TATEOKA, T. – (1954). Karyotaxonomy in Poaceae. II. Cytologia 19: 317–328.
- TATEOKA, T. – (1965). Chromosome numbers of some east african grasses. Amer. Jour. Bot. 52: 864–869.
- TENORE, M. – (1824–29). Flora Napolitana. Vol. III.
- TISCHLER, G. – (1936). Pflanzliche Chromosomen-Zahlen, Nachtrag Nr. 2, Teil I, Tab. Biol. 11: 281–304.
- TISCHLER, G. – (1937). Pflanzliche Chromosomen-Zahlen, Nachtrag Nr. 2, Teil II, Tab. Biol. 12: 57–115.
- TISCHLER, G. – (1951). Allgemeine Pflanzenkaryologie. 2. Hälfte: Kernteilung und Kernverschmelzung. – Handb. Pflanzenanat. II: 1–1040.
- TOLMACHEV, A. I. ET. AL. – (1964). Flora Arctica URSS. Fasc. II *Gramineae*. Moscou – Leningrad.
- TOMBAL, P. – (1968). Orophytes alpines et subalpines. Informations annuelles de caryosystématique et cytogénétique 2: 9–12. Strasbourg et Lille.
- TRABUT, M. L. – (1889). Notes agrostologiques. Bull. Soc. France 36: 404–412.
- URBAN, Z. – (1963). *Uredo avenochloae* – nova rez na *Avenochloa pubescens*. Ceska mykologie 17: 21–26.
- VIENNOT-BOURGIN, G. – (1956). Mildious, oidiums, caries, charbons, rouilles des plantes de France. Paris, Encyc. mycol. XXVI.
- VIERHAPPER, F. – (1906). Zur Systematik der Gattung *Avena*. Verh. zool. bot. Ges. Wien 56: 369–370.
- VIERHAPPER, F. – (1914). Zur Systematik der Gattung *Avena*. Verh. Ges. deutsch. Naturforscher Ärzte 85/2: 670–674.
- VILLARD, M. – (1971). Contribution à l'étude cytotaxinomique et cytogénétique du genre *Leucanthemum* (Adans.) em. Briq. et Cav. Bull. Soc. bot. Suisse 80: 95–188.
- VISIANI, R. DE – (1842). Flora dalmatica sive enumeratio stirpium vascularium quas hactenus in Dalmatia lectas et sibi observatas. I, Lipsiae.
- WEILING, F. – (1965). Licht- und Elektronenmikroskopische Beobachtungen zum Problem der Cytomixis sowie ihrer möglichen Beziehung zur Potocytose. Untersuchungen bei *Cucurbita*-Arten und *Lycopersicum Esculentum*. Planta (Berl.) 67, 182–212.

- WILLKOMM, M. & LANGE, J. – (1870). *Prodromus Florae hispanicae*. Vol. I. Stuttgart.
- WILLKOMM, M. – (1893). *Prodromi Florae Hispanicae Supplementum*. 370 pp. Stuttgart.
- WOODS, J. – (1850). *The Tourist's Flora: a descriptive catalogue of the flowering plants and ferns*. London.

Index des noms latins

Les noms des taxons infraspécifiques sont placés par ordre alphabétique sous les espèces concernées sans qu'il soit tenu compte de leur rang (subsp., var., subvar., f.).

ADONIS

- vernalis 66

AGROPYRUM 137

AGROSTIS

- alpina 51
- borealis 33
- rupestris 51

ALOPECURUS

- pratensis 63

ANTHEMIS

- carpathica 33

ANTHOXANTHUM

- odoratum 30

ANTHYLLIS

- montana 33, 34

ARCHAVENASTRUM 23, 24, 38, 80, 81

ARENARIA

- cinerea 71

ARISTIDA

- dichotoma 51

ARRHENATHERUM 15, 18 à 22, 82

- bulbosum 21
- elatius 15, 18, 20, 21, 68, 82
- ~ hermaphrodita 20
- erianthum 20, 21
- longifolium 18, 20 à 22, 69, 82
- montanum 37
- sedenense 34, 37
- Thorei, 15, 20

AVENA 14, 15, 19 à 22, 24, 82

- adsurgens 132, 133
- adzharica 132
- agropyroides 132
- albinervis 88, 105, 122
- alpina 15, 103
- amethystina 132
- argaea 132
- aristelliformis 132
- armeniaca 132
- aspera 80
- aurata 50, 52
- Ausserdorffii 132
- australis 113, 114, 123, 125, 133
- balloniana 133
- Baumgartenii 133
- Besseri 39, 45, 80
- blavii 132
- Bornmulleri 133
- bromoides 13, 15, 34, 104, 105, 113, 125, 131, 133
- ~ australis 105, 113, 114, 131, 133
- ~ dolosa 105

AVENA (suite)

- ~ filifolia 114
- ~ Gouanii 113
- ~ iberica 114
- ~ Letourneuxii 114, 131
- ~ oranensis 114
- ~ Parlatorii 113, 114, 133
- ~ pruinosa 105, 114, 131
- ~ strigilosa 113, 114
- ~ typica 133
- cantabrica 35, 44 à 47, 56, 57, 61, 64, 66, 68, 69, 78
- caryophyllea 133
- compressa 15, 114, 123, 125, 127
- convoluta 46, 56 à 58, 61, 64, 78
- ~ pubescens 58
- ~ typica 58
- coronensis 39
- crassifolia 133
- dahurica 99
- decora 39
- desertorum 20, 80
- fallax 34 à 36, 44 à 48, 56 à 59, 62, 64, 65, 69, 78
- ~ velutina 62, 65
- filifolia 57 à 66, 68 à 70, 78
- ~ cantabrica 66
- ~ convoluta 57 à 59, 64, 65, 70
- ~ fallax 59, 64, 65, 70
- ~ filifolia 60
- ~ glabra 61, 69
- ~ Heldreichii 57
- ~ Lagascae 59, 61
- ~ scabra 61
- ~ velutina 59 à 65
- ~ glabra 133
- Heldreichii 57, 58
- hirtifolia 133
- Hookeri 127
- Hostii 75, 77
- Hugeninii 133
- insubrica 133
- Jahandiezii 132
- Krylovii 79
- laevigata 133
- latifolia 98
- leiocolea 15, 51, 52, 55
- ~ glaucescens 51, 55
- ~ major 51, 53, 55
- ~ viridis 51
- levis 104, 105
- longepedicellata 133

Avena (suite)

- longespiculata 133
- longifolia 96
- longipilosa 133
- lucida 133
- macrostachya 14
- mirandana 133
- montana 13, 26, 34 à 37, 45, 50, 75, 76, 78, 132
- - glaucophylla 34, 36
- - planifolia 34, 37
- - teretifolia 34, 36, 37
- Mortoniana 79
- Notarisii 44, 46, 47, 76, 78
- Parlatorei 20, 34, 36, 39, 47, 51, 75 à 78
- - pubescens 78
- planiculmis 15, 98, 102
- - taurinensis 98, 102
- podolica 133
- praeusta 103
- pratensis 13, 15, 34, 64, 68, 87, 88, 95, 96, 98, 113, 116, 127, 132, 133
- - alpina 132
- - Gayana 87
- - Gonzaloi 96, 132
- - iberica 95, 96, 132, 133
- - mirandana 133
- - planiculmis 98
- - pratensis 96, 127
- - pungens 96
- - racemosa 127
- - Schelliana 127
- - Sennenii 96
- - sulcata 87
- - vasconica 96, 133
- pseudoviolacea 133
- pubescens 14, 15, 34, 35, 68, 132
- Requierii 96
- sarracenorum 64, 78
- scabra 133
- Schelliana 127
- Scheuchzeri 128, 130
- - praetutiana 128
- sedenensis 34 à 37, 44 à 47, 63, 75, 78
- sempervirens 13, 15, 20, 34 à 37, 39 à 41, 43 à 51, 54 à 58, 63, 64, 69, 71, 75 à 78
- - eu-sempervirens 40, 41
- - leiocolea 49, 51
- - pubescens 47
- - setacea 41, 49, 51
- sesquiteria 58, 133
- setacea 13, 15, 34, 36, 41, 43, 50 à 52, 63, 75 à 78
- Sibthorpii 133
- splendens 122
- striata 44, 46, 47, 56 à 58, 69, 78
- subulata 50, 52
- sulcata 15, 88, 116, 118
- Thorei 96
- varia 133
- vasconica 95, 96
- versicolor 13, 34, 118, 130, 132

Avenastrum 14, 15, 19, 21, 23, 24, 82

- aetolicum 132
- asiaticum 132
- cycladum 132
- Parlatorei 71

Avenochloa 18 à 24, 31, 72, 79, 82, 83, 131, 135

- adzharica 132
- aetolica 132
- agropyroides 132
- albinervis 12, 25, 116, 118 à 122, 125
- - albinervis 122
- - occidentalis 122
- alpina 103, 132, 133
- argaea 132
- armeniaca 132
- asiatica 132
- blavii 132
- brevistarata 21, 23, 131
- bromoides 7, 12, 13, 15, 22, 23, 25, 31, 54, 72, 92, 94, 97, 104 à 115, 125, 131, 138
- cincinnata 113, 114, 125, 133
- compressa 7, 12, 25, 123 à 127, 138, 139
- cycladum 132
- daturica 25, 99, 113
- Gonzaloi 96
- Hackelii 21, 23, 131
- Hookeri 25, 79, 127
- Jahandiezii 22, 131
- Letourneuxii 131
- levis 104, 105, 112, 113
- planiculmis 11, 12, 25, 54, 93, 97 à 104, 113, 128, 132, 133
- praeusta 93, 100 à 103, 113, 132, 133, 136
- pratensis 7, 9, 11 à 13, 22, 23, 25, 31, 54, 87 à 105, 111 à 113, 116, 132, 138
- pruinosa 131
- pubescens 7, 11, 13, 21, 22, 25, 72, 79, 83 à 88, 132, 133, 138, 140
- - alpinum 83, 86, 132, 133
- - anatolica 83
- - laevigatum 83, 133
- - pubescens 83, 133
- Requierii 92, 96, 97
- Schelliana 25, 72, 79, 125 à 127, 132
- sulcata 12, 25, 92, 97, 113, 115 à 127, 140
- taurica 132
- vasconica 95 à 97
- versicolor 7, 22, 25, 121, 128 à 133, 136, 138, 140 à 142
- - caucasica 128, 132
- - versicolor 128

Avenotrichon 24

Brevitrichon 23

Bromus

- cincinnatus 113

Bupleurum

- ranunculoides 33, 34

Calluna

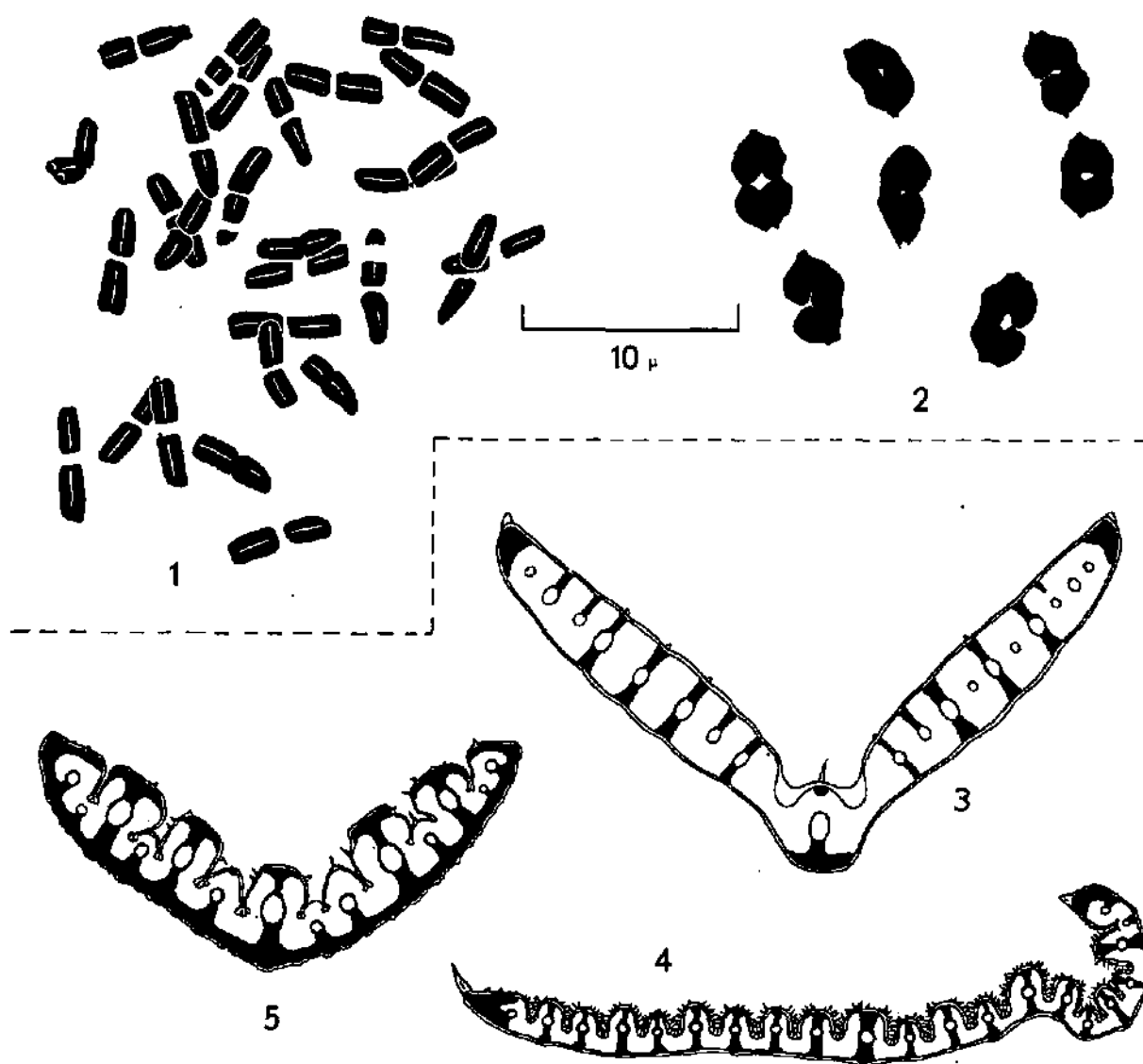
- vulgaris 116

- CAMPANULA
- Zoysii 48
- CENTAUREA
- Triumfetti 71
- CERASTIUM 120
- CHRYSANTHEMUM 120
- alpinum 34
- COSTATAE 20, 23
- CREPIS
- albida 66
- DANTHONIA 22, 24
- compacta 22
- DANTHONIASTRUM 24
- DESCHAMPSIA
- flexuosa 51
- ECOSTATAE 20, 82
- ERICA
- cinerea 116
- ERINUS
- alpinus 66
- ERYSIMUM
- grandiflorum 33, 34
- helveticum 34
- pyrenaicum 33
- EUAVENASTRUM 23
- FESTUCA
- maritima 35
- pratensis 141
- pungens 71
- FRAGARIA 120
- GENISTA
- hispanica 66
- HELIOTRICHON 14, 18 à 24, 26, 31, 72, 79, 81, 82, 135
- alpinum 18, 100, 101
- angustum 81
- barbatum 81
- Besseri 79, 80
- bromoides 19
- cantabricum 24, 44, 46, 54, 59, 60, 64 à 70, 136
- capense 81
- cartilagineum 81
- compactum 24
- conjungens 101
- convolutum 25, 46, 54 à 60, 68
- - convolutum 58
- - Heldreichii 58, 59
- - pubescens 58
- decorum 7, 24, 25, 38 à 40, 79, 81, 141
- Delavayii 80
- desertorum 18, 20, 38, 45, 54, 79, 80
- Dodii 81
- elongatum 25, 82
- Fedtschenkoi 80
- filifolium 19, 23, 25, 40, 54, 55, 59 à 62, 64, 65, 68 à 70, 79, 82
- - cantabricum 64, 68, 70
- - filifolium 61, 64, 65, 68
- - velutinum 64, 65
- Friesiorum 81
- Galpinii 81
- HELIOTRICHON (suite)
- Hideoi 25, 79
- hirtulum 81
- Humbertii 82
- Junghuhnii 80, 81
- krischae 54
- Krylovii 79
- lachnanthum 82
- leoninum 81
- longifolium 81, 82
- longum 81
- macrostachyum 24
- Maitlandii 81
- Mannii 81
- milanjanum 81
- mongolicum 80
- montanum 11, 13, 24, 25, 26 à 38, 42, 43, 45, 74, 75, 77, 81, 82, 121, 122, 137, 138, 141
- - glaucophyllum 36, 38
- - montanum 36, 37
- - planifolium 37, 38
- Mortonianum 79
- namaquense 81
- natalense 81
- Newtonii 82
- oligostachyum 24
- Parlatoresii 25, 45, 46, 48, 51, 52, 54, 70 à 78, 135 à 139, 141
- - pubescens 78
- petzense 48, 51, 52, 54, 55
- phaneroneuron 81
- planiculme 18, 98
- polyneurum 80
- pratense 18, 19
- quinquesetum 81
- rigidulum 82
- sarracenorum 22, 25, 54, 59, 60, 62 à 65, 67 à 69, 102, 136
- sempervirens 22, 25, 40 à 48, 53 à 55, 70, 77 à 79, 82, 137, 138
- - pubescens 47
- setaceum 25, 47 à 55, 70, 71, 77 à 79, 137, 138
- - leiocoleum 51, 53, 55
- tauricum 132
- tibeticum 80
- turgidulum 25, 81
- umbrosum 81
- - micrantherum 81
- versicolor 128
- - caucasicum 128
- virescens 80, 81
- HEUFFELIA
- convoluta 39
- LEUCANTHEMUM 120
- PEUCEDANUM
- austriacum 87
- PHLEUM 120
- pratense 137
- PINUS
- maritima 194

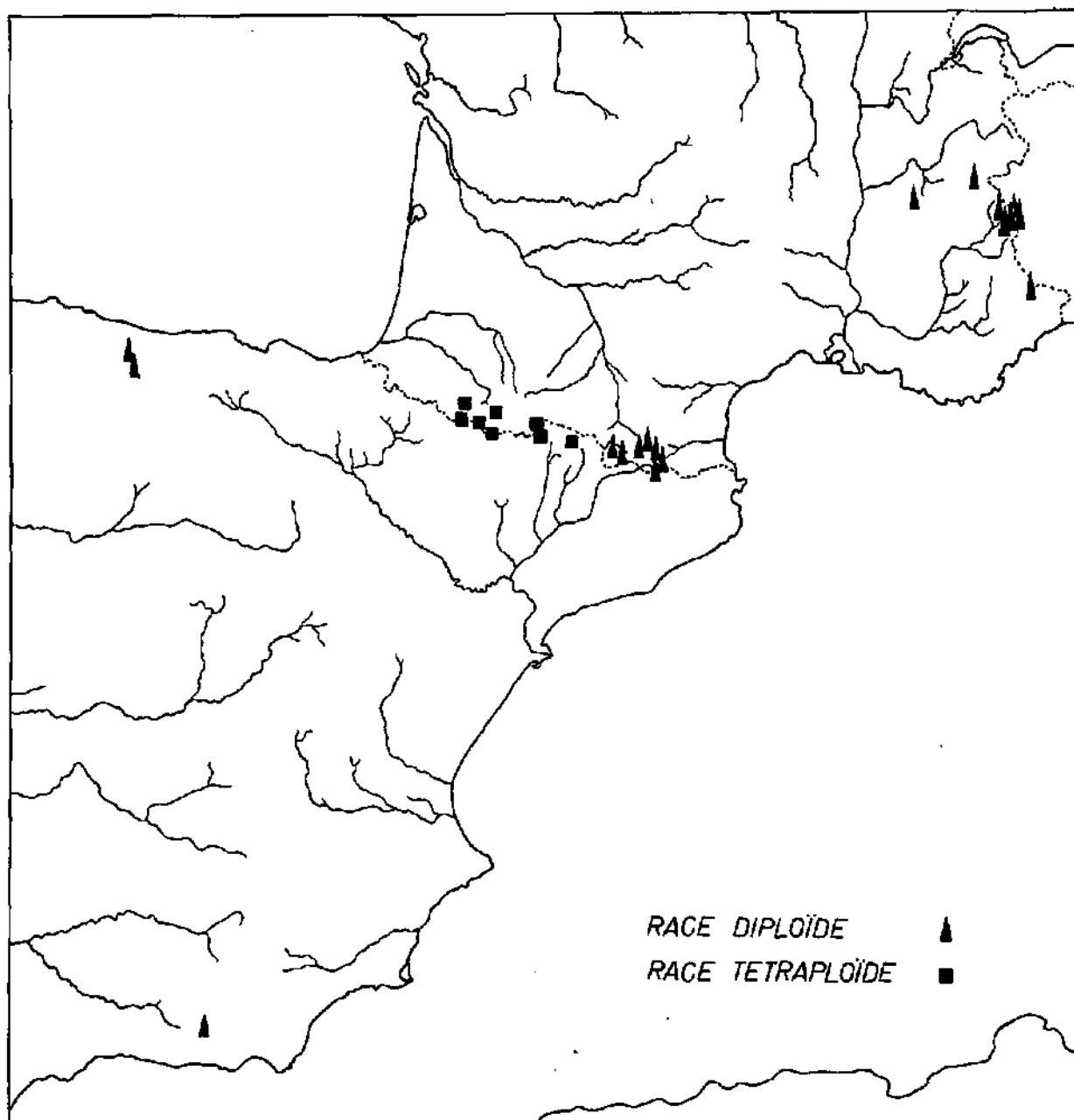
POA	SESLERIA
– alpina 14	– caerulea 26
POTENTILLA 120	STIPA 15
– Clusiana 48	STIPAVENA 15, 19, 24, 82
PRATAVENASTRUM 18, 23, 24	STIOPSIS 15, 24
PRIMULA	TANACETUM
– marginata 76	– alpinum 33
PSEUDOARRHENATHERUM 20	THOREA
PUBAVENASTRUM 18, 22, 24, 83	– longifolia 20
QUERCUS	TRisetum 133
– coccifera 60	VALERIANA
– ilex 60	– celtica 52
SACCHARUM 120	– – celtica 52
SCLERAVENASTRUM 23	– – pennina 52

Figures et Cartes

Figures I à 165, Cartes I à III

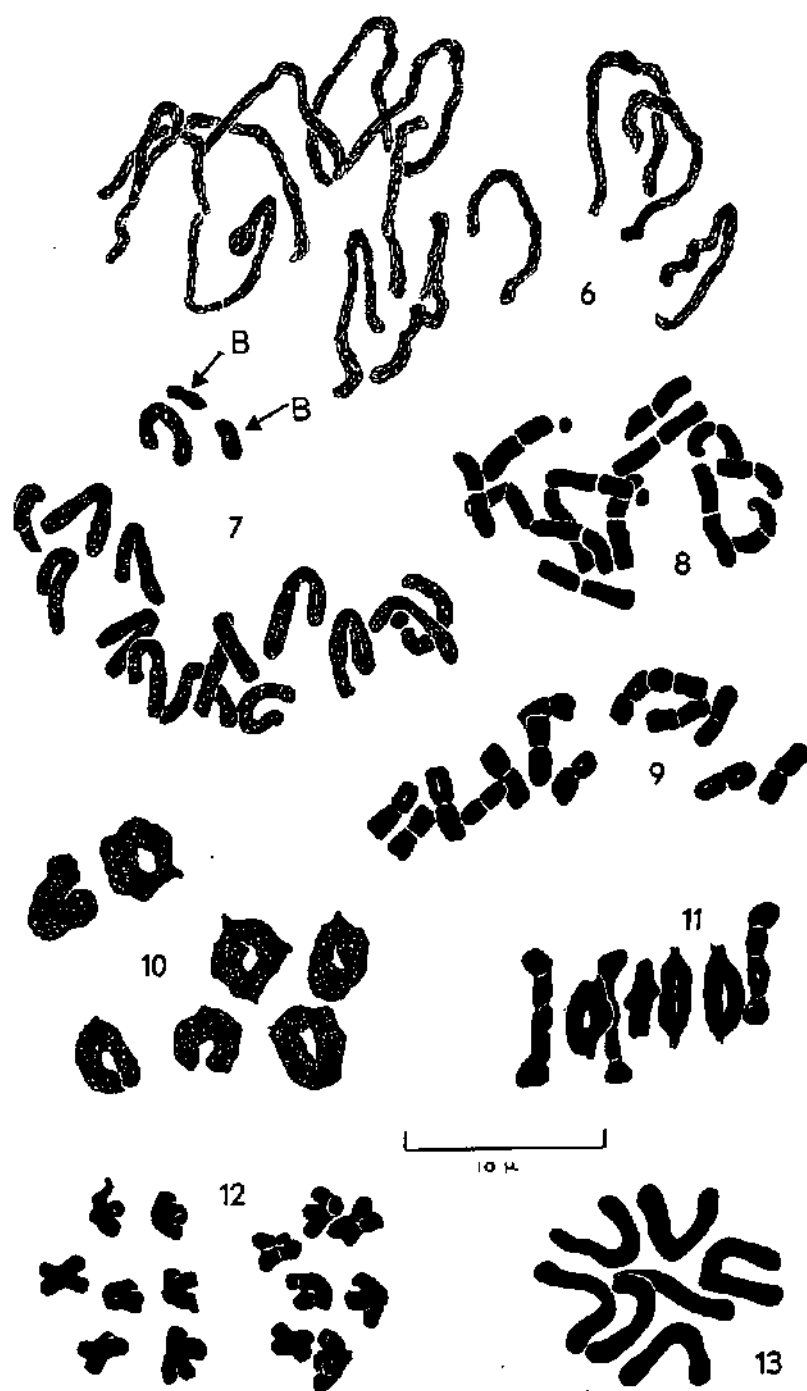


- Fig. 1 *Arrhenatherum elatius*, mitose de racine, $2n = 28$.
 Fig. 2 *Arrhenatherum longifolium*, métaphase I, $n = 7$.
 Fig. 3 Coupe transversale dans une feuille de type «*Avenochloa*» (*Avenochloa pratensis*).
 Fig. 4 Coupe transversale dans une feuille de type «*Archavenastrum*» (*Helictotrichon decorum*).
 Fig. 5 Coupe transversale dans une feuille de type «*Helictotrichon*» (*Helictotrichon sempervirens*).



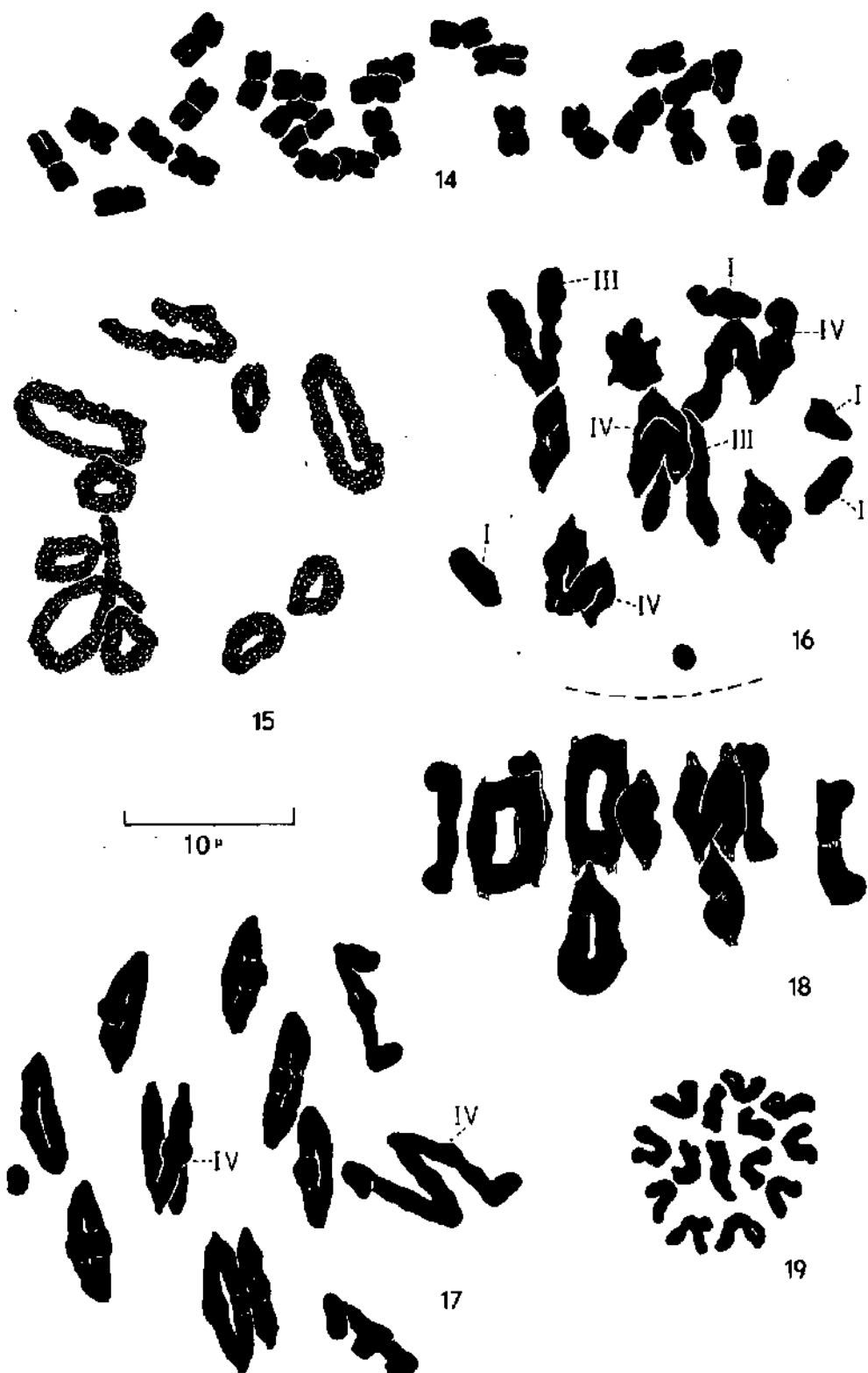
CARTE 1

Répartition des races diploïdes et tétraploïdes d'*H. montanum* d'après les comptages chromosomiques effectués jusqu'à maintenant.



H. montanum (diplotide)

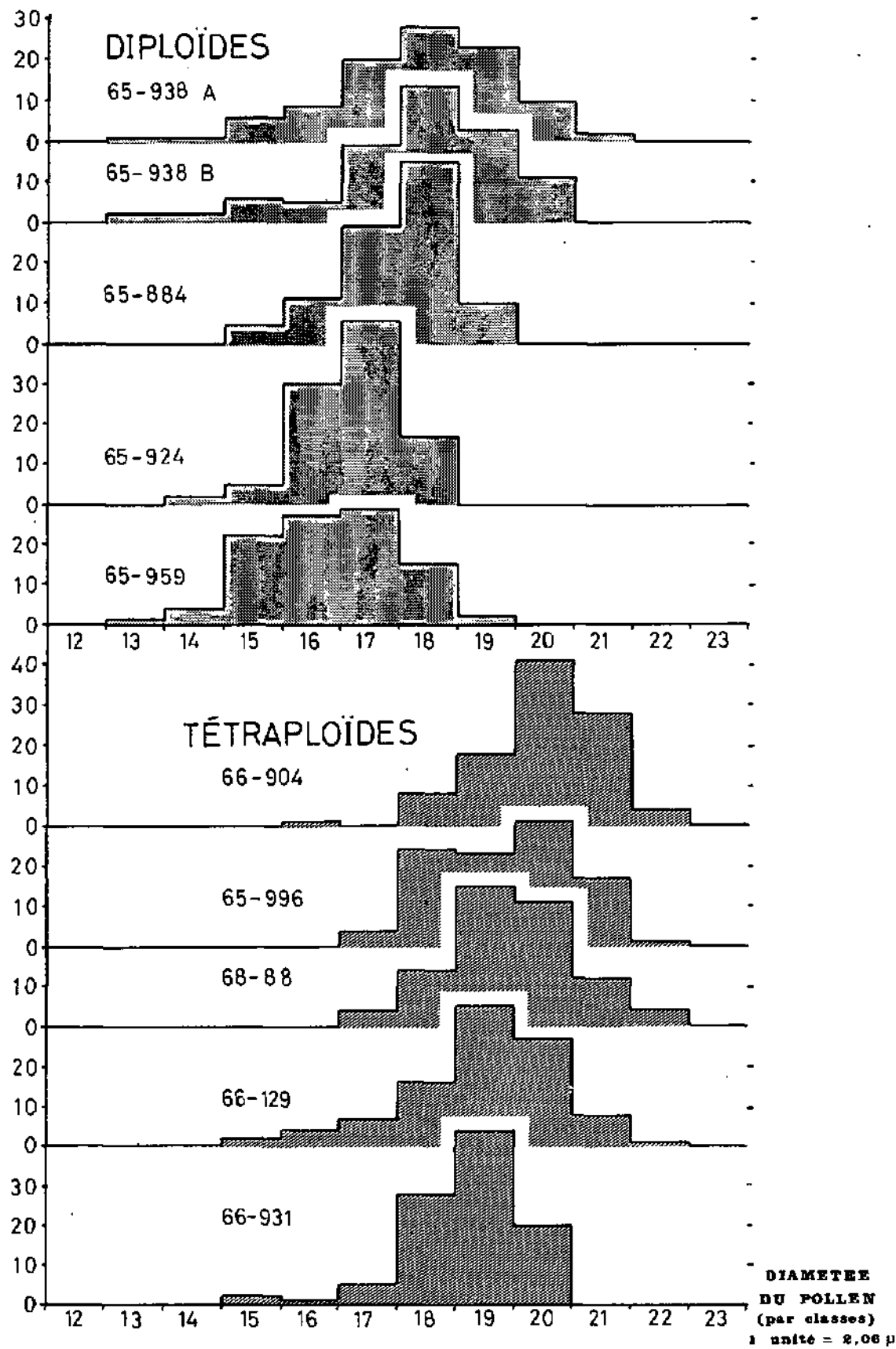
- Fig. 6 Mitose de racine, prophase avancée, $2n = 14$.
- Fig. 7 Mitose de racine, jeune métaphase, $2n = 14 + 2B$.
- Fig. 8 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$ (remarquer les satellites).
- Fig. 9 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$.
- Fig. 10 Diacinèse, $n = 7$.
- Fig. 11 Métaphase I, $n = 7$.
- Fig. 12 Anaphase I, $n = 7$.
- Fig. 13 Première mitose pollinique, métaphase, $n = 7$.



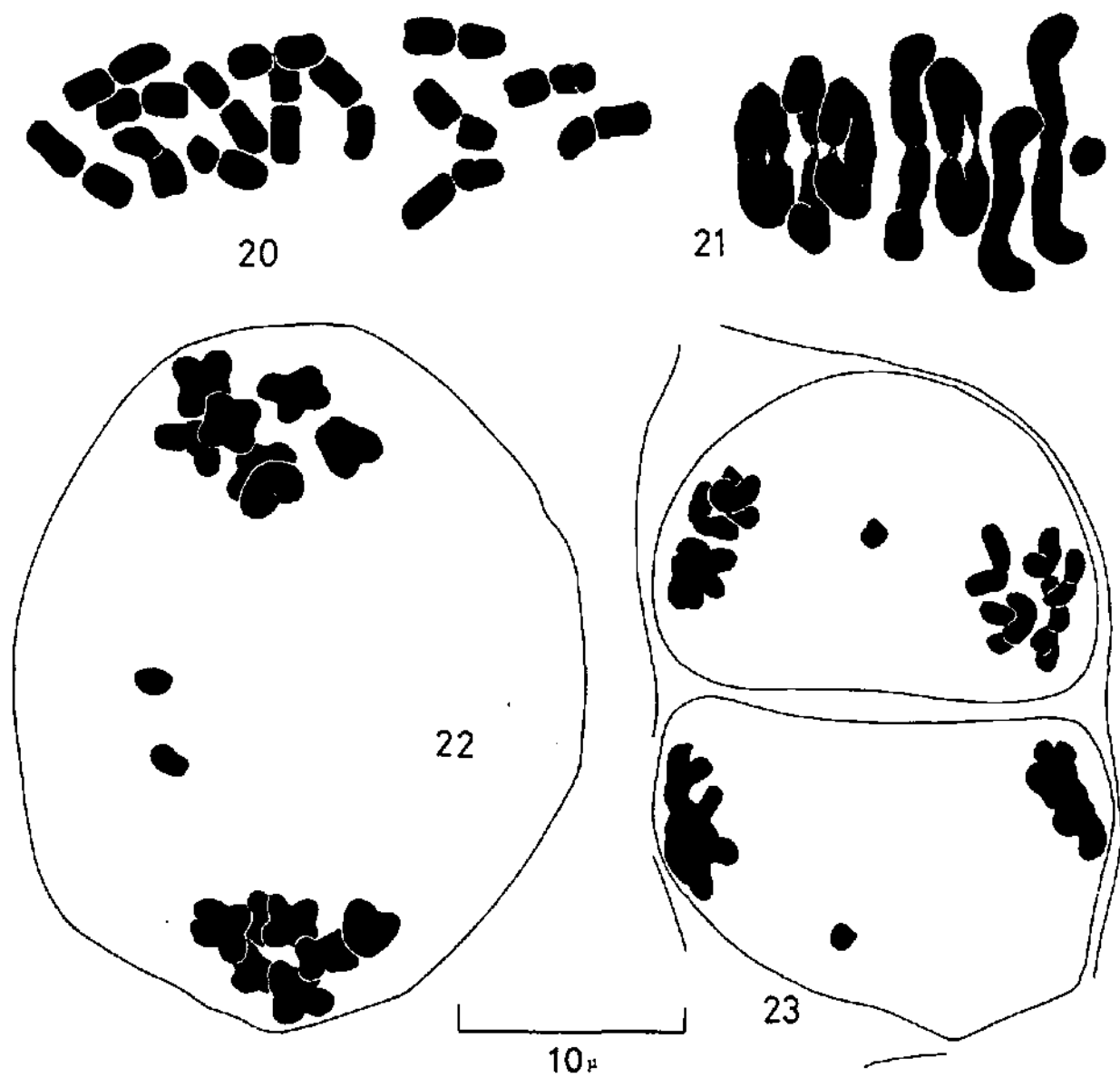
H. montanum (tétraploïde)

- Fig. 14 Mitose de racine, métaphase, $2n = 28$.
 Fig. 15 Diacinèse (6 II et 4 IV).
 Fig. 16 Métaphase I (4 I, 3 II, 2 III, 3 IV et 1 B).
 Fig. 17 Métaphase I (10 II, 2 IV et 1 B).
 Fig. 18 Métaphase I (6 II et 4 IV).
 Fig. 19 Métaphase II, $n = 14$.

NOMBRE
DE GRAINE
DE POLLEN



TABEAU V
Etude comparative du diamètre du pollen chez 5 *H. montanum* diploïdes et 5 *H. montanum* tétraploïdes.



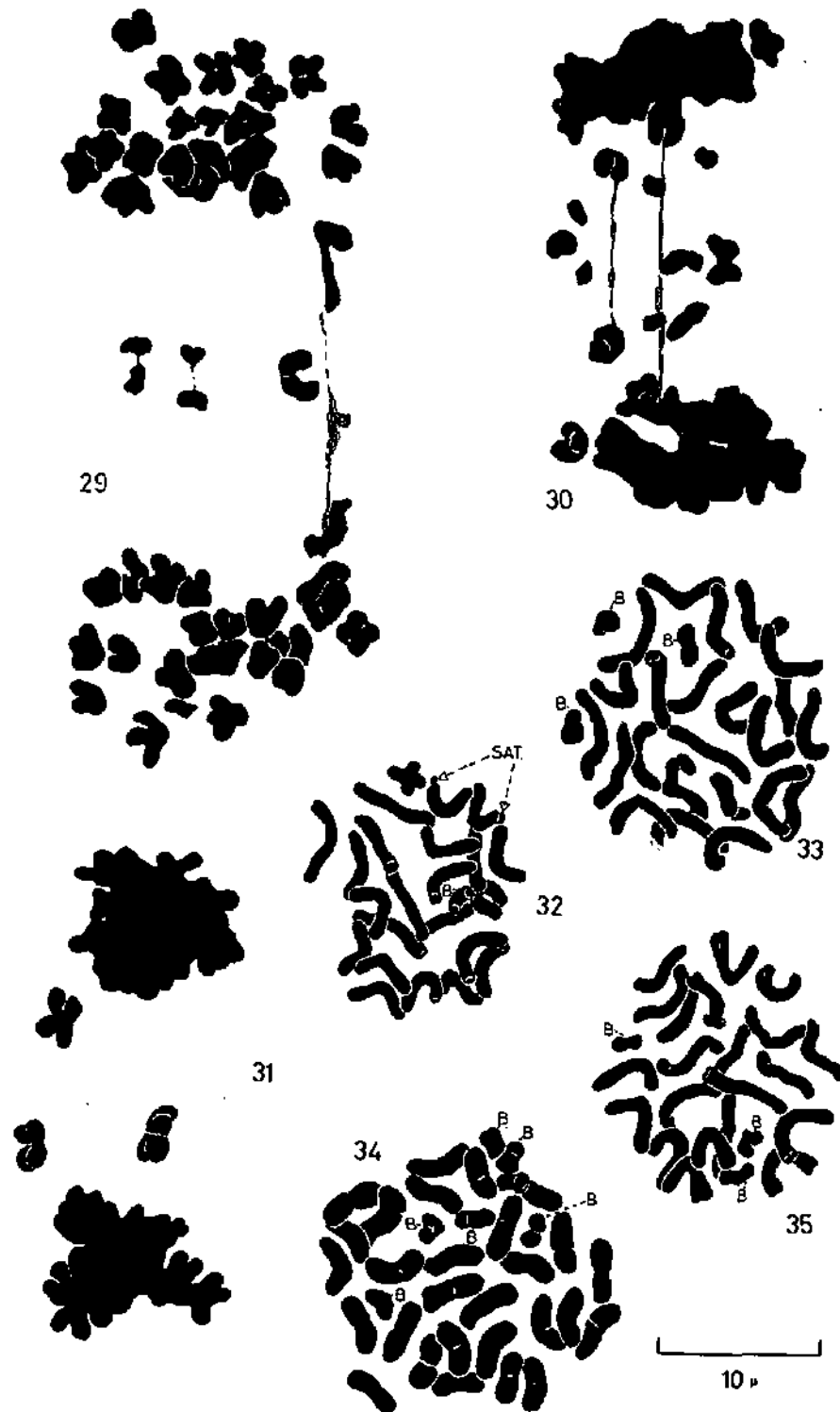
H. decorum

- Fig. 20 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$.
 Fig. 21 Métaphase I, $n = 7 + 1 B$.
 Fig. 22 Fin d'anaphase I avec 1 B se divisant en chromatides.
 Fig. 23 Télaphase et fin d'anaphase II avec chromatides B en retard, risquant d'être éliminées.



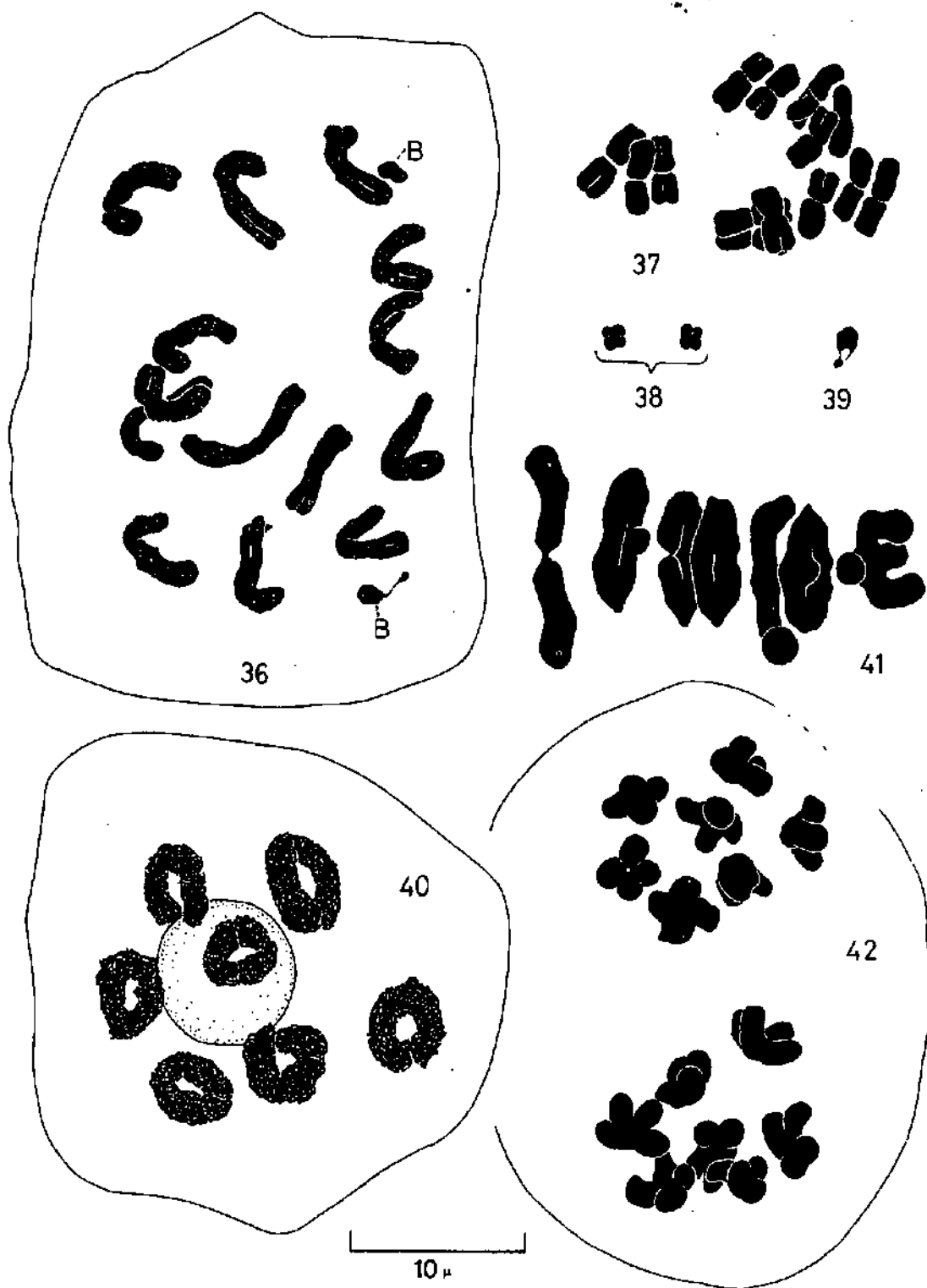
H. sempervirens

- Fig. 24 Mitose de racine, métaphase, $2n = 42 + 1 B$.
 Fig. 25 Diacinèse (14 II, 2 IV, 1 VI).
 Fig. 26 Métaphase I (21 II).
 Fig. 27 Métaphase I (18 II, 1 VI).
 Fig. 28 Anaphase I normale, $n = 21$.



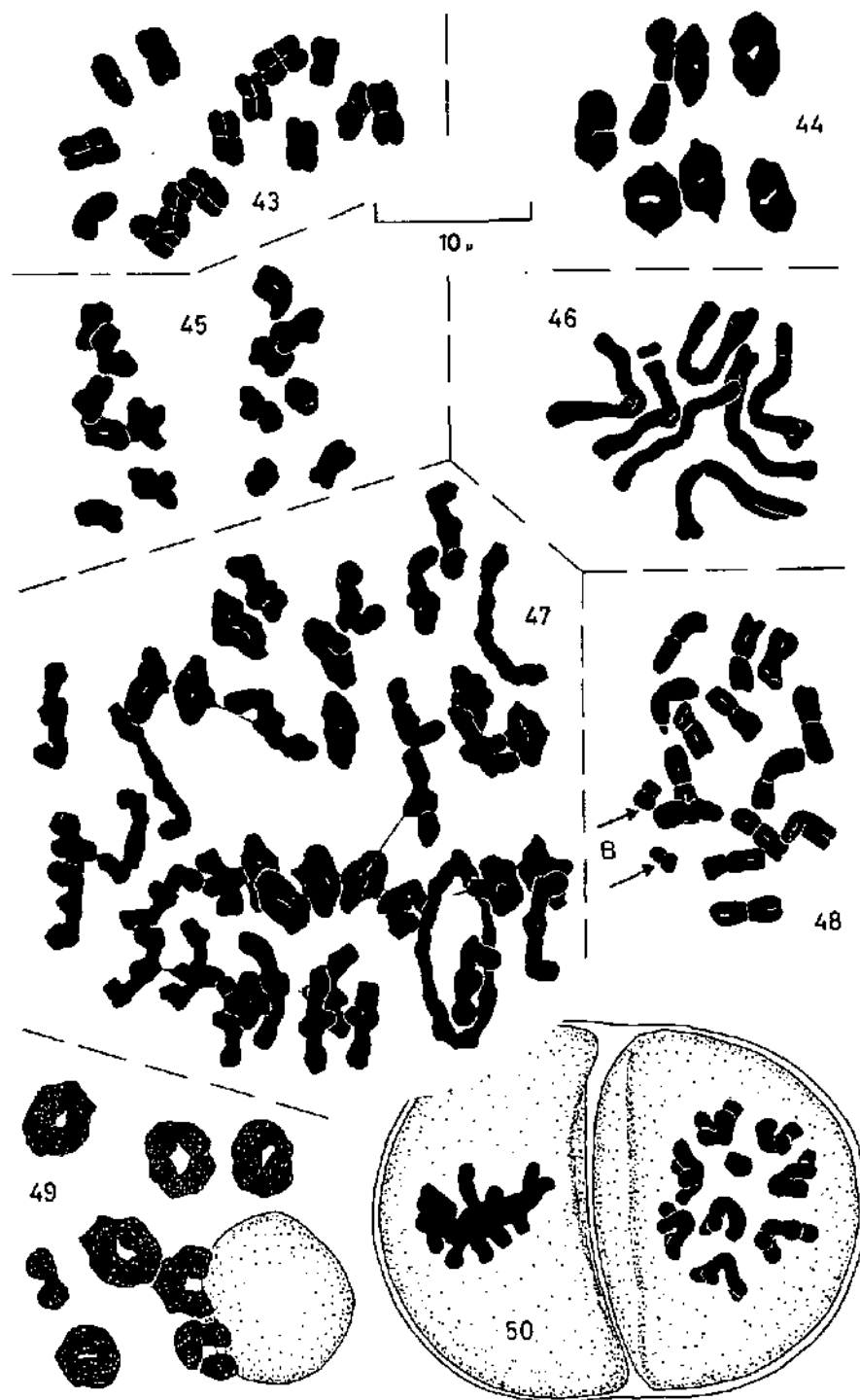
H. sempervirens

- Fig. 29 Fin d'anaphase I avec pont, fragment et chromosomes B se séparant en chromatides.
 Fig. 30 Télaphase I avec ponts, fragments, chromosomes A et B en retard.
 Fig. 31 Télaphase I et chromosomes en retard.
 Fig. 32 Mitose pollinique anormale à 22 chromosomes A (dont 2 munis de satellites), un chromosome B et une structure en forme de croix.
 Fig. 33 Mitose pollinique anormale montrant 23 chromosomes A et 3 chromosomes B.
 Fig. 34 Mitose pollinique anormale montrant 28 à 29 chromosomes A et 6 chromosomes B
 Fig. 35 Mitose pollinique normale à 21 chromosomes A (et 3 chromosomes B).



H. setaceum

- Fig. 36 Mitose de racine, prophase avancée, $2n = 14 + 2B$.
Un des chromosomes B est muni d'un appendice ou satellite.
- Fig. 37 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$.
- Fig. 38 Aspect des chromosomes B à la métaphase; on distingue les centromères médians.
- Fig. 39 Aspect d'un des chromosomes B, en prophase avancée; le centromère n'est pas visible, mais on observe en revanche une structure rappelant un satellite, comme sur la Figure 36.
- Fig. 40 Diakinèse, $n = 7$.
- Fig. 41 Métaphase I, $n = 7$.
- Fig. 42 Anaphase I, $n = 7$.



H. convolutum

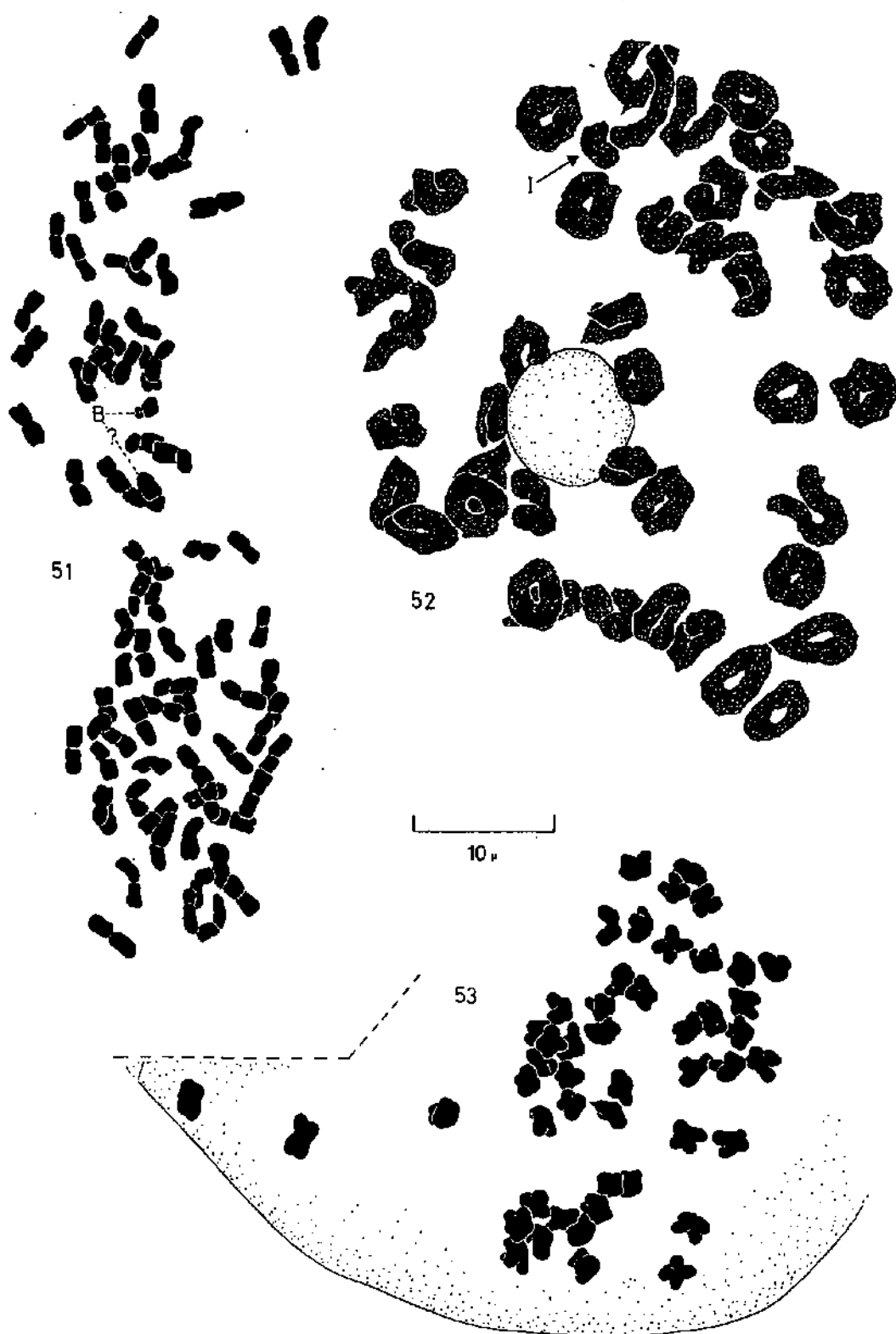
- Fig. 43 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$.
 Fig. 44 Métaphase I, $n = 7$.
 Fig. 45 Anaphase I, $n = 7$.
 Fig. 46 Mitose pollinique, métaphase, $n = 7$.
 Un des chromosomes possède un satellite.

H. filifolium

- Fig. 47 Métaphase I (40 II I IV).

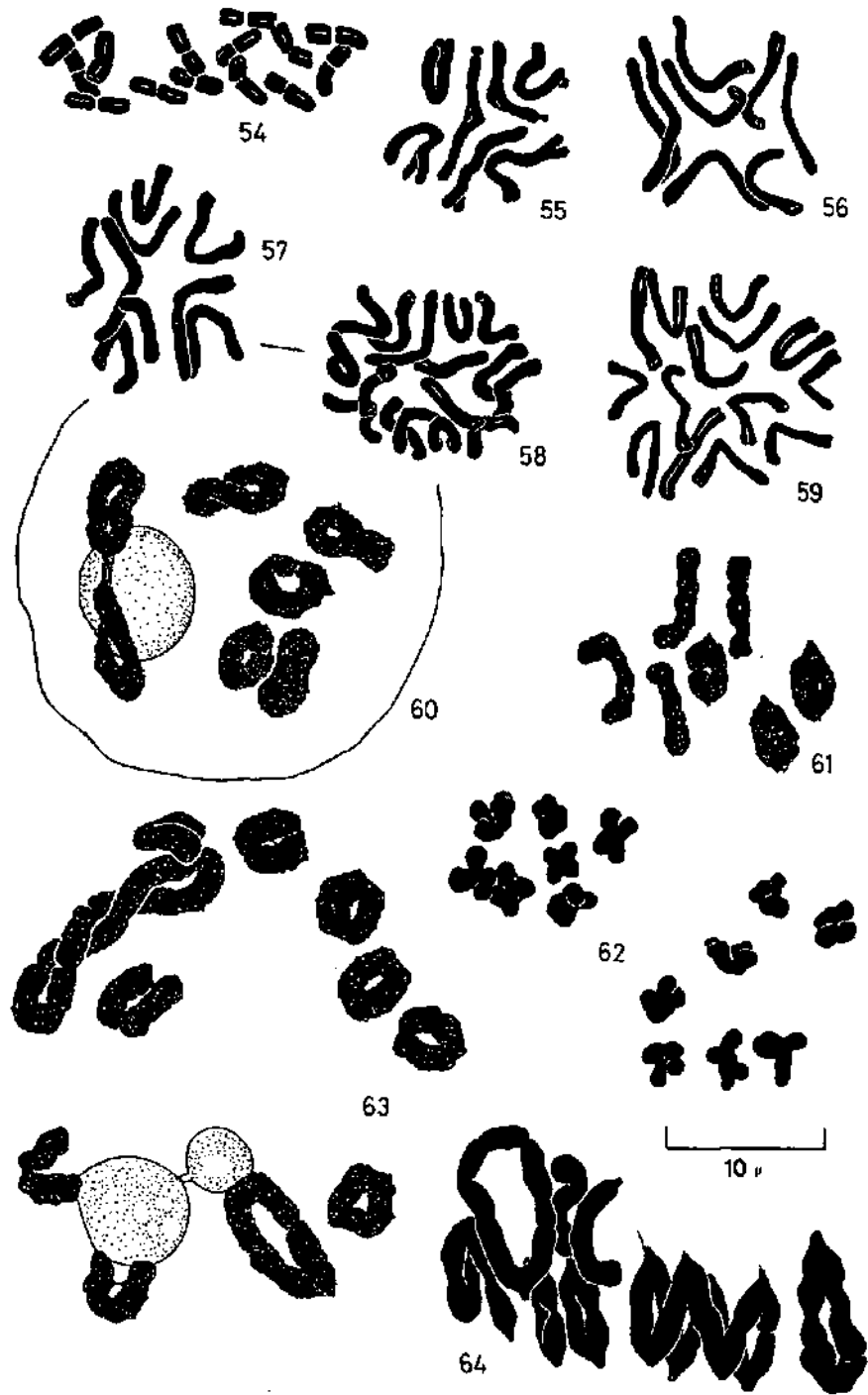
H. sarracenorum

- Fig. 48 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14 + 2B$.
 Un des chromosomes possède un petit satellite.
 Fig. 49 Diacynèse, $n = 7 + 2B$. Deux bivalents sont rattachés au nucléole et les B sont appariés.
 Fig. 50 Diade. Dans la cellule de droite, on aperçoit 8 chromosomes (et un B) au lieu de 7, à la suite d'une anaphase anormale.



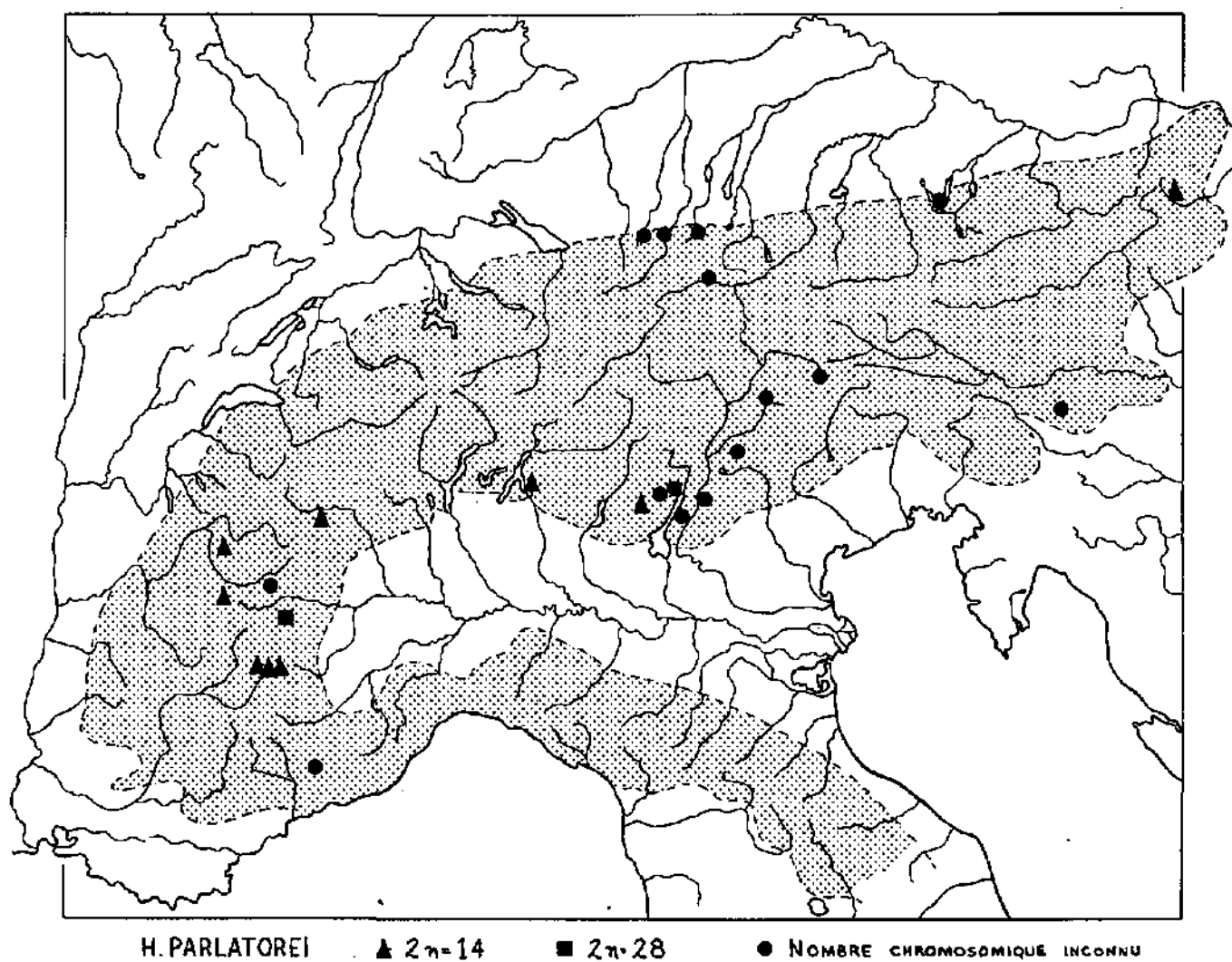
H. cantabricum

- Fig. 51 Mitose de racine, métaphase, $2n = 83-84 + 1$ ou 2 B. Plante provenant des environs de Jaca.
 Fig. 52 Diacinèse, $n = 42 + 1$ univalent. Plante provenant du Puerto de San Barbara.
 Fig. 53 Partie d'anaphase I, $n = 49$. Plante provenant des Picos de Europa.



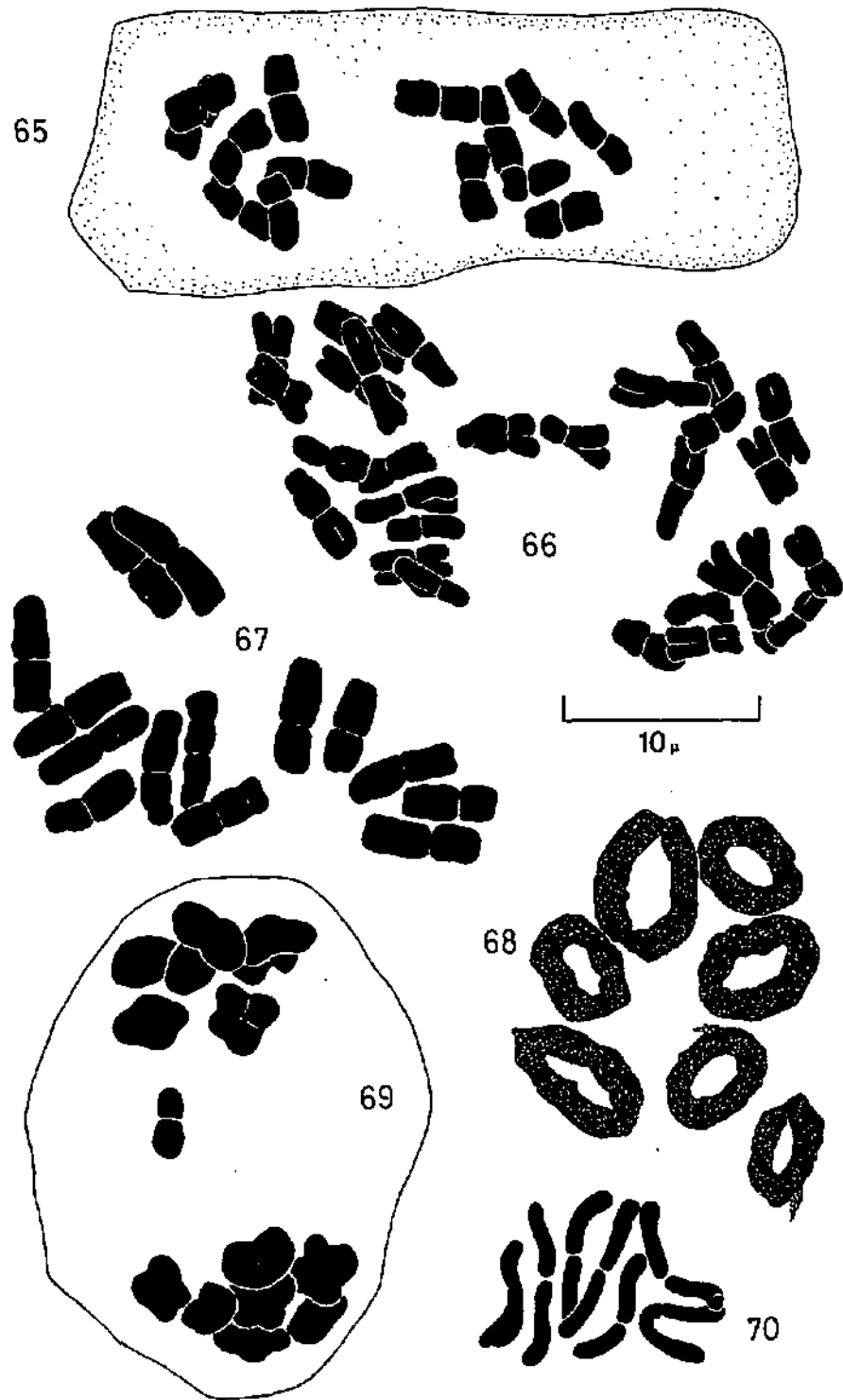
H. Parlatoresi

- Fig. 54 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$.
 Fig. 55 Mitose pollinique, métaphase, $n = 7$. Deux chromosomes ont un satellite.
 Fig. 56 Mitose pollinique à $n = 8$.
 Fig. 57 Mitose pollinique à $n = 9$.
 Fig. 58 Mitose pollinique à $n = 16$.
 Fig. 59 Mitose pollinique à $n = 14$.
 Fig. 60 Diacinese, $n = 7$. Deux bivalents paraissent rattachés au nucléole et liés entre eux.
 Fig. 61 Métaphase I, $n = 7$.
 Fig. 62 Anaphase I, $n = 7$.
 Fig. 63 Diacinese chez une plante tétraploïde (9 II, 1 IV, 1 VI). L'hexavalent est probablement causé par un inter-échange segmentaire (voir aussi la Photographie 23).
 Fig. 64 Métaphase I chez une plante tétraploïde (4 II, 3 IV, 1 VIII). Remarquer l'octovalent en chaîne fermée.



CARTE II

Répartition géographique d'*H. Parlatorei* avec indication du nombre chromosomique lorsque connu.



H. Krylovii

Fig. 65 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$.

H. Mortonianum

Fig. 66 Mitose de racine, métaphase, $2n = 28$.

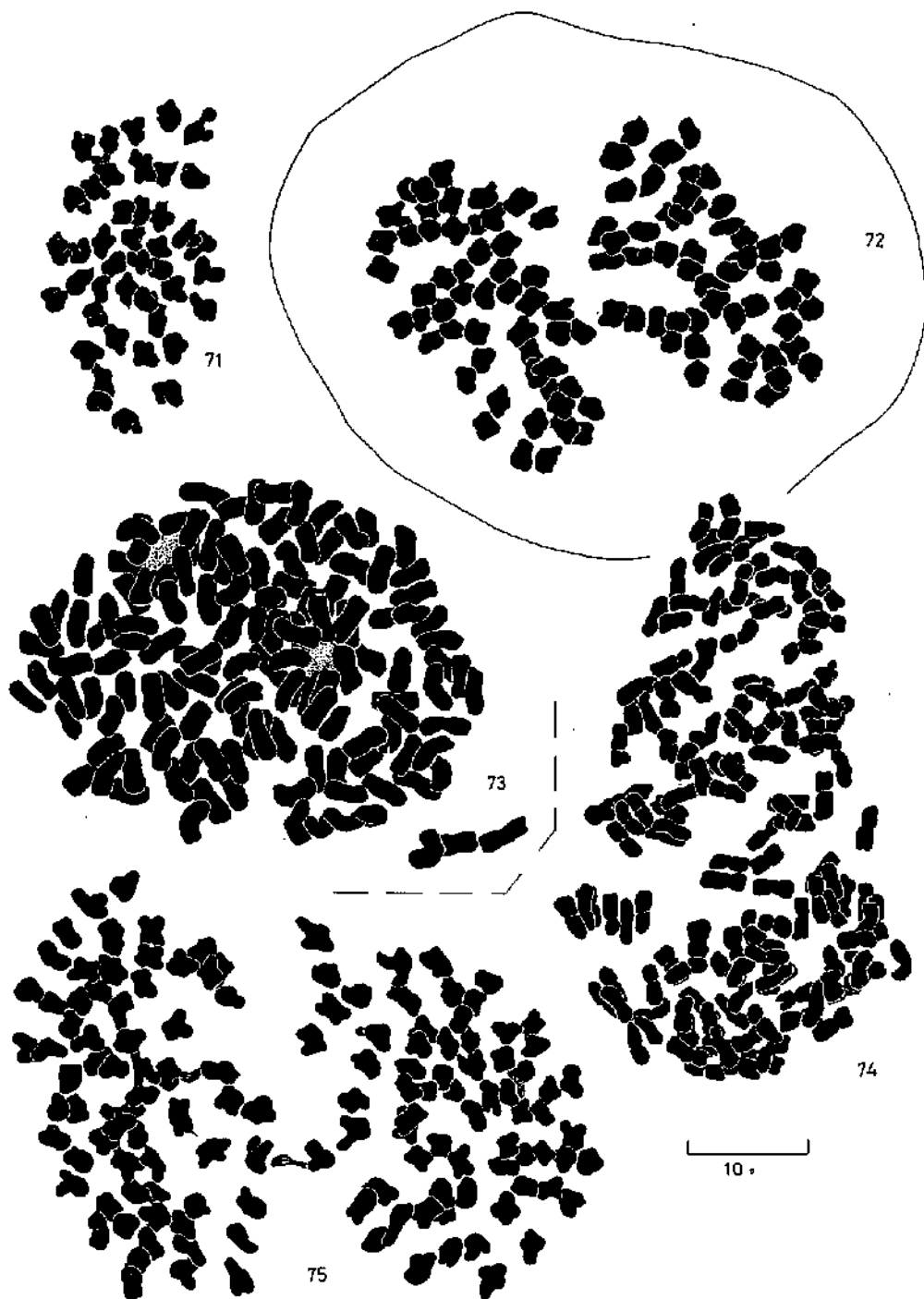
A. pubescens

Fig. 67 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$.

Fig. 68 Diacytèse, $n = 7$.

Fig. 69 Fin d'anaphase I avec 2 B appariés, en retard.

Fig. 70 Mitose pollinique, $n = 7$.



A. pratensis (s. l.)

- Fig. 71 Partie d'anaphase I, $n = 42$. Il s'agit d'une race d'*A. pratensis* à $2n = 84$ (Pyr. orientales).
 Fig. 72 Anaphase I chez un individu à $2n = 105$ (on compte 52 chromosomes à droite, 53 à gauche). Cette plante est sans doute le produit d'un croisement entre races à $2n = 98$ et $2n = 112$ d'*A. pratensis*.
 Fig. 73 Mitose observée dans les tissus staminaux, $2n = 133$. (Plante du groupe *Requienii*.)
 Fig. 74 Mitose de racine, métaphase, $2n = 137$ à $138 + 1 B$.
 Fig. 75 Anaphase I chez un *A. pratensis* ayant $2n = 133$. On compte 68 chromosomes à droite, 65 à gauche.

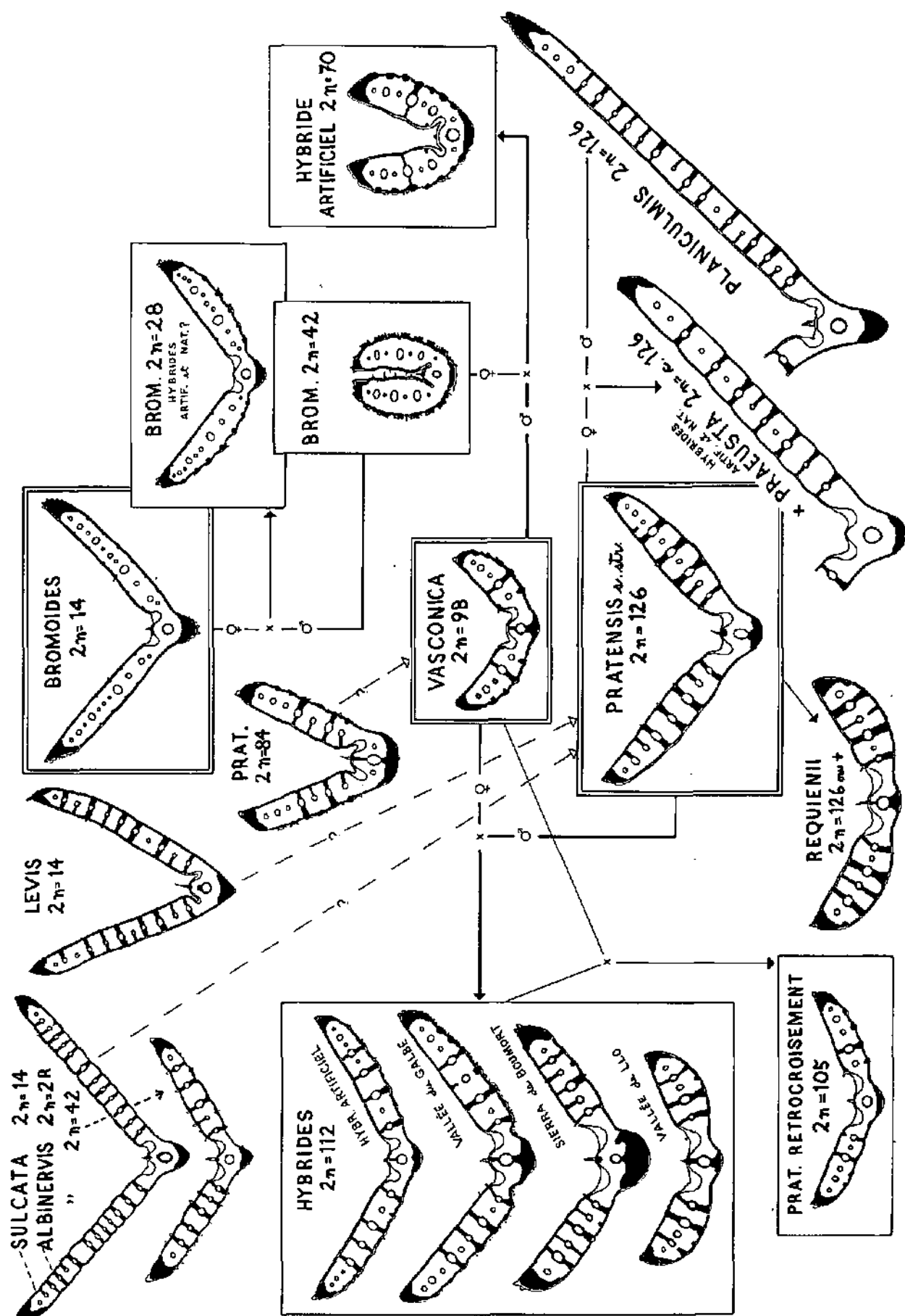
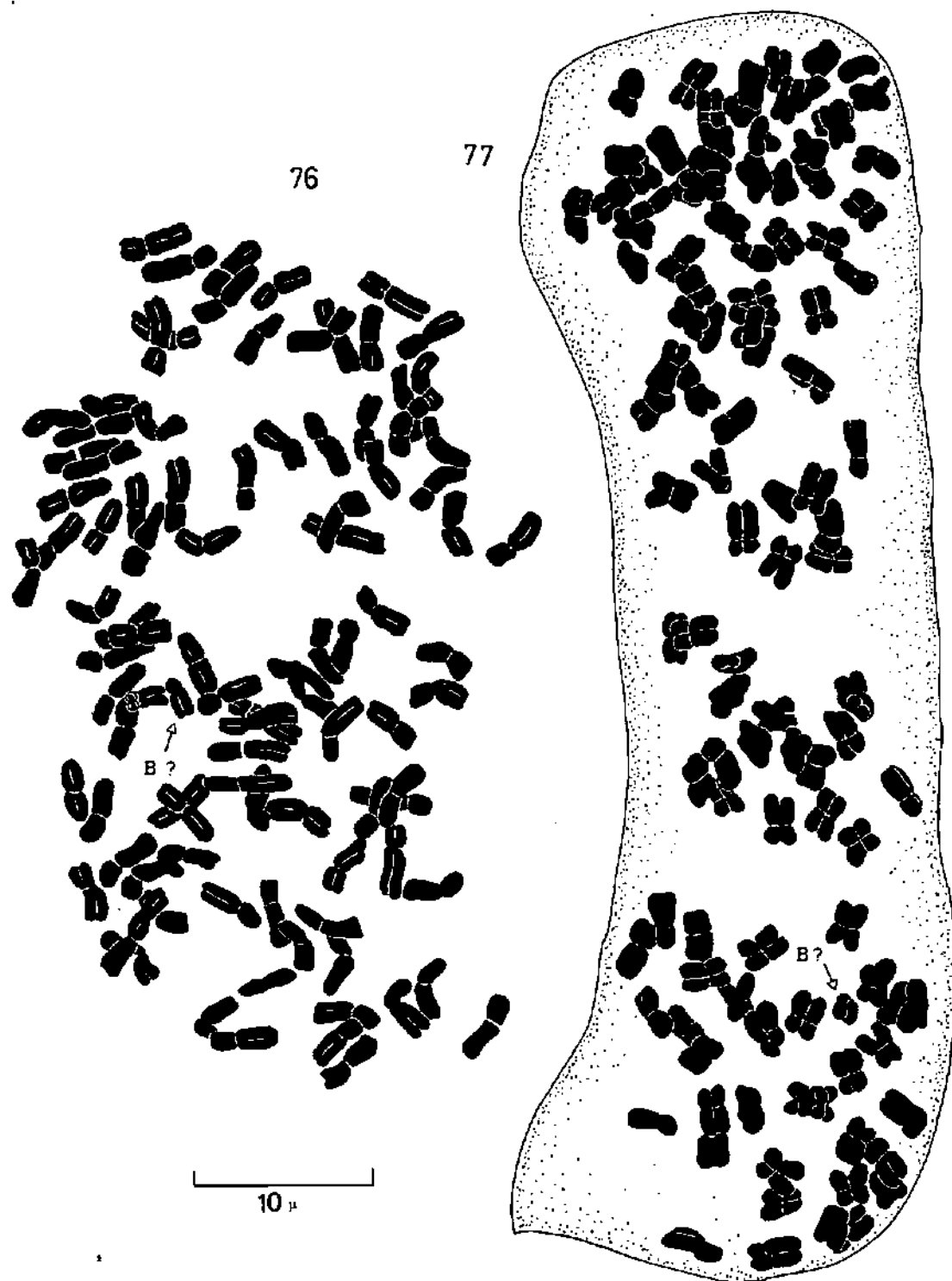


TABLEAU IX

Essai d'interprétation des relations phylogénétiques intéressant les avoines des groupes *pratensis*, *bromoides*, *planiculmis* et *Requienii*. Il existe entre l'*A. bromoides* ($2n=14$) et l'*A. pratensis* ($2n=126$) une série continue de structures foliaires affines et de nombres chromosomiques voisins. Certaines hybridations (traits continus larges) ont pu être réalisées artificiellement. Les avoines du groupe *sulcata* et l'*A. levis* ont peut-être aussi joué un rôle dans la genèse de l'*A. pratensis*. Voir le texte.



A. pratensis (s. l.)

- Fig. 76 Mitose de racine, métaphase, $2n = 97 \text{ à } 98 + 1 \text{ B}$.
 (Il s'agit de l'espèce *A. vasconica*, selon la terminologie proposée dans ce travail; Espagne.)
- Fig. 77 Mitose de racine, métaphase, $2n = 110 \text{ à } 112 + 1 \text{ B}$.
 Individu probablement d'origine hybride.



A. pratensis (s. l.)

- Fig. 78 Diacinese, $n = 49$. (Il s'agit de l'espèce *A. vasconica*, selon la terminologie proposée dans ce travail; Espagne.)
 Fig. 79 Diacinese, $n = 63$. (*A. pratensis* s. str. provenant des environs de Paris.)
 Fig. 80 Télaphase I avec univalents se séparant en chromatides (Individu ayant probablement plus de $2n = 126$ chromosomes; Préalpes fribourgeoises 61-1032).
 Fig. 81 Télaphase I, même Plante. Il semble y avoir ici (entre autres) 3 univalents annulaires qui se seraient séparés chacun en 2 chromatides annulaires identiques.

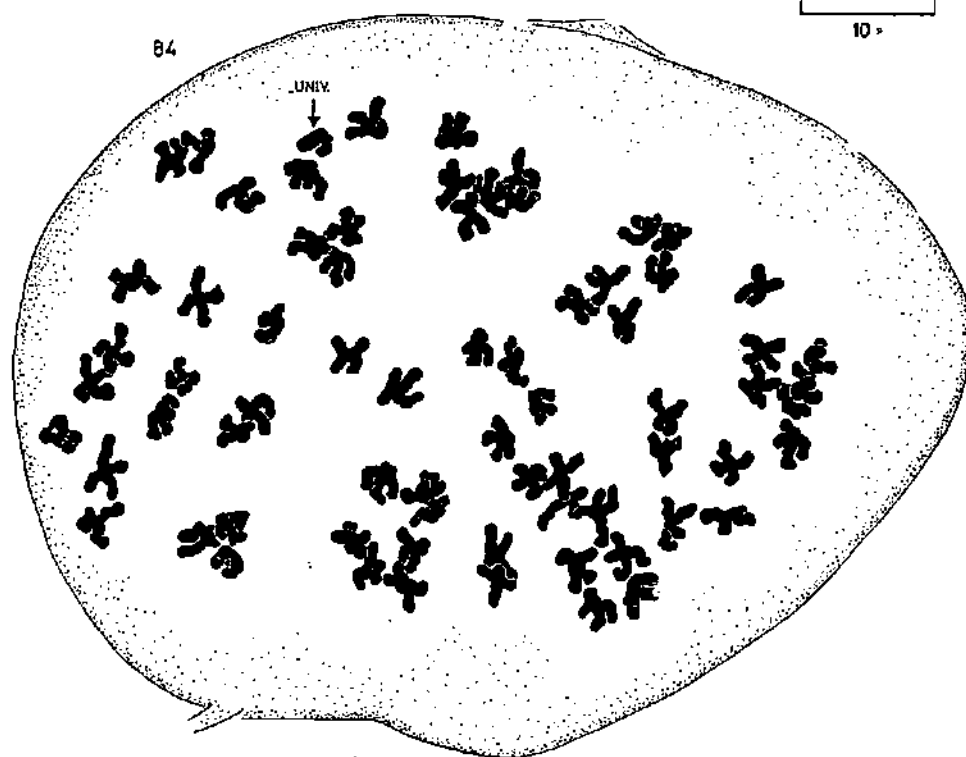
A. dahurica

- Fig. 82 Mitose de racine, métaphase, $2n = 126$.



83

10 μ

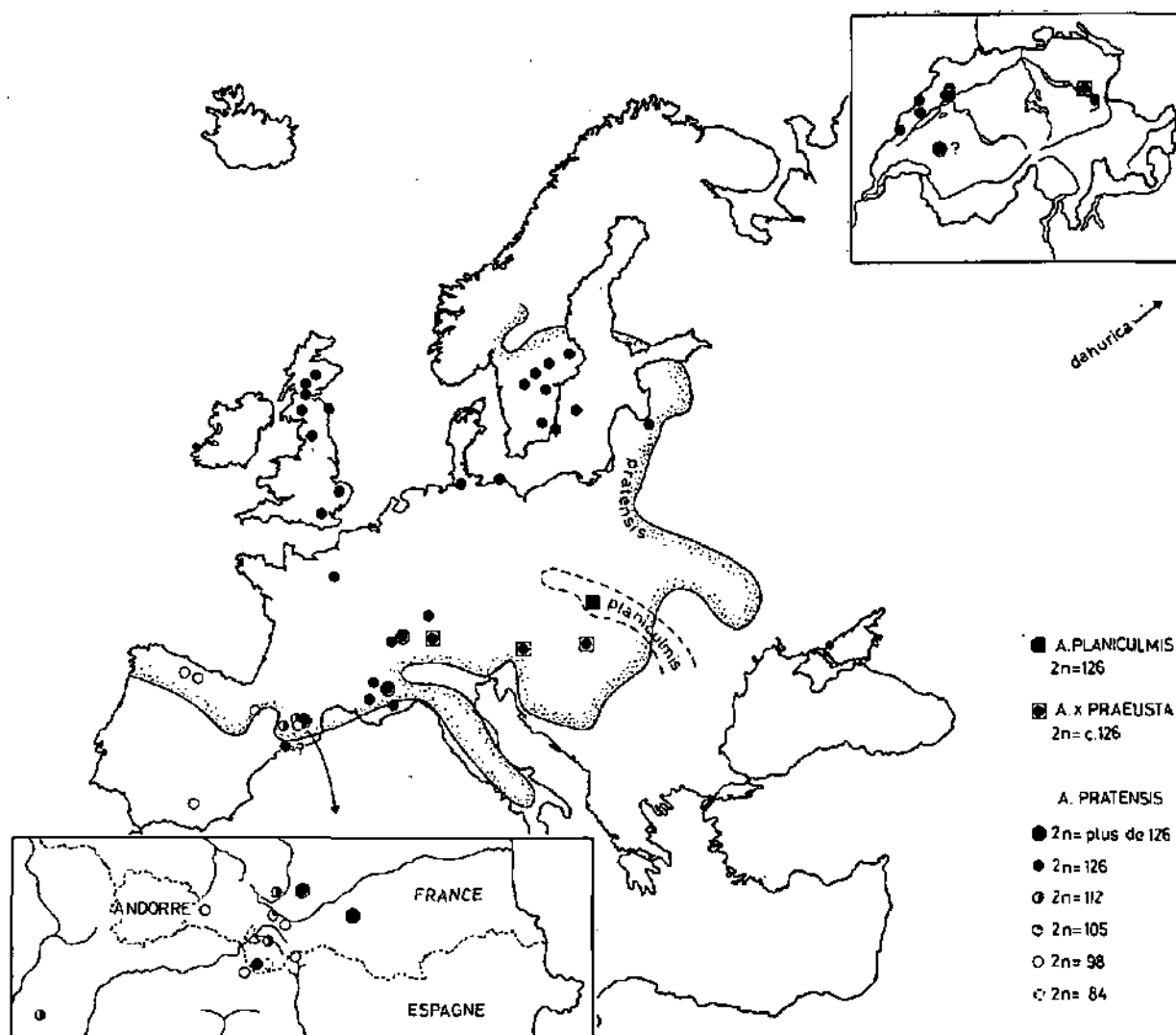


84

A. x praeusta

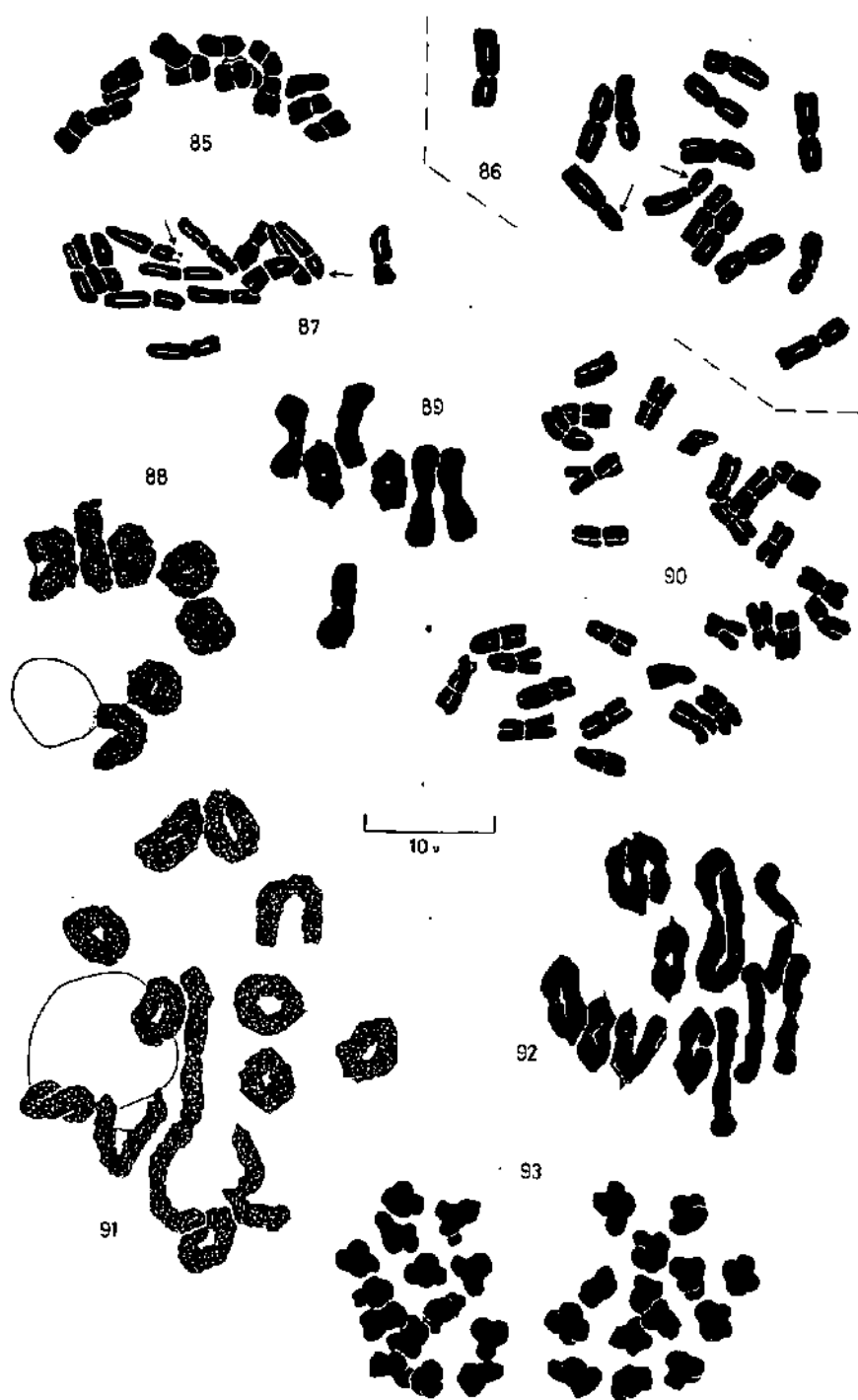
Fig. 83 Métaphase I, $n = 70 + 1$ univalent (flèche).

Fig. 84 Prophase II, $n = 70 + 1$ univalent (flèche).



CARTE III

Aires de répartition géographique des *A. pratensis* et *planiculmis* avec indication des nombres chromosomiques trouvés, là où des comptages ont pu être effectués. Cette carte comprend les comptages faits par Hedberg (1961). Les petites cartes concernent le matériel suisse et celui des Pyrénées orientales.



A. levis

Fig. 85 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$.

A. bromoides (diploïde)

Fig. 86 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$. Une paire est reconnaissable (flèches) à ses chromosomes longs, hétérobrachiaux et munis de satellites visibles sur les chromosomes de gauche.

Fig. 87 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$. Les chromosomes à satellites sont ici bien visibles (flèches).

Fig. 88 Diakinèse, $n = 7$. Un bivalent est rattaché au nucléole.

Fig. 89 Métaphase I, $n = 7$.

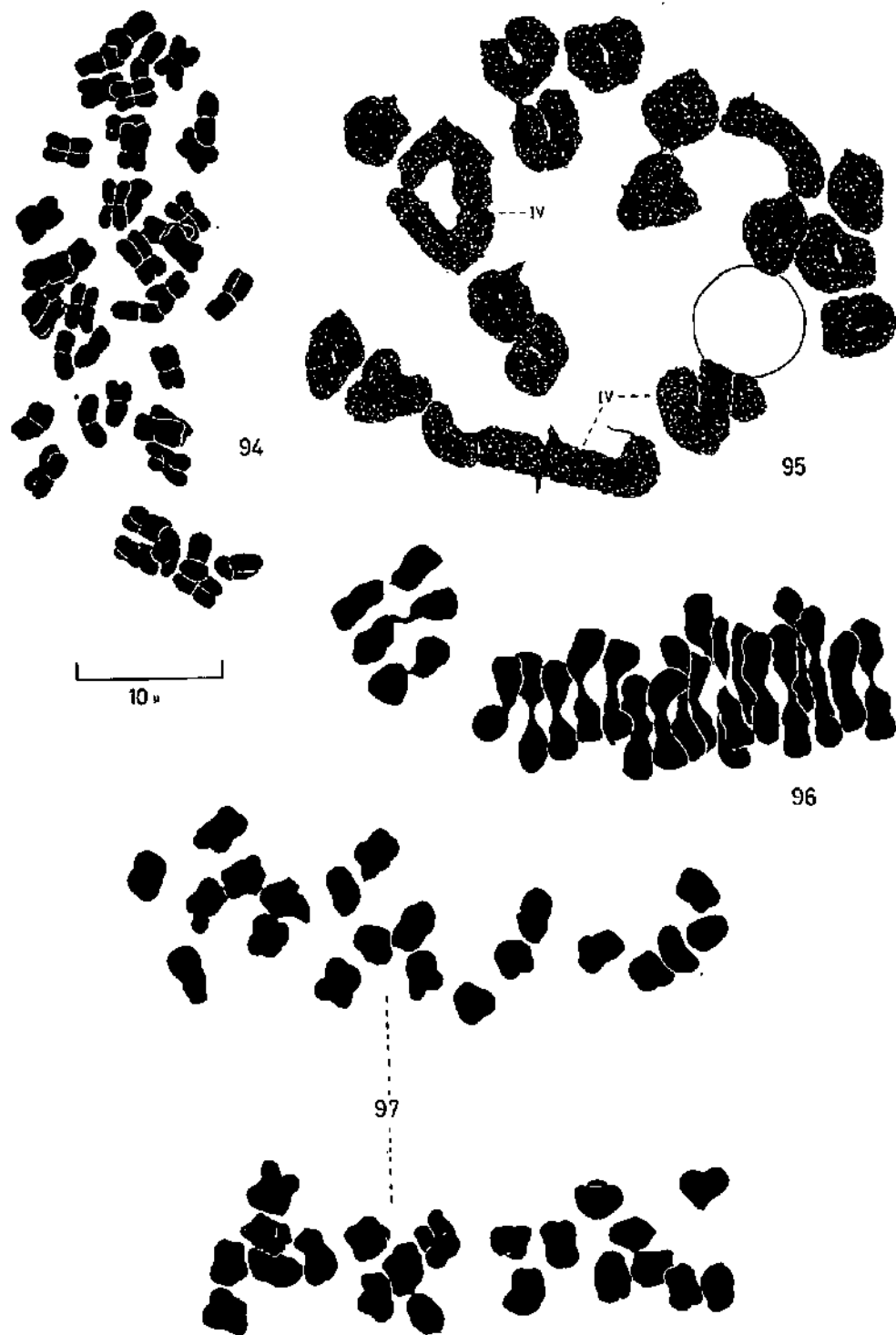
A. bromoides (tétraploïde)

Fig. 90 Mitose de racine, métaphase, $2n = 28$.

Fig. 91 Diakinèse (12 II, 1 IV).

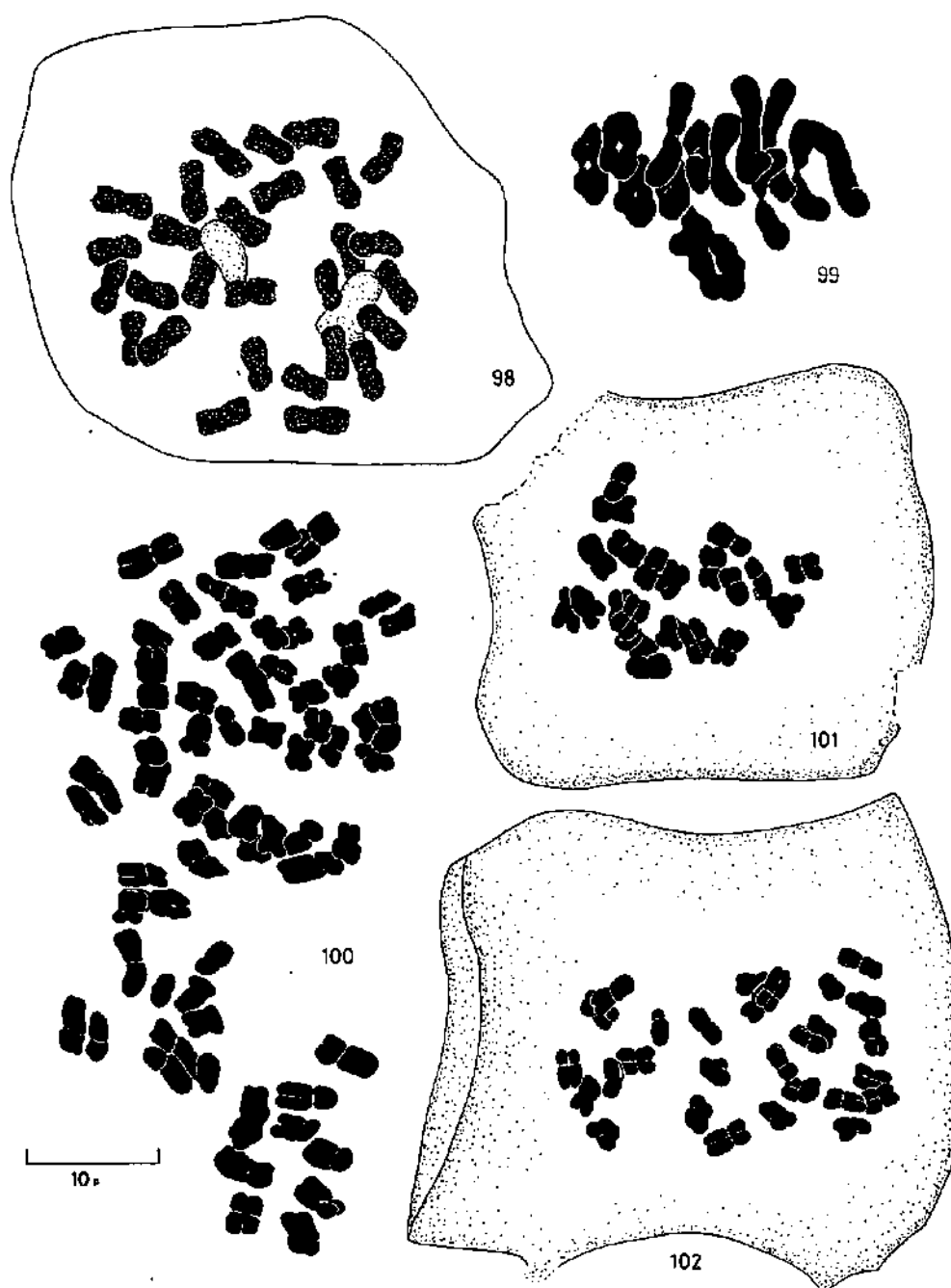
Fig. 92 Métaphase I (8 II, 3 IV).

Fig. 93 Anaphase I régulière, $n = 14$.



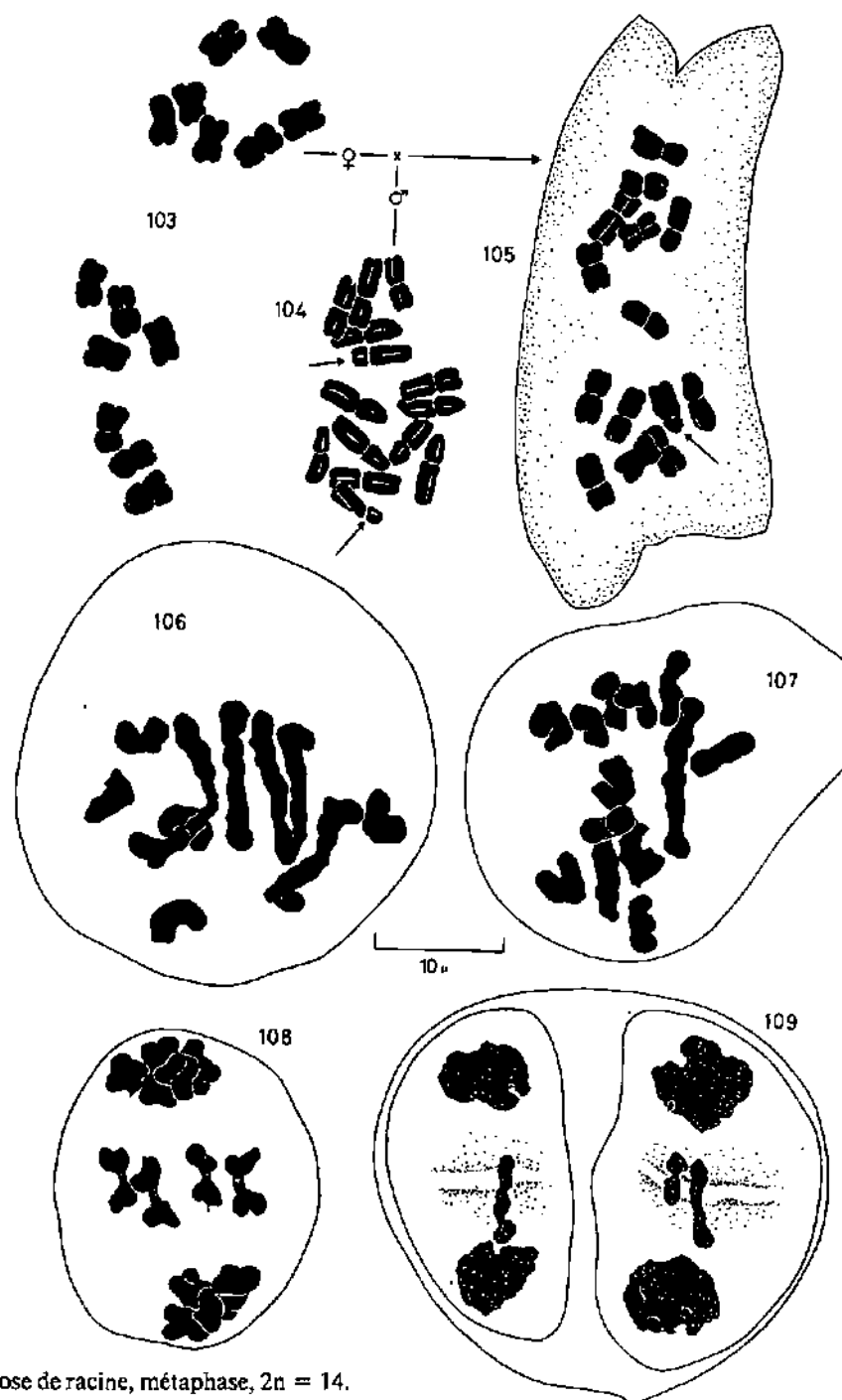
A. bromoides (hexaploïde)

- Fig. 94 Mitose de racine, métaphase, $2n = 42$.
 Fig. 95 Diacinese (15 II, 3 IV). Un bi- et un tétravalent sont rattachés au nucléole.
 Fig. 96 Métaphase I à 21 bivalents.
 Fig. 97 Anaphase I normale (21 chromosomes de chaque côté).



Hybrides artificiels

- Fig. 98 Mitose dans les tissus somatiques d'une étamine, $2n = 28$, chez un hybride *A. bromoides* ($2n = 14$) $\times$ *A. bromoides* ($2n = 42$).
- Fig. 99 Métaphase I avec 10 bivalents et 2 tétravalents, chez le même hybride (*bromoides* $14 \times$ *bromoides* 42).
- Fig. 100 Mitose de racine, $2n = 70$, chez un hybride *A. bromoides* ($2n = 42$) $\times$ *A. pratensis* ($2n = 98$). Noter la présence de 21 chromosomes longs, provenant d'*A. bromoides*, et de 49 petits hérités d'*A. pratensis*.
- Fig. 101 Mitose de racine, métaphase, $2n = 21$, chez un hybride *A. sulcata* ($2n = 14$) $\times$ *A. albinervis* ($2n = 28$).
- Fig. 102 Mitose de racine, métaphase, chez un hybride *A. sulcata* ($2n = 14$) $\times$ *A. albinervis* ($2n = 28$). Cet hybride possède 28 chromosomes, au lieu de 21, et provient probablement de l'union d'un gamète femelle diploïde avec un gamète mâle normal.



A. sulcata

Fig. 103 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$.

A. compressa

Fig. 104 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$. Une paire de chromosomes est hétérobrachiale (flèches).

Hybride *sulcata* × *compressa*

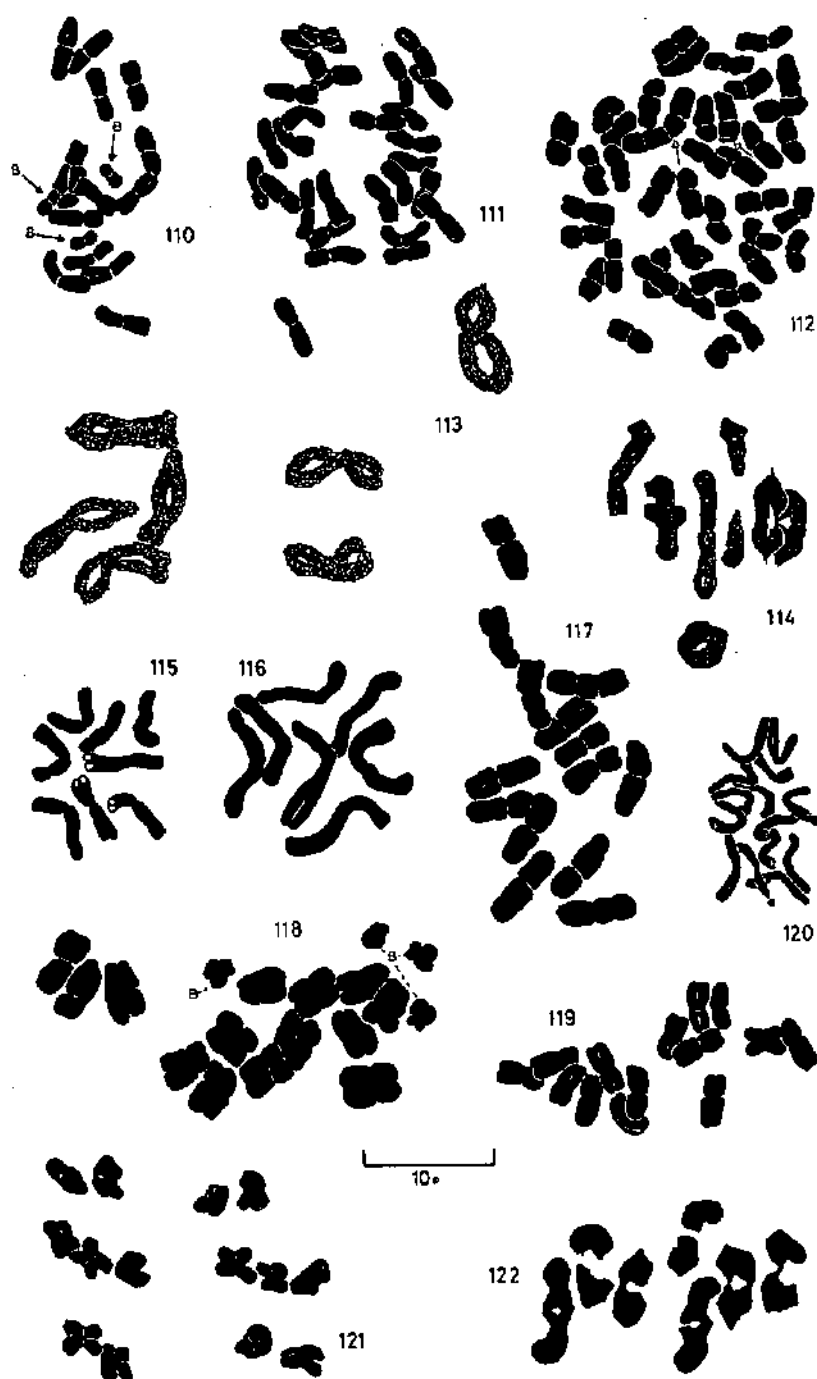
Fig. 105 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$. On retrouve un chromosome hétérobrachial provenant du parent mâle. *A. compressa*.

Fig. 106 Métaphase I (5 I, 3 II, 1 III). Les chromosomes des deux espèces parentales ont évolué différemment et ont subi des changements structuraux d'où la formation de multivalents et la présence d'univalents chez l'hybride.

Fig. 107 Métaphase I avec 12 univalents et un bivalent (ou division anaphasique asynchrone).

Fig. 108 Fin d'anaphase I. Dix chromosomes se sont répartis entre les pôles (5-5) et les 4 autres stationnent à l'équateur où ils se séparent en chromatides.

Fig. 109 Télaphase II. Trois chromatides, provenant de chromosomes scindés trop tôt, n'ont pas été incluses dans les noyaux.

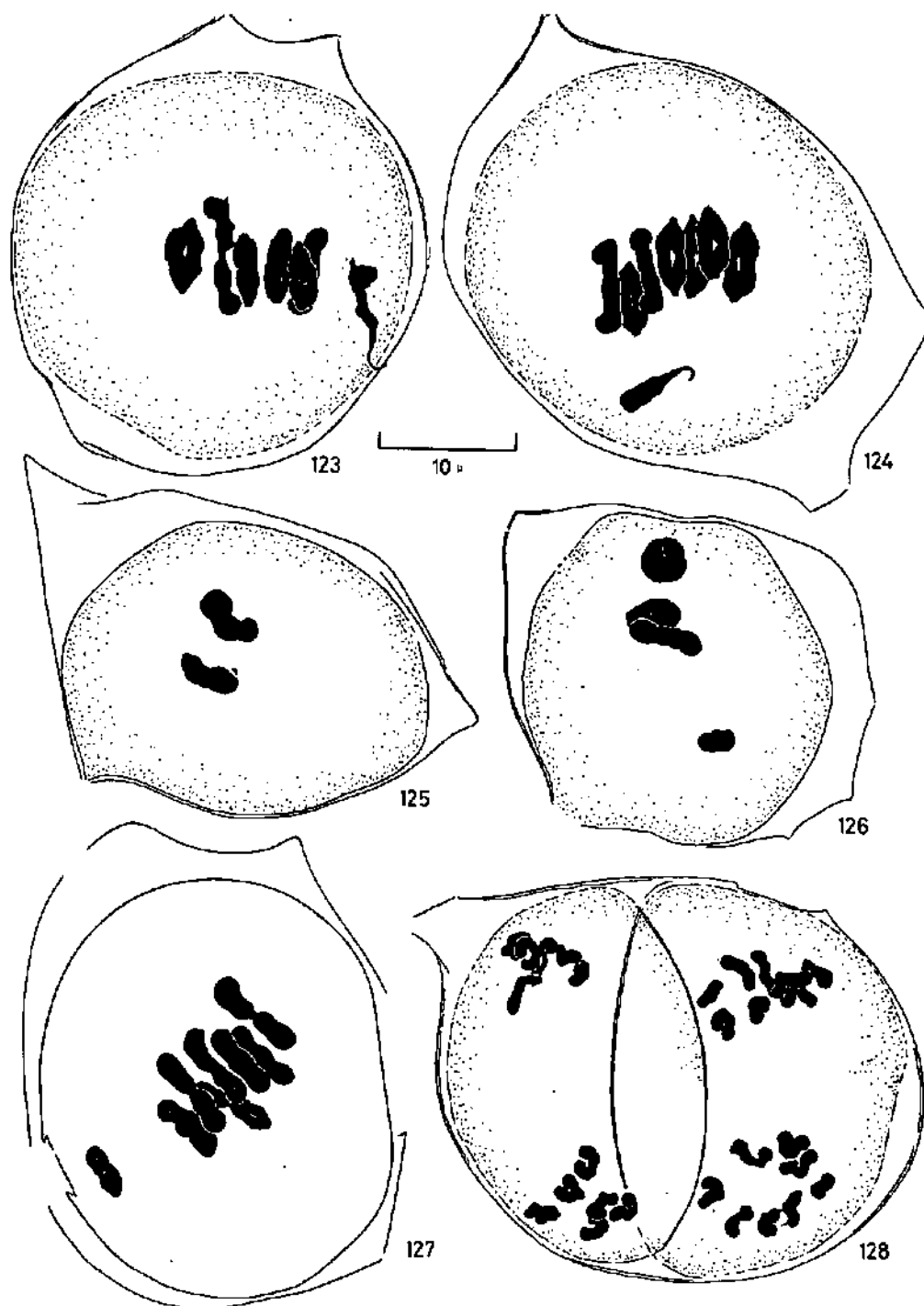


Espèces du groupe *sulcata*

- Fig. 110 *A. sulcata*. Mitose de racine, métaphase, $2n = 14 + 3 B$.
 Fig. 111 *A. albinervis*. Mitose de racine, métaphase, $2n = 28$.
 Fig. 112 *A. albinervis* ssp. *occidentalis*. Mitose de racine, métaphase, $2n = 42$.
 Fig. 113 *A. sulcata*. Diplotène, $n = 7$.
 Fig. 114 *A. sulcata*. Métaphase I, $n = 7$.
 Fig. 115 *A. compressa*. Mitose pollinique anormale, $n = 8$.
 Fig. 116 *A. compressa*. Mitose pollinique, $n = 7$.
 Fig. 117 *A. Schelliana*. Mitose de racine, métaphase, $n = 14$.
 Fig. 118 *A. Schelliana*. Mitose de racine, métaphase, $n = 14 + 4 B$.

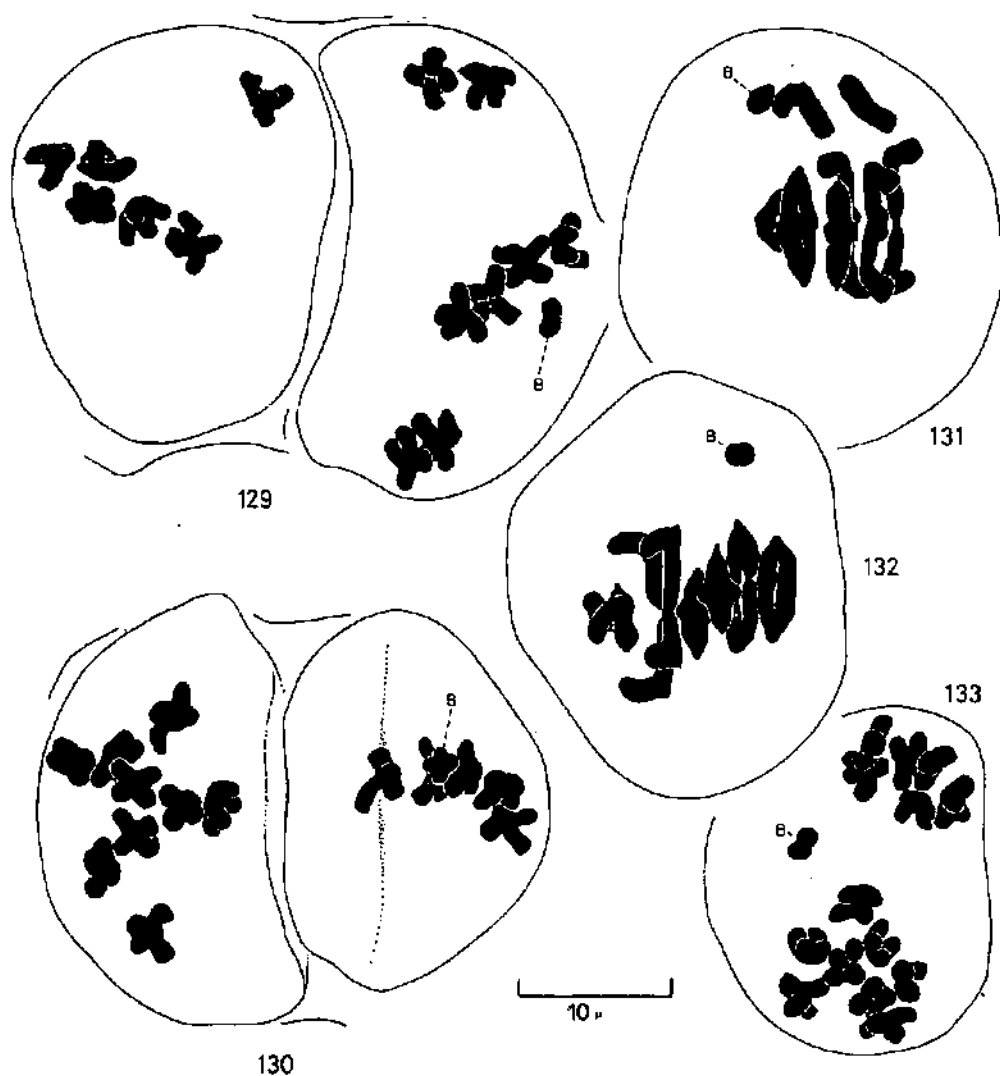
A. versicolor

- Fig. 119 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$.
 Fig. 120 Mitose de racine, métaphase, $2n = 14$. On distingue un chromosome à satellite. (Coupe colorée au violet cristal.)
 Fig. 121 Anaphase I, $n = 7$.
 Fig. 122 Métaphase I, $n = 7$.



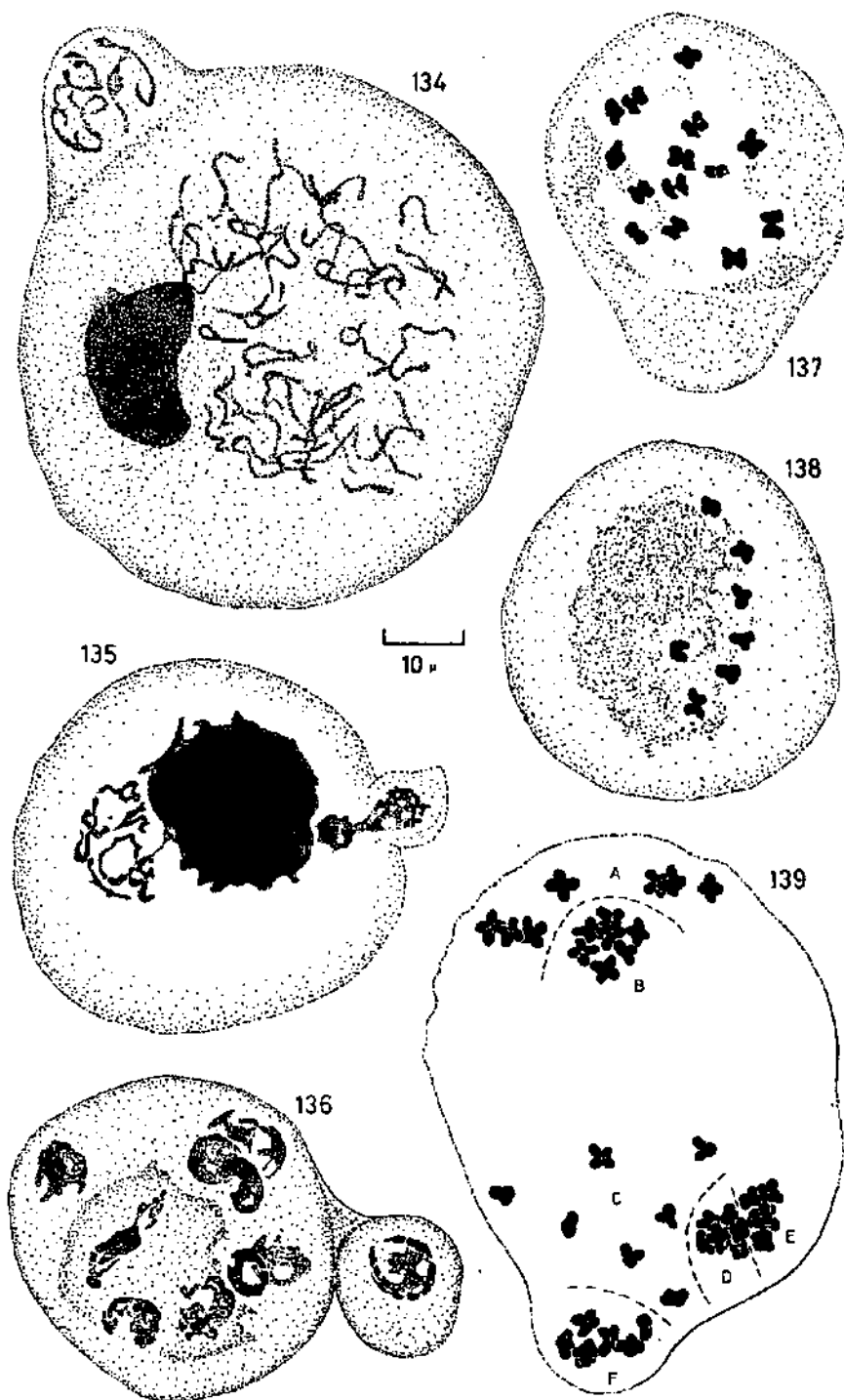
Anomalies chez *H. Parlatoresi*

- Fig. 123 Cellule-mère à 6 bivalents + 1 chromosome déformé, attaché à la paroi.
 Fig. 124 Cellule-mère à 7 bivalents + 1 chromosome déformé non orienté. Cette cellule se trouvait dans la même étamine que celle représentée par la Figure 123.
 Fig. 125 Cellule-mère non brisée, à 2 bivalents (voir aussi la Photographie 38).
 Fig. 126 Cellule-mère à 3 bivalents et 1 univalent.
 Fig. 127 Cellule-mère à 7 bivalents et 1 univalent (voir aussi la Photographie 38).
 Fig. 128 Fin d'anaphase II. On observe à droite 2 groupes de 8 chromatides et à gauche 2 groupes de 6.



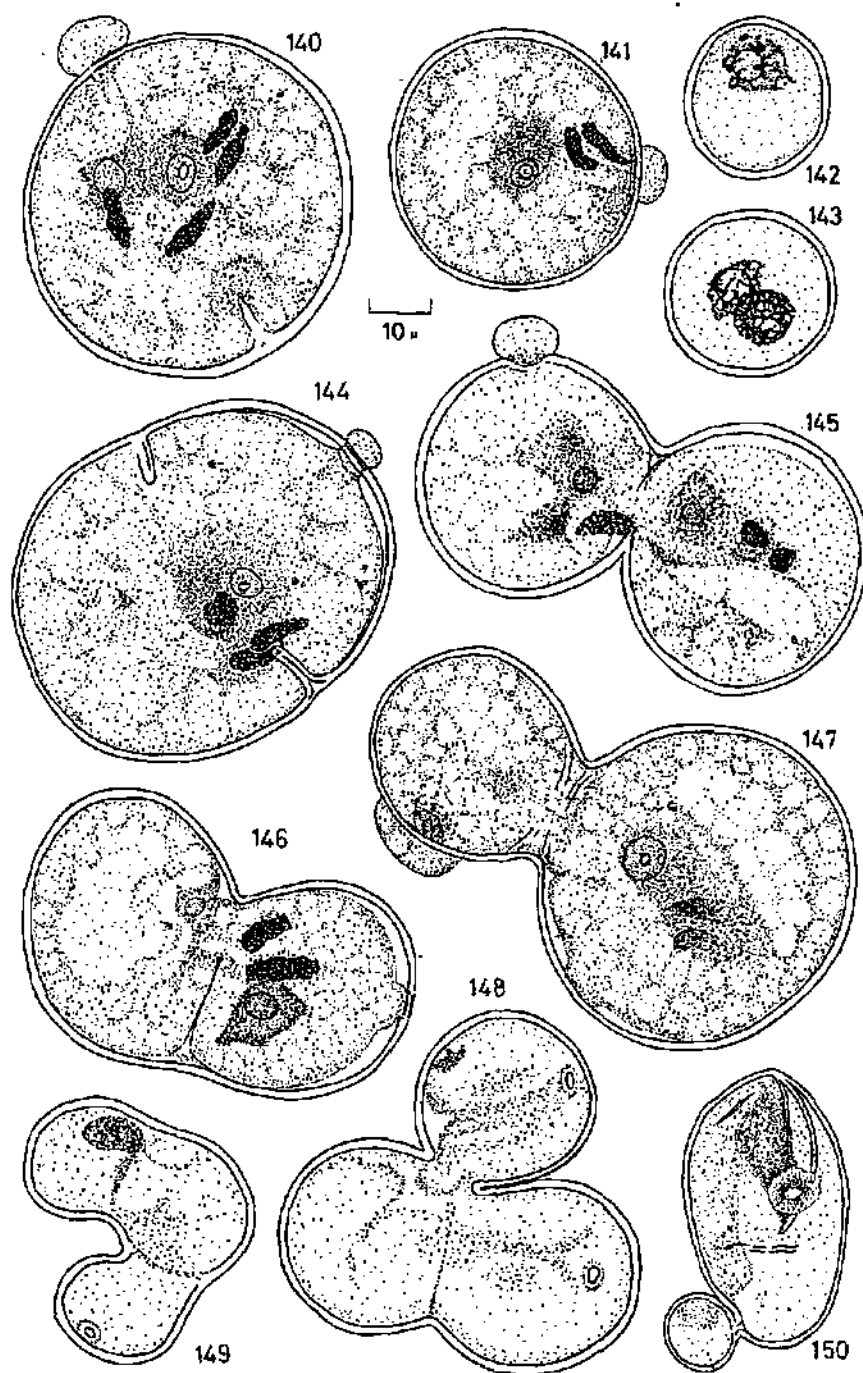
Anomalies chez *A. versicolor* (68-1307)

- Fig. 129 Diade montrant d'un côté 6 chromosomes, de l'autre 8 chromosomes + 1 B (voir aussi la Photographie 41).
 Fig. 130 Diade montrant d'un côté 5 chromosomes + 1 B, de l'autre 9 chromosomes (voir aussi la Photographie 42).
 Fig. 131 Métaphase I. Les 2 chromosomes d'un bivalent prématurément scindé (desynapsis?) sont passés au même pôle, peut-être sous l'influence du chromosome B.
 Fig. 132 Métaphase I. Les chromosomes de la paire de gauche sont à l'équateur cellulaire, mais sans être appariés.
 Fig. 133 Anaphase I avec répartition inégale (6-8) des chromosomes.



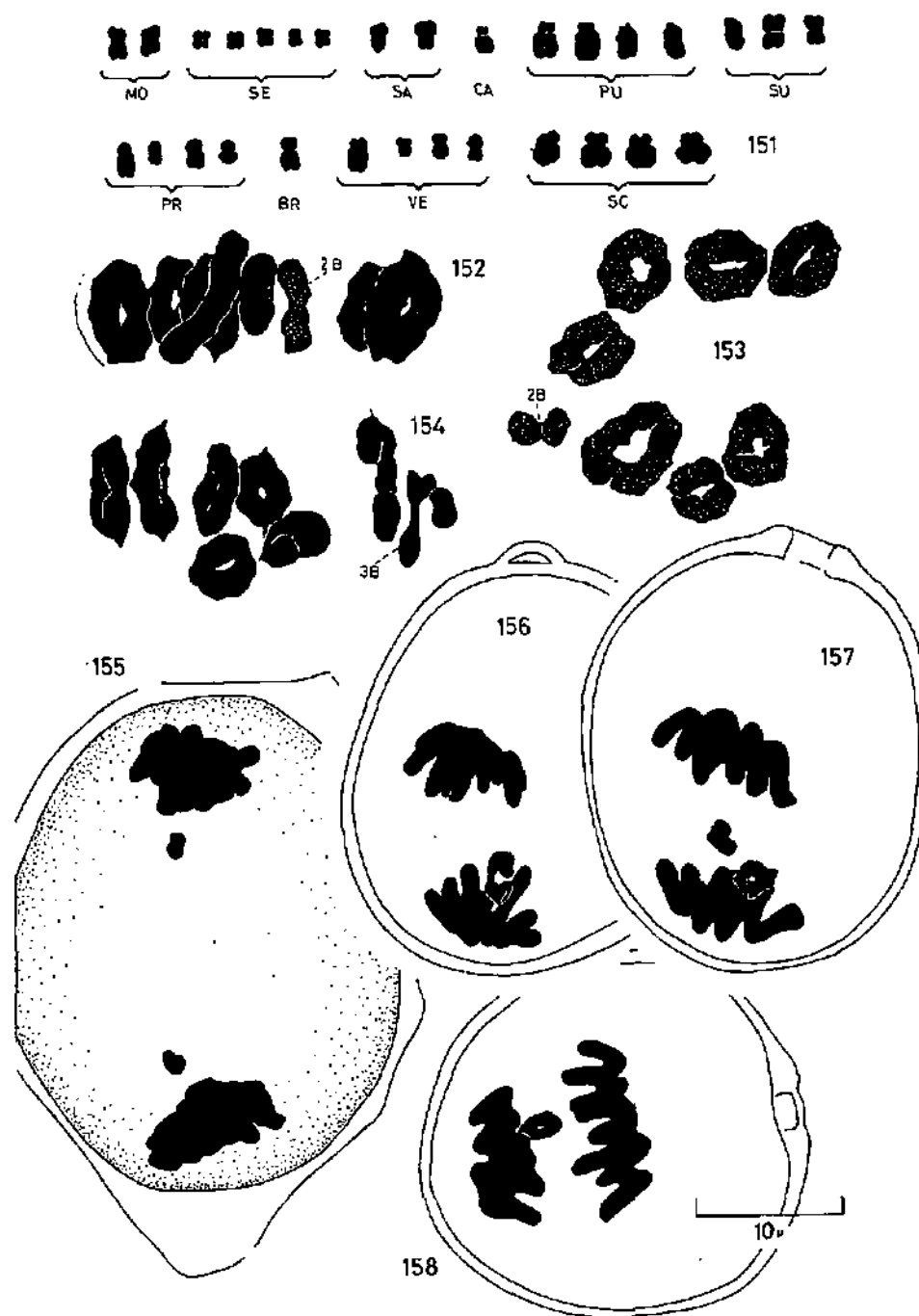
Cellules géantes

- Fig. 134 *H. Parlatoresi*. Cellule géante montrant une masse de chromatine et environ 49 chromosomes d'aspect prophasique. Dans le renflement (cellule soudée) on compte 6 chromosomes (voir la Photographie 47).
- Fig. 135 *H. Parlatoresi*. Cellule géante de même type que celle de la Figure précédente.
- Fig. 136 *H. setaceum*. Cellule géante et cellule de taille normale soudées; on distingue 10 à 11 noyaux pycnotiques.
- Fig. 137 *H. Parlatoresi*. Cellule géante dont les 14 chromosomes ont l'aspect de chromosomes en métaphase II.
- Fig. 138 *H. Parlatoresi*. Cellule géante à 7 chromosomes et à chromatine diffuse.
- Fig. 139 *H. setaceum*. Cellule géante montrant 6 groupes de 7 chromosomes et pouvant s'interpréter comme le résultat d'une fusion de cellules voisines.



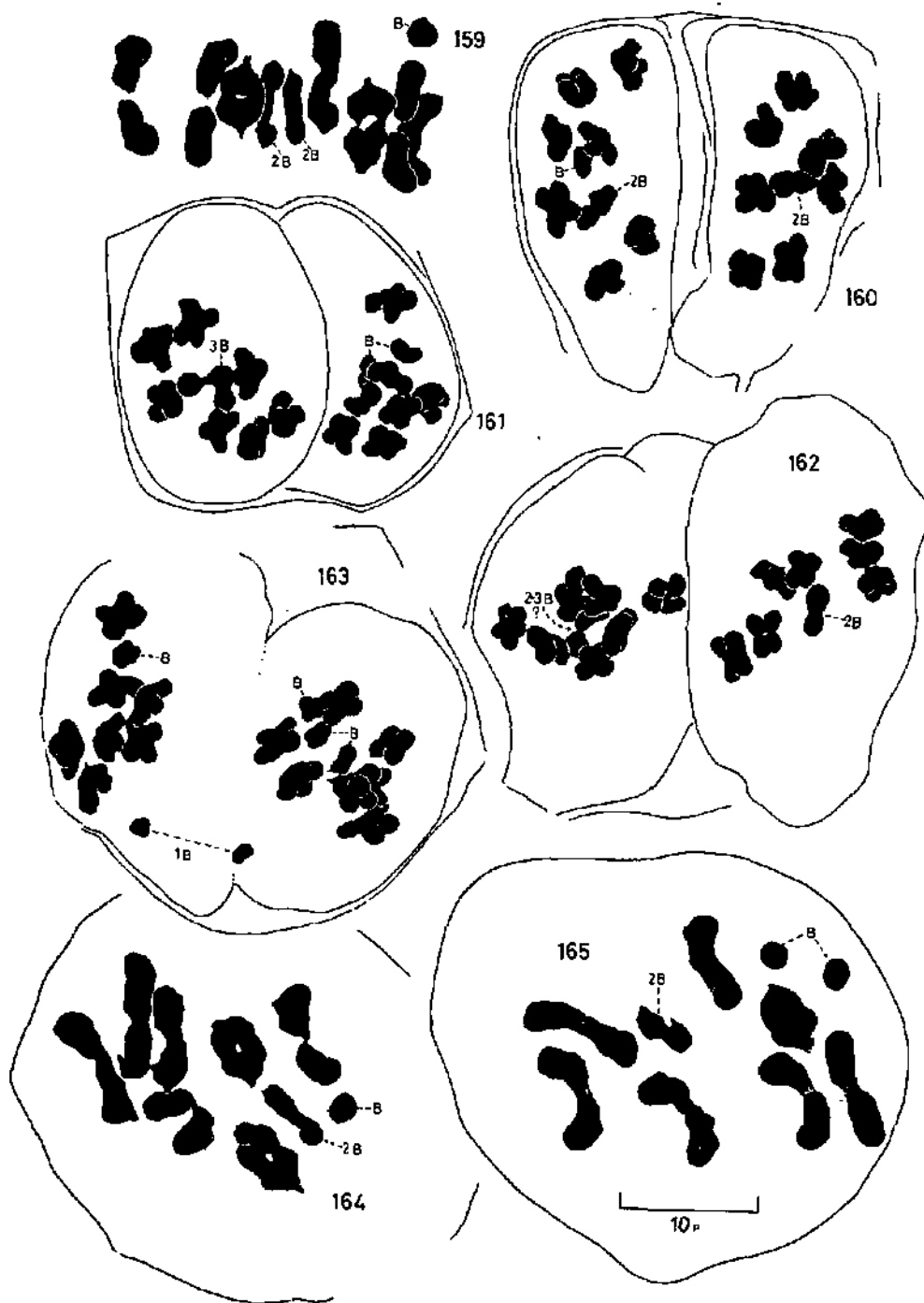
Anomalies du pollen

- Fig. 140 *H. Parlatoresi*. Grain de pollen géant ayant 4 noyaux reproducteurs et 2 noyaux végétatifs. On distingue aussi des traces de cloisonnement.
- Fig. 141 *H. Parlatoresi*. Jeune grain de pollen normal à 2 noyaux reproducteurs et 1 noyau végétatif.
- Fig. 142 *H. Parlatoresi*. Grain de pollen anormalement petit.
- Fig. 143 *H. Parlatoresi*. Grain de pollen anormalement petit.
- Fig. 144 *H. Parlatoresi*. Grain de pollen géant avec traces de cloisonnement.
- Fig. 145 *H. Parlatoresi*. Grains de pollen normaux mais soudés.
- Fig. 146 *H. Parlatoresi*. Grains de pollen déformés et soudés.
- Fig. 147 *H. Parlatoresi*. Soudure entre un petit et un gros grain de pollen. On ne distingue qu'un noyau végétatif et 2 noyaux reproducteurs.
- Fig. 148 *A. Parlatoresi*. Petits grains de pollen groupés par 3.
- Fig. 149 *A. pubescens*. Micro-grains soudés.
- Fig. 150 *H. Parlatoresi*. Micro-grain soudé à un grain de pollen déformé.



Chromosomes B

- Fig. 151 Chromosomes B en métaphase, observés sur des mitoses de racine de 10 espèces: *H. montanum*, *sempervirens*, *sarracenorum*, *cantabricum*, *A. pubescens*, *sulcata*, *pratensis*, *bromoides*, *versicolor*, *Schelliana*.
- Fig. 152 *A. pubescens*. Métaphase I montrant 7 bivalents et 2 chromosomes B appariés. Ces derniers étaient moins fortement colorés que les 7 bivalents.
- Fig. 153 *A. pubescens*. Diacinèse avec 2 chromosomes B appariés.
- Fig. 154 *A. versicolor*. Métaphase I où les 3 chromosomes B (à droite) semblent liés.
- Fig. 155 *H. decorum*. Télaphase I avec les 2 chromatides d'un chromosome B précocement scindé.
- Fig. 156 *A. versicolor*. Mitose pollinique. Migration des 2 chromatides B vers le noyau reproducteur (voir la Photographie 51).
- Fig. 157 *A. versicolor*. Mitose pollinique. Migration de 2 chromatides B (liées) vers le noyau reproducteur tandis qu'un petit chromosome B (ou une simple chromatide) semble prendre la même direction.
- Fig. 158 *A. versicolor*. Mitose pollinique. Migration des chromatides B vers le noyau reproducteur.



Chromosomes B (chez *A. versicolor*)

- Fig. 159 Métaphase I montrant 7 bivalents et 5 chromosomes B, dont 2 liés deux à deux.
 Fig. 160 Métaphase II, même plante. Quatre des chromosomes B sont réunis en 2 paires.
 Fig. 161 Métaphase II. Dans la cellule de gauche on aperçoit des chromosomes B liés par 3 (voir aussi la Photographie 52).
 Fig. 162 Métaphase II. Dans la cellule de droite, on distingue nettement 2 chromosomes B liés; à gauche, la situation est plus confuse (voir aussi la Photographie 53).
 Fig. 163 Métaphase II. Les 5 chromosomes B ne sont pas liés et l'un d'eux est déjà divisé en chromatides.
 Fig. 164 Métaphase I avec 7 bivalents et 3 chromosomes B dont 2 sont liés (voir aussi la Photographie 54).
 Fig. 165 Métaphase I avec 7 bivalents et 4 chromosomes B dont 2 sont liés (voir aussi la Photographie 55). Cette cellule se trouvait dans la même étamine que celle de la Figure 164.

Planches I à XI

dessinées par l'auteur
d'après du matériel vivant

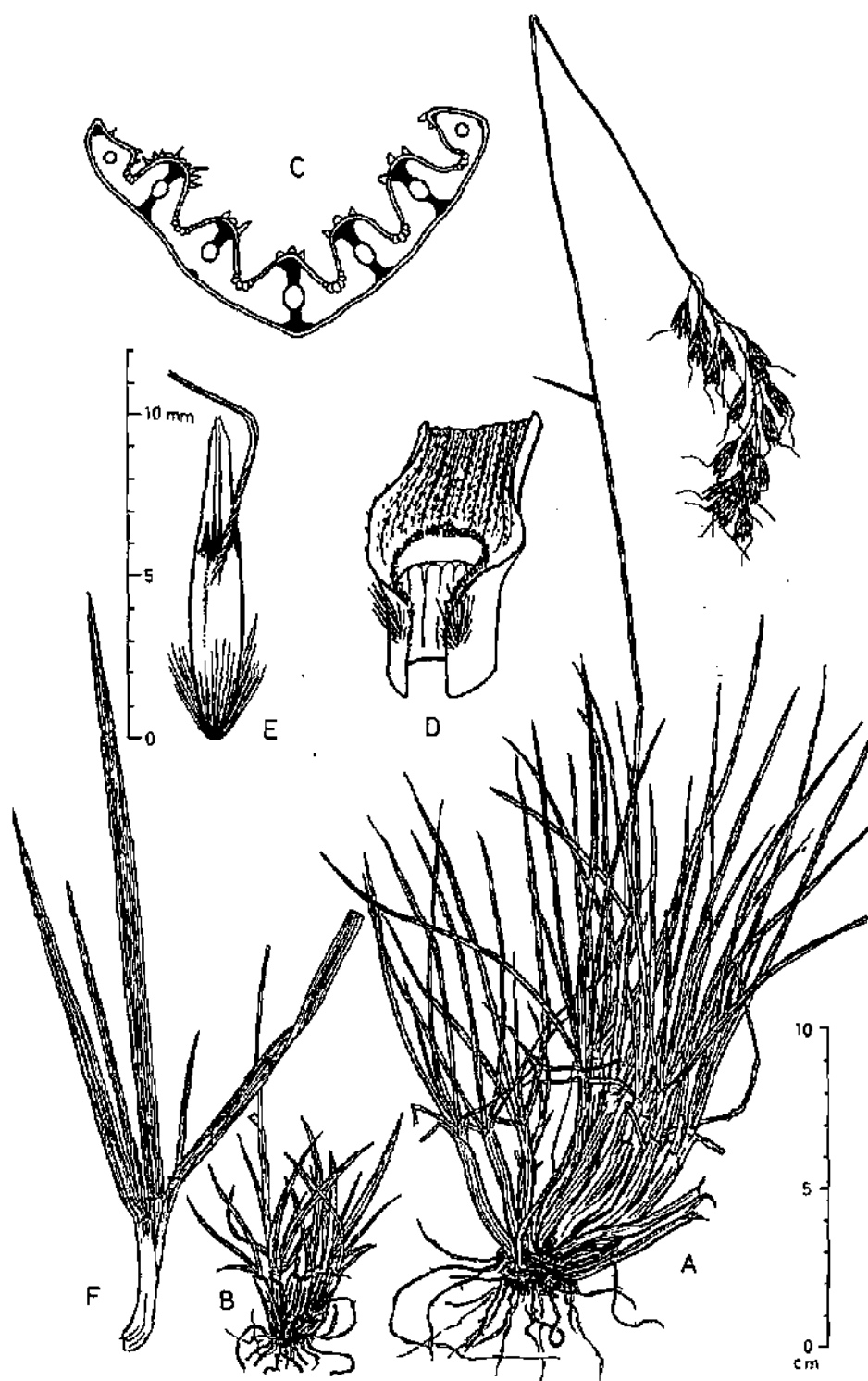


Planche I *H. montanum* (Vill.) Henr.

- A Plante entière, individu diploïde.
- B Feuilles basales d'un individu diploïde peu développé.
- C Coupe transversale d'une feuille d'innovation chez le diploïde.
- D Ligule d'une feuille culinaire chez le diploïde.
- E Fleur inférieure d'un épillet chez le diploïde.
- F Innovation d'un individu tétraploïde bien développé (subsp. *planifolium*).

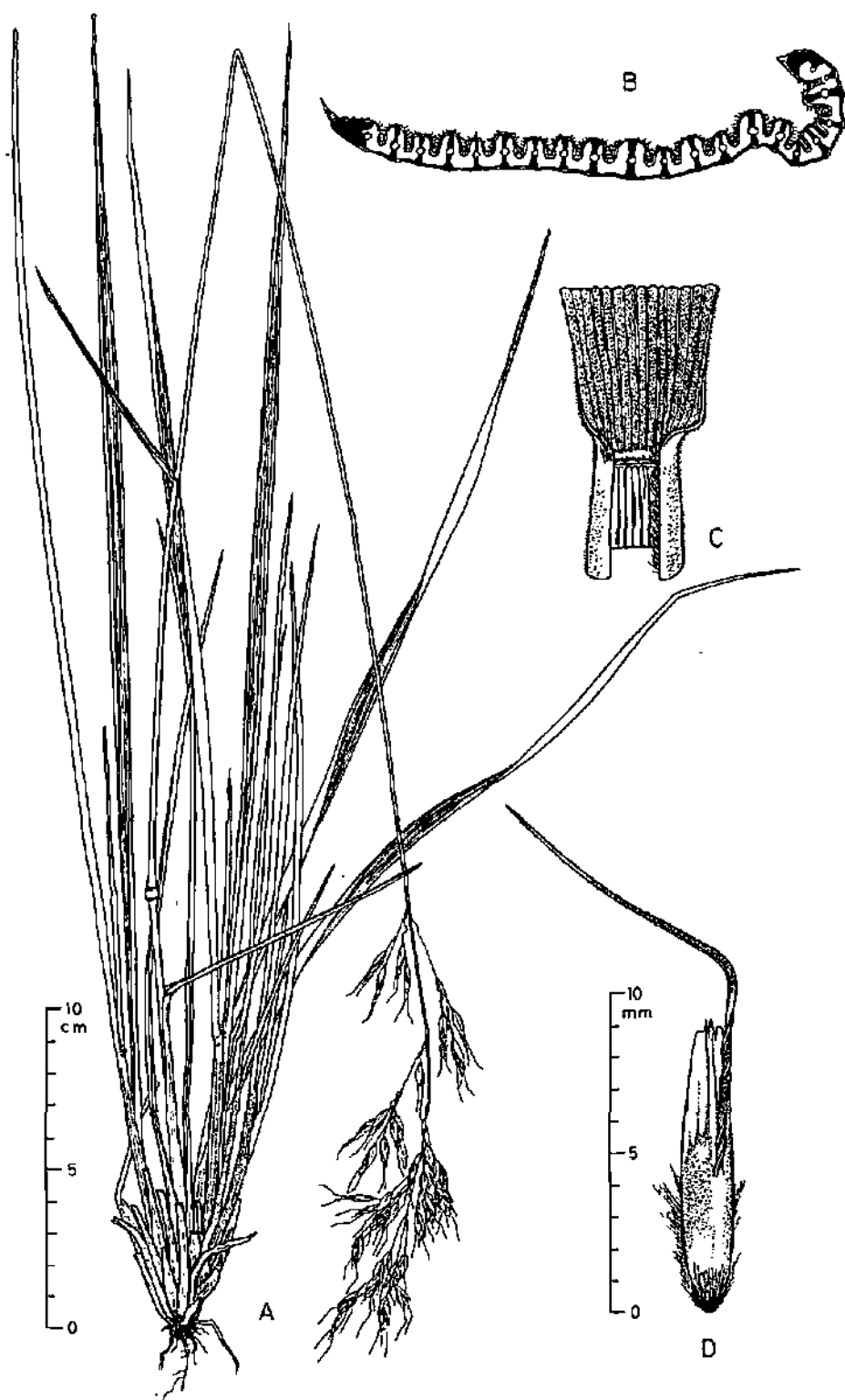


Planche II *H. decorum* (Janka) Henr.

- A Plante entière.
- B Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- C Ligule d'une feuille culmaire.
- D Fleur inférieure d'un épillet.

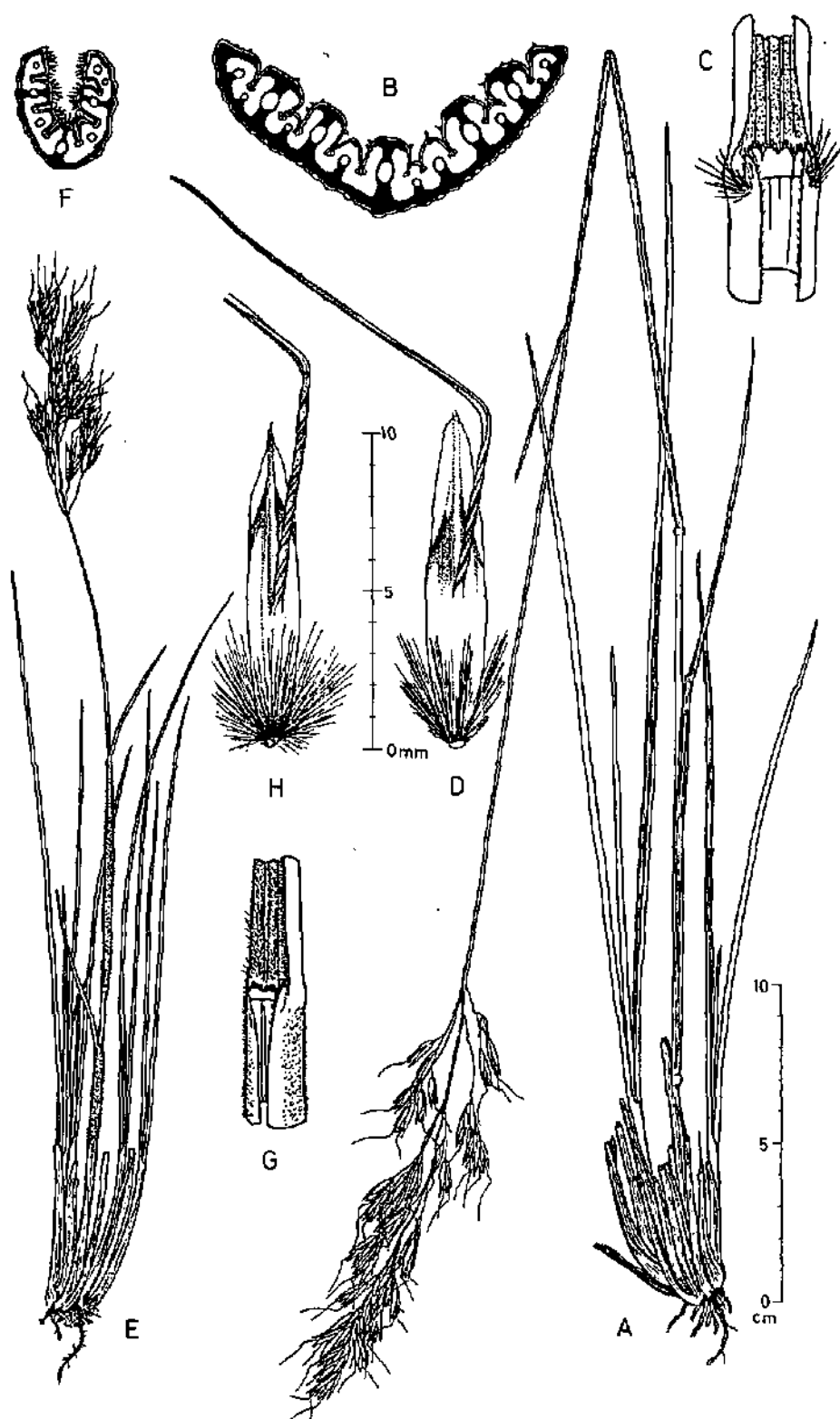


Planche III *H. sempervirens* (Vill.) Pilger

- A Plante entière.
- B Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- C Ligule d'une feuille culmaire.
- D Fleur inférieure d'un épillet.

H. setaceum (Vill.) Henr.

- E Plante entière.
- F Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- G Ligule d'une feuille culmaire.
- H Fleur inférieure d'un épillet.

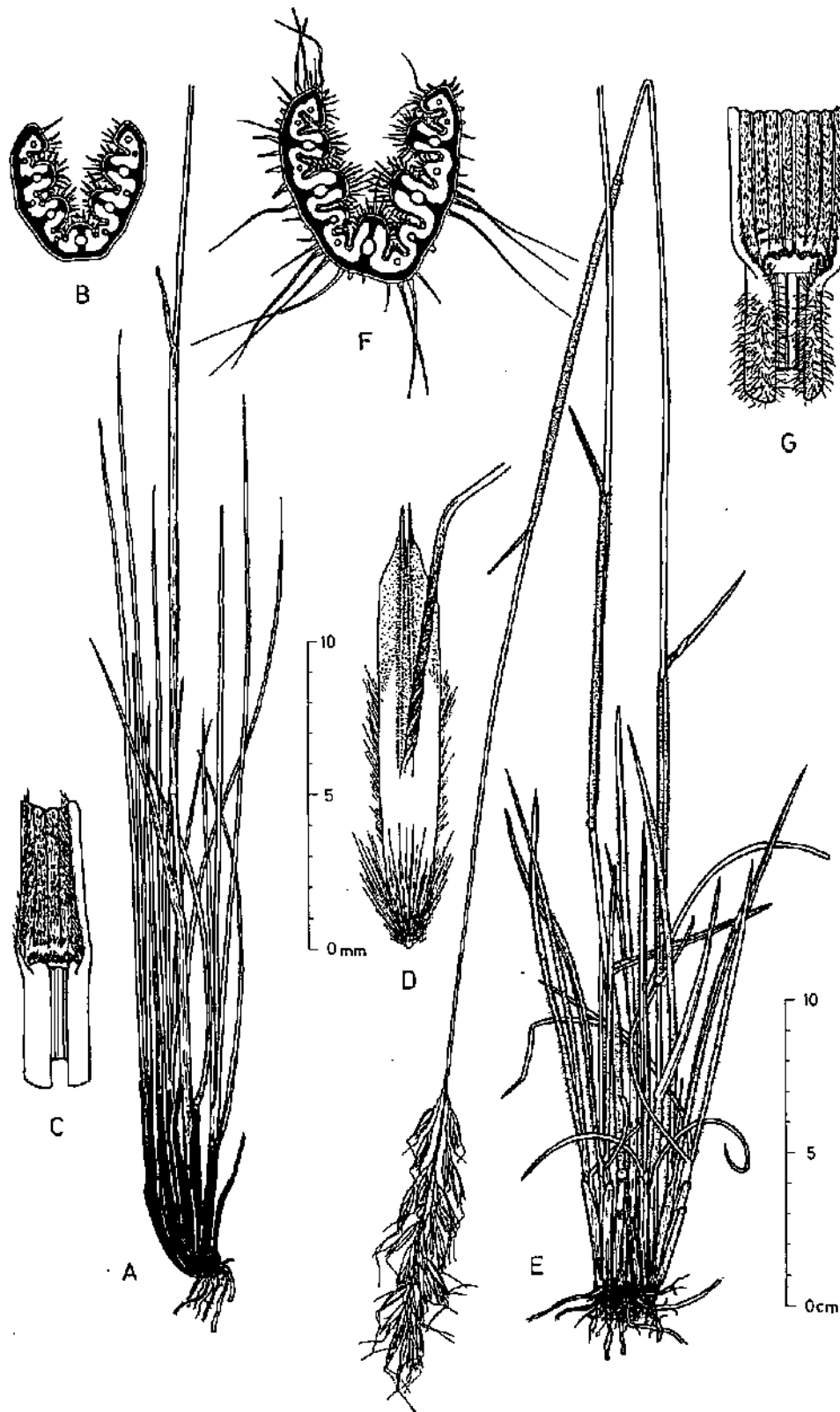


Planche IV *H. filifolium* (Lag.) Henr.

- A Feuilles basilaires et partie du chaume.
- B Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- C Ligule d'une feuille culmaire.
- D Fleur inférieure d'un épillet.

H. sarracenorum (Gdgr) Holub

- E Plante entière.
- F Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- G Ligule d'une feuille culmaire.

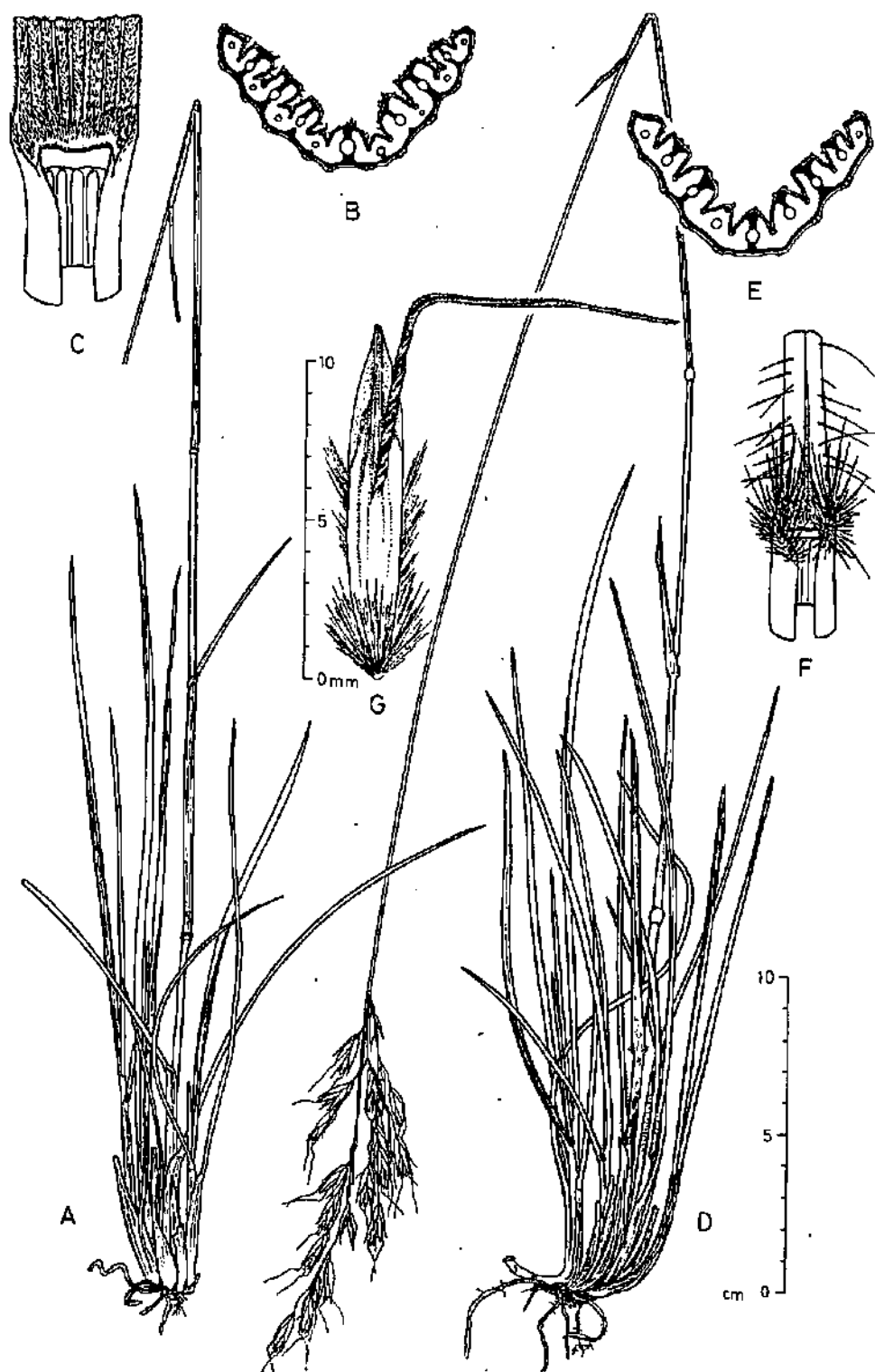


Planche V *H. convolutum* (Presl) Henr.

- A Feuilles basales et partie du chaume.
- B Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- C Ligule d'une feuille culmaire.

H. cantabricum (Lag.) Gervais

- D Plante entière.
- E Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- F Ligule d'une feuille culmaire.
- G Fleur inférieure d'un épillet.

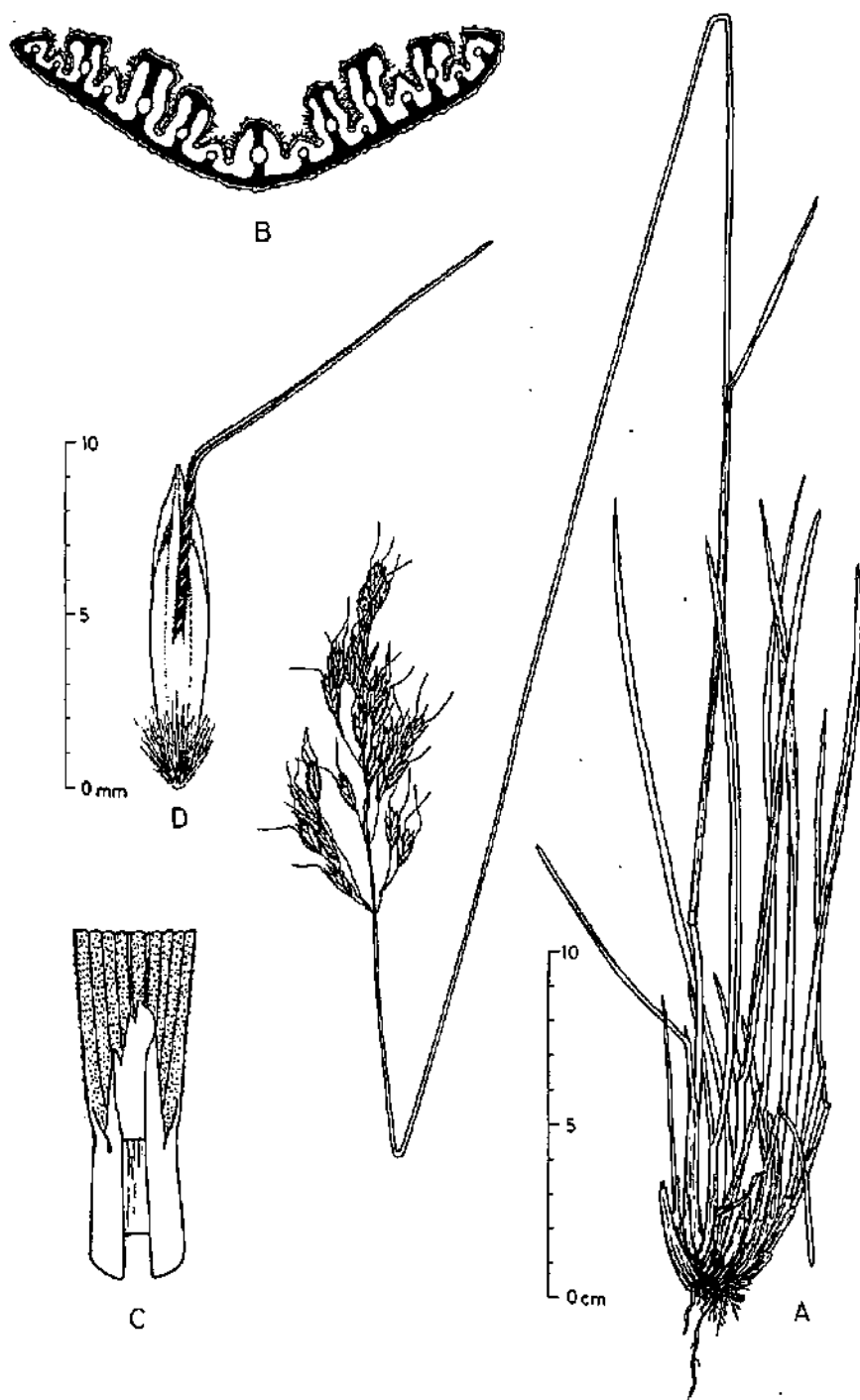


Planche VI *H. Parlatores* (Woods) Pilger

- A Plante entière.
- B Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- C Ligule d'une feuille culmaire.
- D Fleur inférieure d'un épillet.

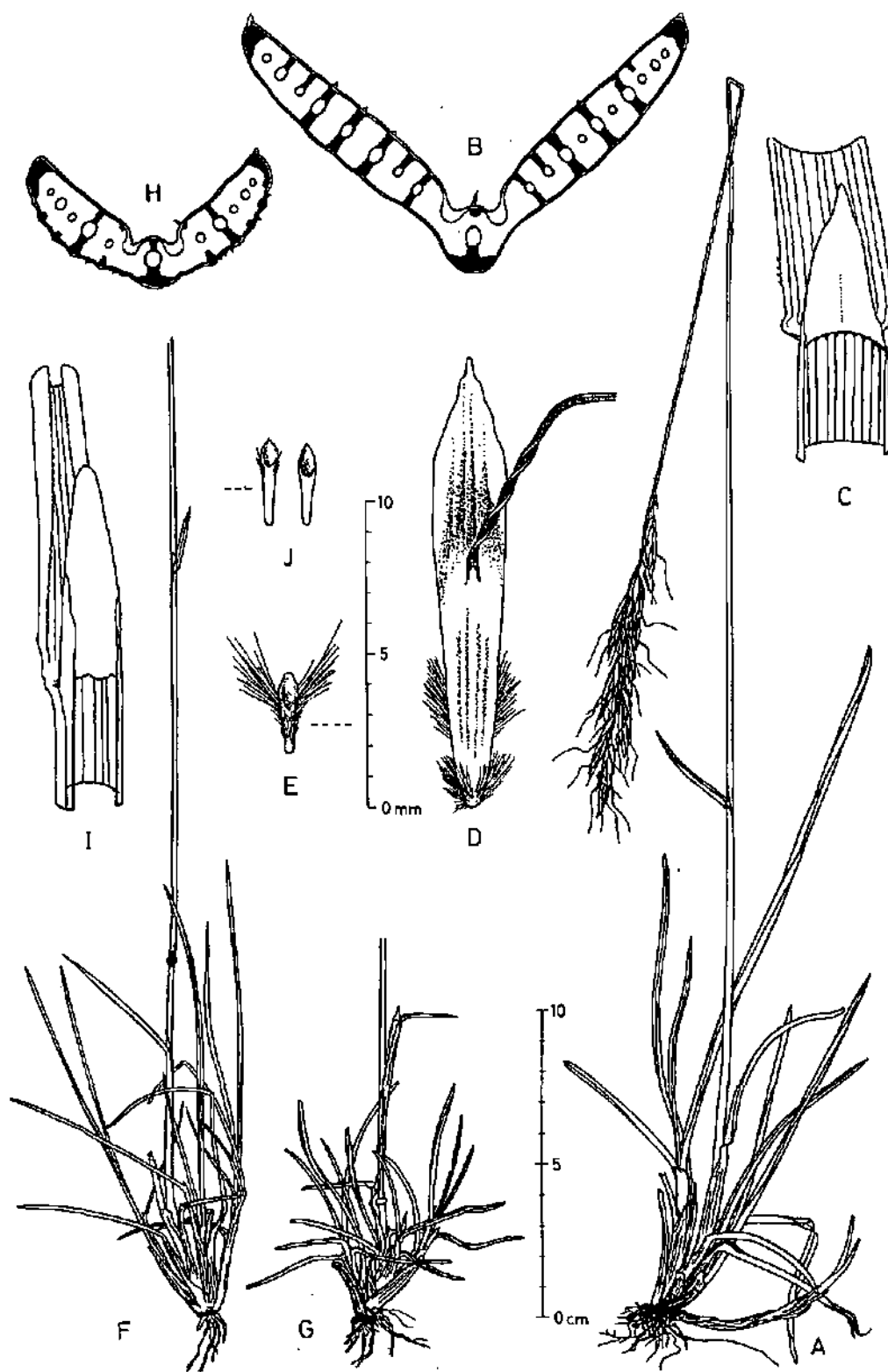


Planche VII *A. pratensis* (L.) Holub

- A Plante entière.
 B Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
 C Ligule d'une feuille culmaire.
 D Fleur inférieure d'un épillet.
 E Axe attenant à la fleur inférieure.

A. vasconica (Sennen) Gervais

- F Feuilles basilaires et partie du chaume.
 G Feuilles basilaires d'un individu ayant un habitat plus alpin.
 H Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
 I Ligule d'une feuille culmaire.
 J Axe attenant à la fleur inférieure.

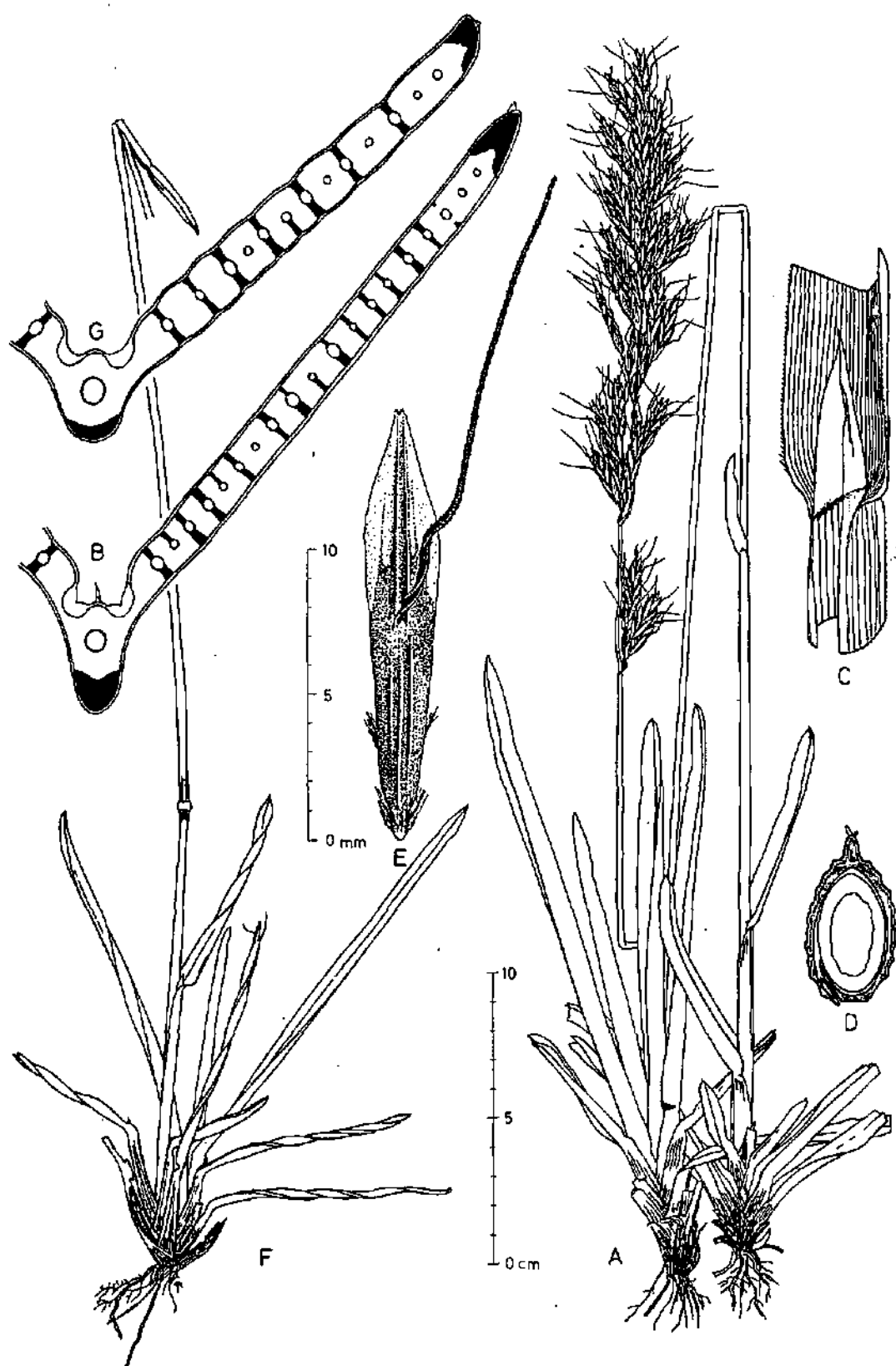


Planche VIII *A. planiculmis* (Schr.) Holub

- A Plante entière.
 B Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
 C Ligule d'une feuille culmaire.
 D Coupe transversale de la tige et de la gaine.
 E Fleur inférieure d'un épillet.

A. x praeusta (Reichenbach) Gervais

- F Feuilles basilaires.
 G Coupe transversale d'une feuille d'innovation.

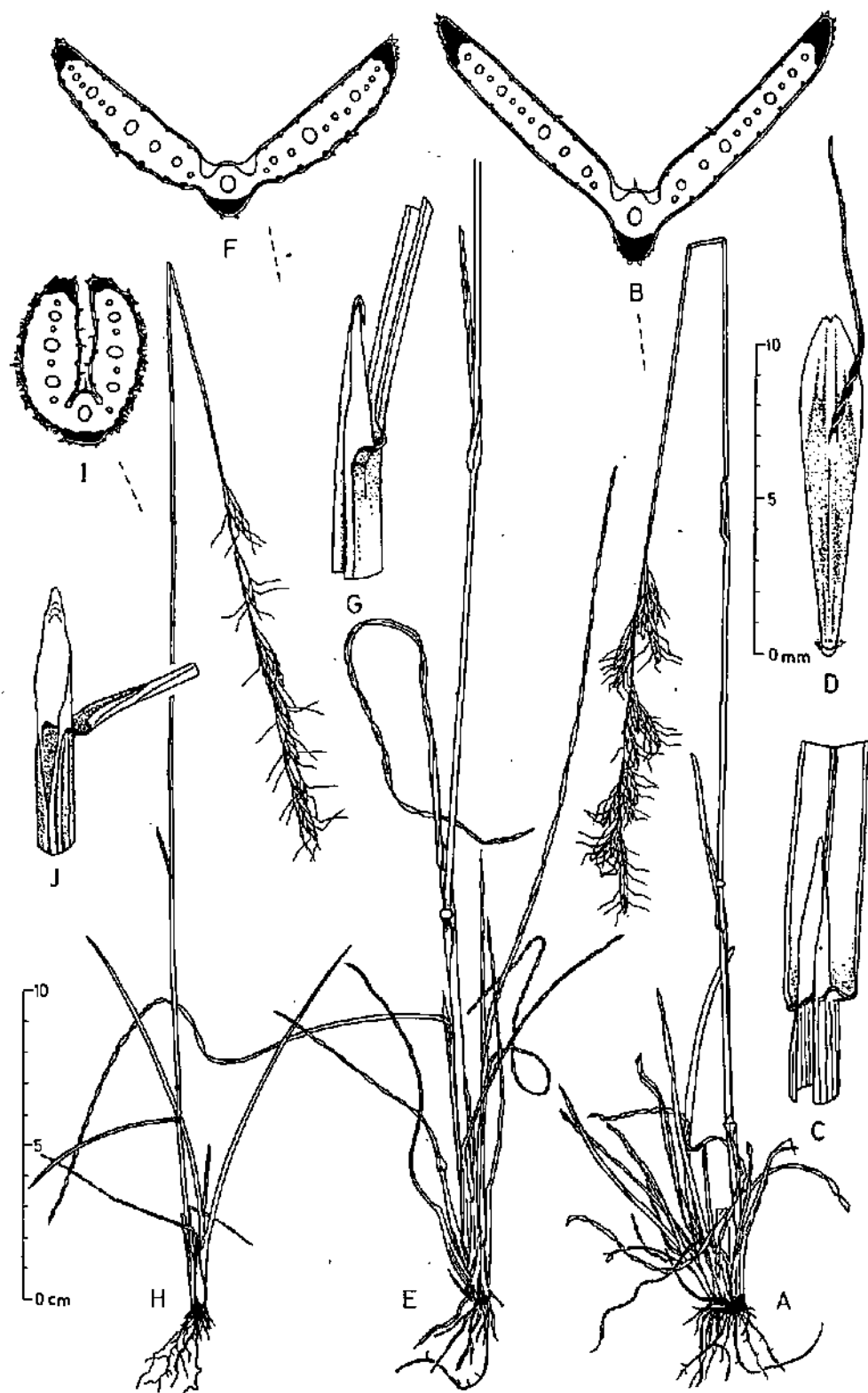


Planche IX *A. bromoides* (Gouan) Holub

- A Plante entière, type diploïde.
- B Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- C Ligule d'une feuille culmaire.
- D Fleur inférieure d'un épillet.
- E Feuilles basales et partie du chaume (plante tétraploïde).

- F Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- G Ligule d'une feuille culmaire.
- H Plante entière, type hexaploïde.
- I Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- J Ligule d'une feuille culmaire.

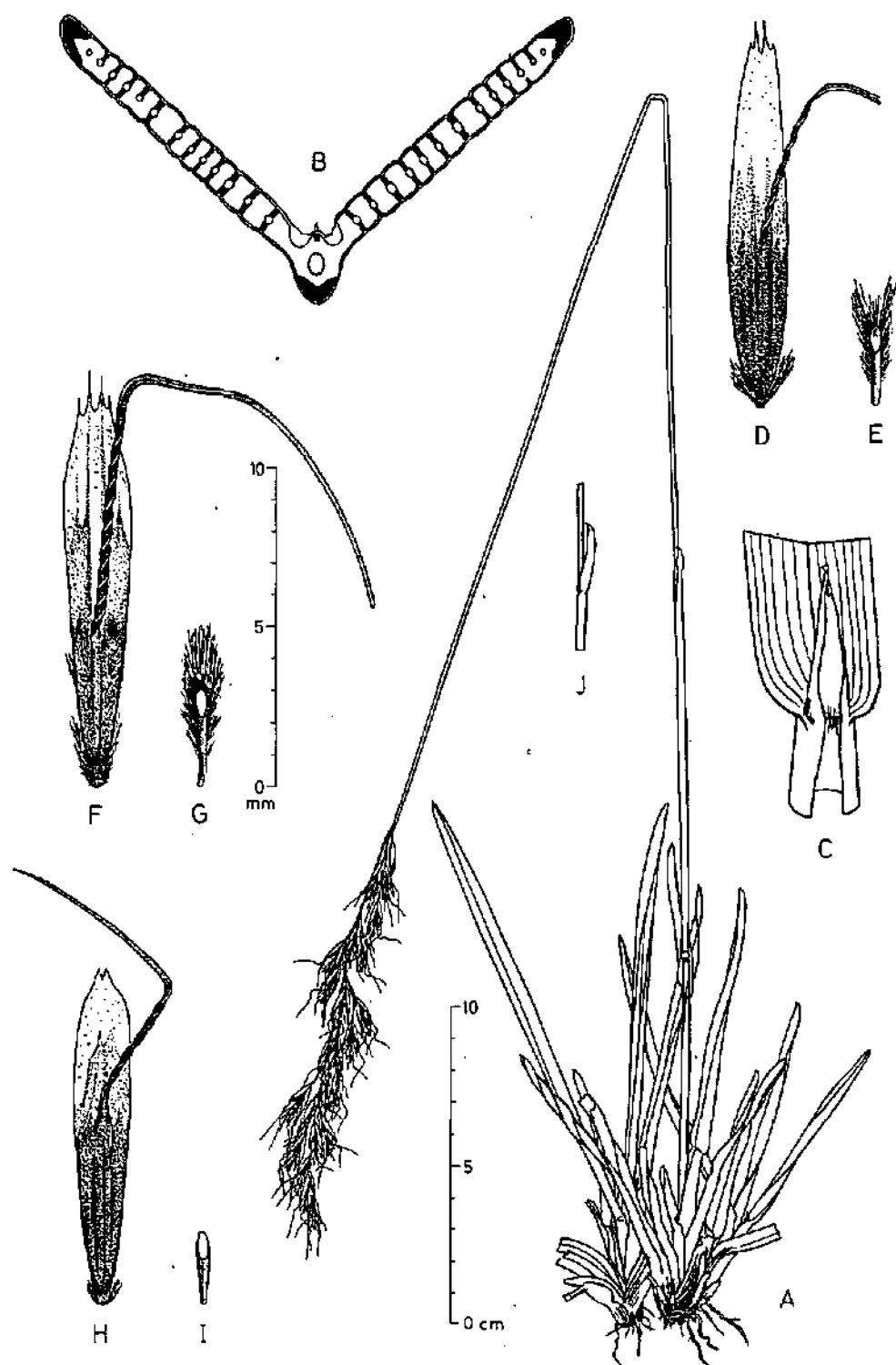


Planche X *A. sulcata* (Gay) Holub

- A Plante entière.
- B Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- C Ligule d'une feuille culmaire.
- D Fleur inférieure d'un épillet.
- E Axe attenant à la fleur inférieure.

A. albinervis (Boiss.) Holub

- F Fleur inférieure d'un épillet.
- G Axe attenant à la fleur inférieure.

A. compressa (Heuffel) Holub

- H Fleur inférieure d'un épillet.
- I Axe attenant à la fleur inférieure.
- J Feuille culmaire supérieure.

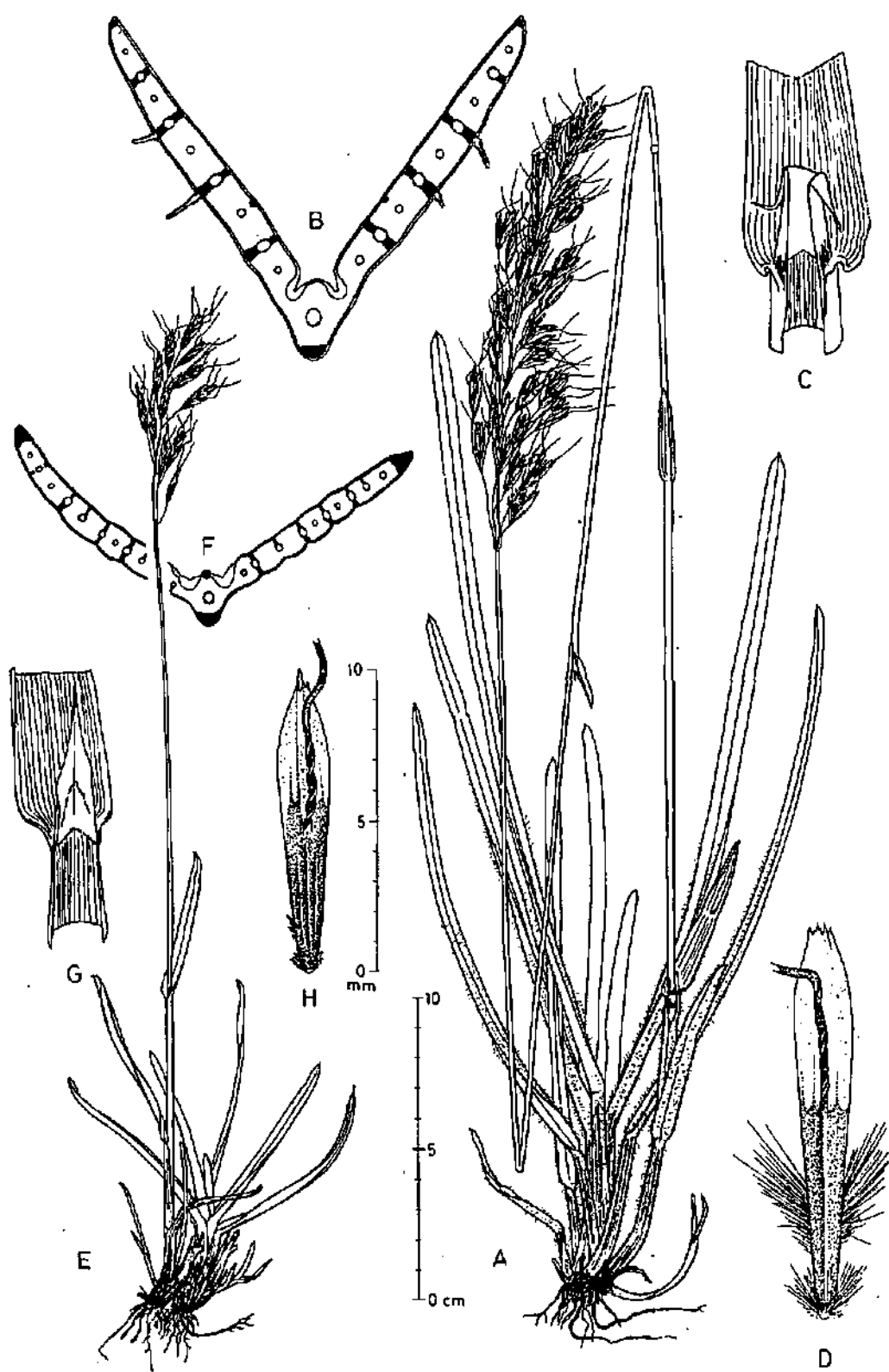


Planche XI *A. pubescens* (Huds.) Holub

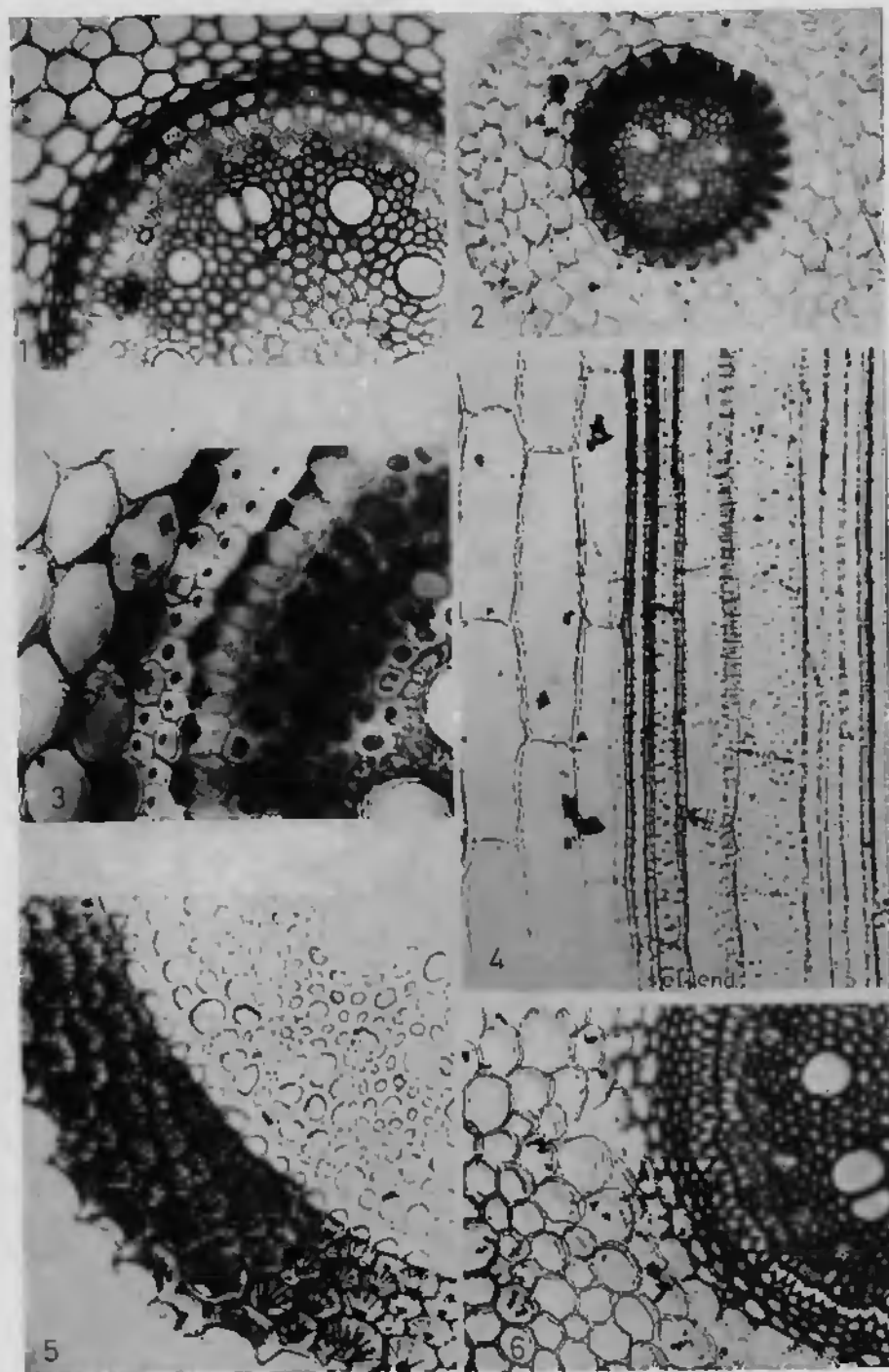
- A Plante entière.
- B Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- C Ligule d'une feuille culmaire.
- D Fleur inférieure d'un épillet.

A. versicolor (Vill.) Holub

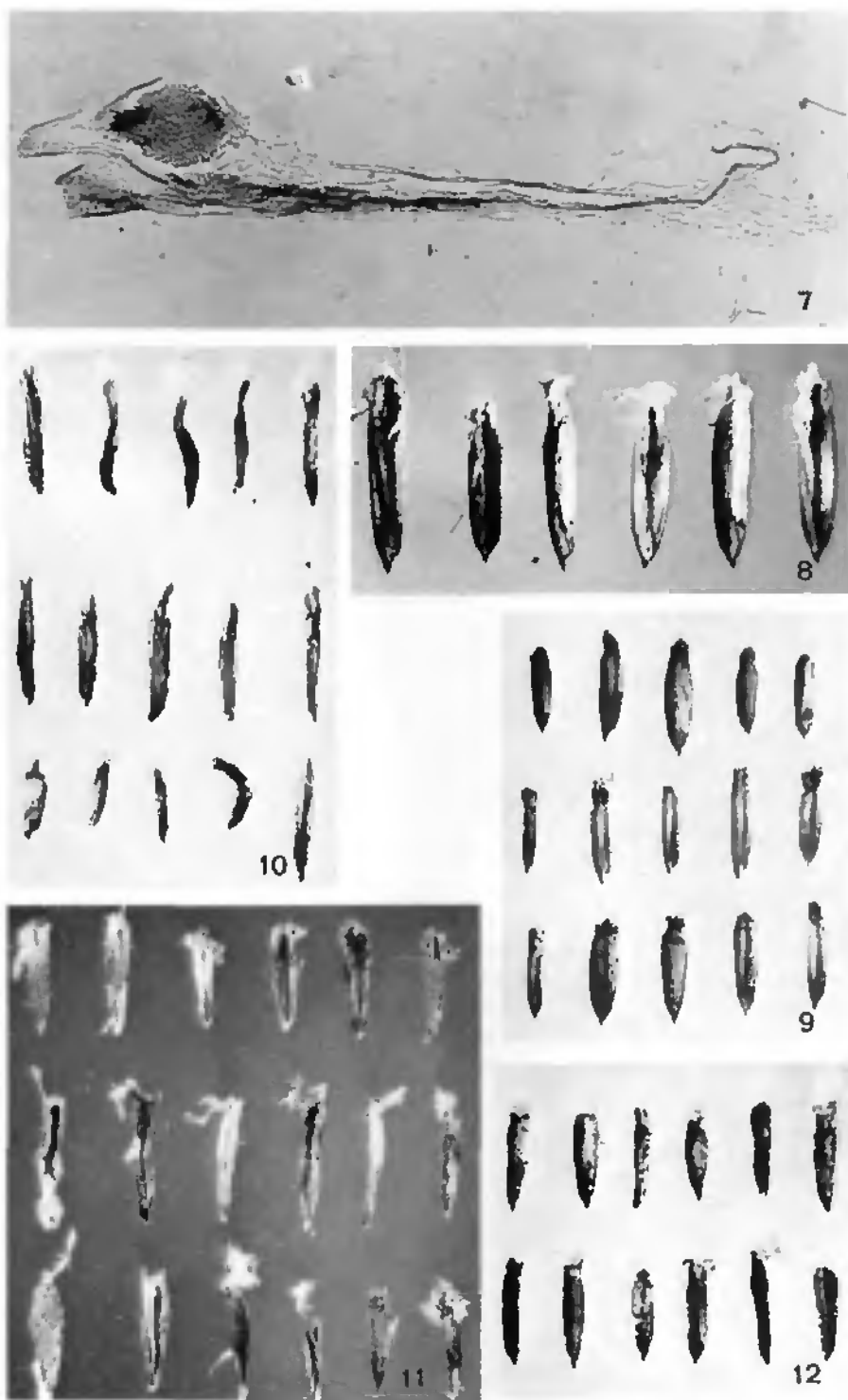
- E Plante entière.
- F Coupe transversale d'une feuille d'innovation.
- G Ligule d'une feuille culmaire.
- H Fleur inférieure d'un épillet.

Photographies

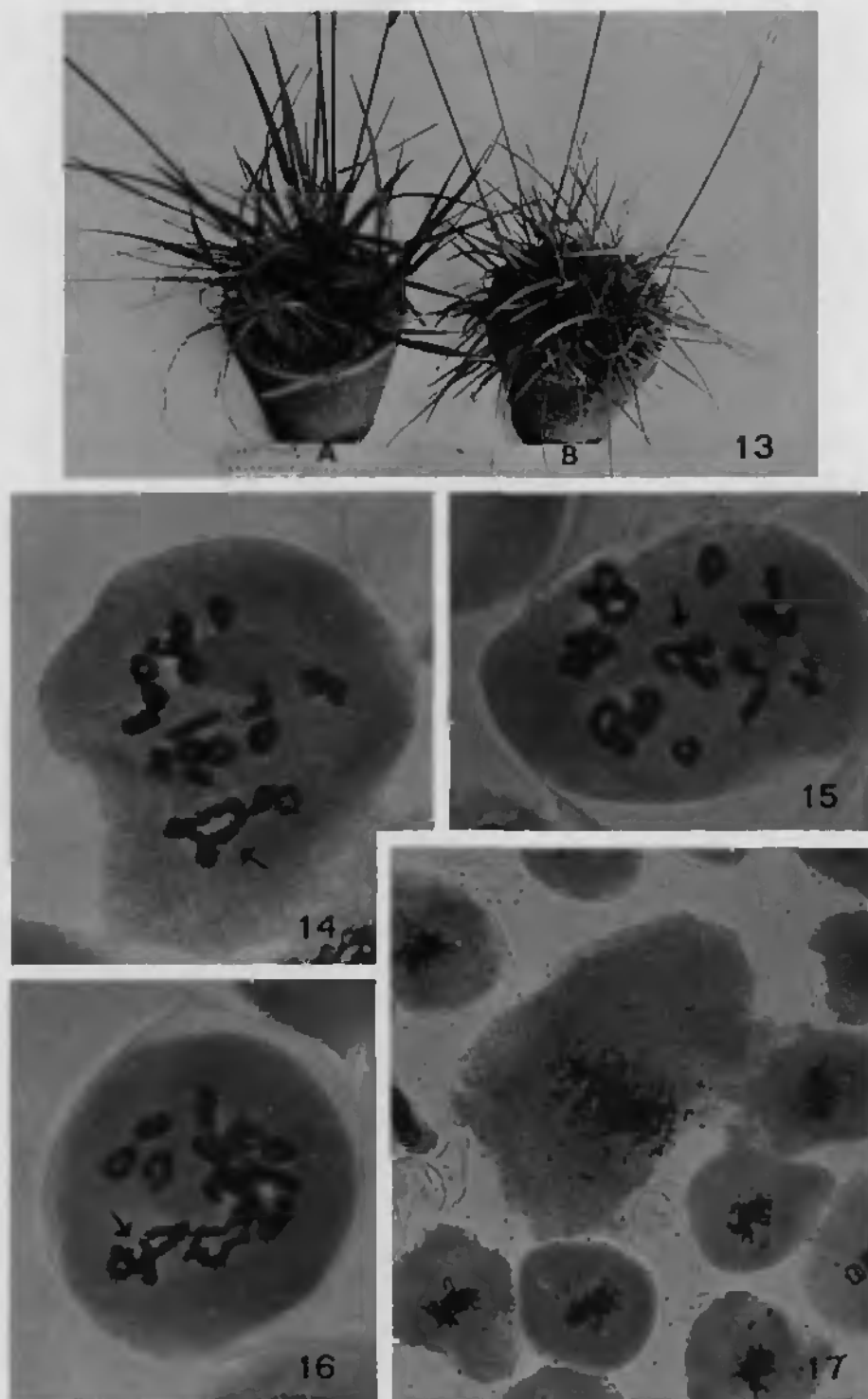
1 à 55



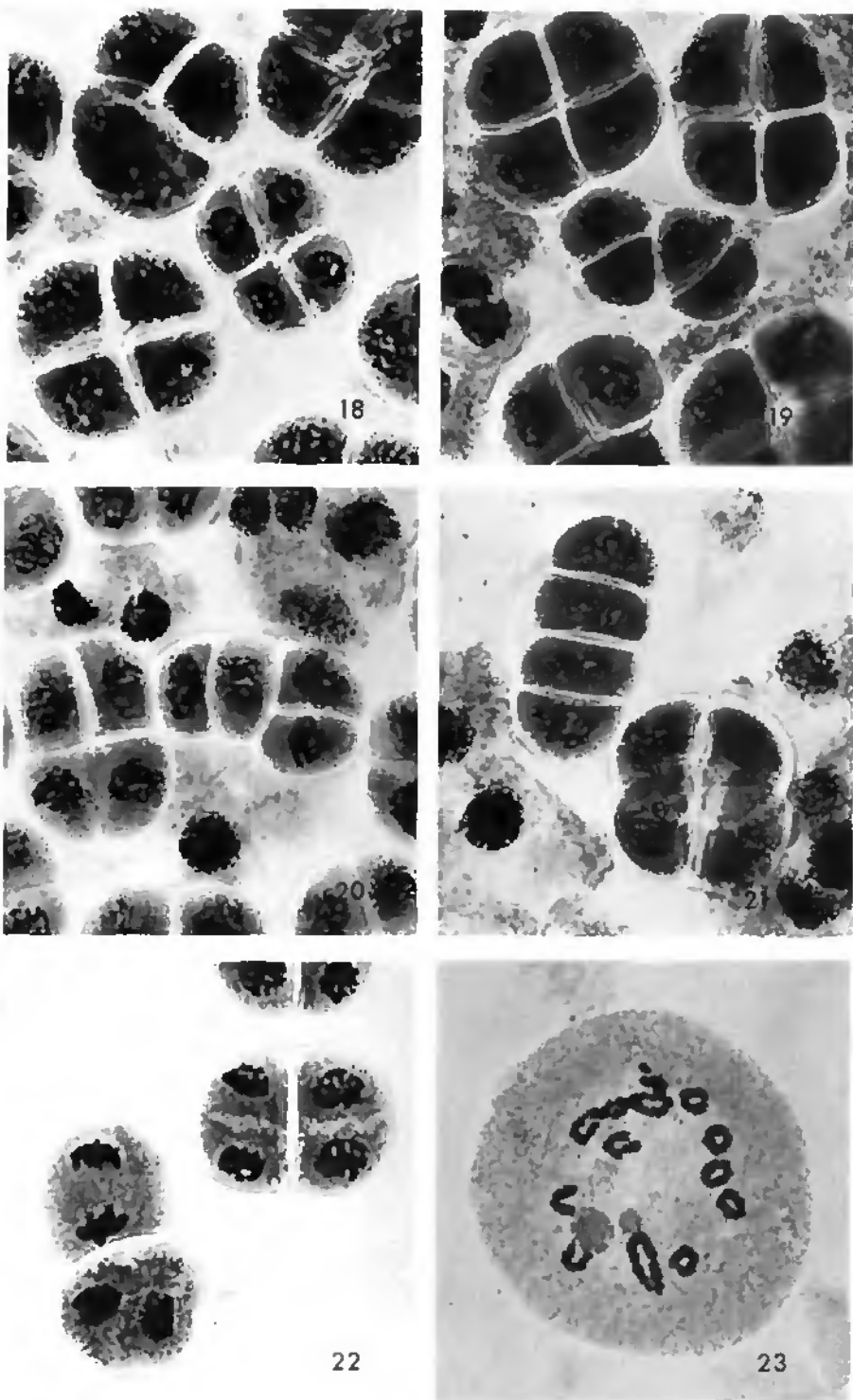
- Phot. 1 *H. sarracenorum*. Racine en coupe transversale. On remarque à l'extérieur de l'endoderme un anneau de sclérenchyme.
- Phot. 2 *A. versicolor*. Racine en coupe transversale. Il n'y a pas d'anneau de sclérenchyme à l'extérieur de l'endoderme.
- Phot. 3 Détail de l'endoderme et du sclérenchyme qui l'entoure.
- Phot. 4 *H. sempervirens*. Racine en coupe longitudinale. On distingue l'endoderme et le sclérenchyme à leurs parois inégalement épaissies.
- Phot. 5 *H. compactum*. Racine en coupe transversale. L'endoderme est entouré d'un anneau de sclérenchyme très développé.
- Phot. 6 *Arrh. longifolium*. Racine en coupe transversale. L'endoderme de cette espèce diffère de celui des avoines et est entouré d'un anneau de sclérenchyme.



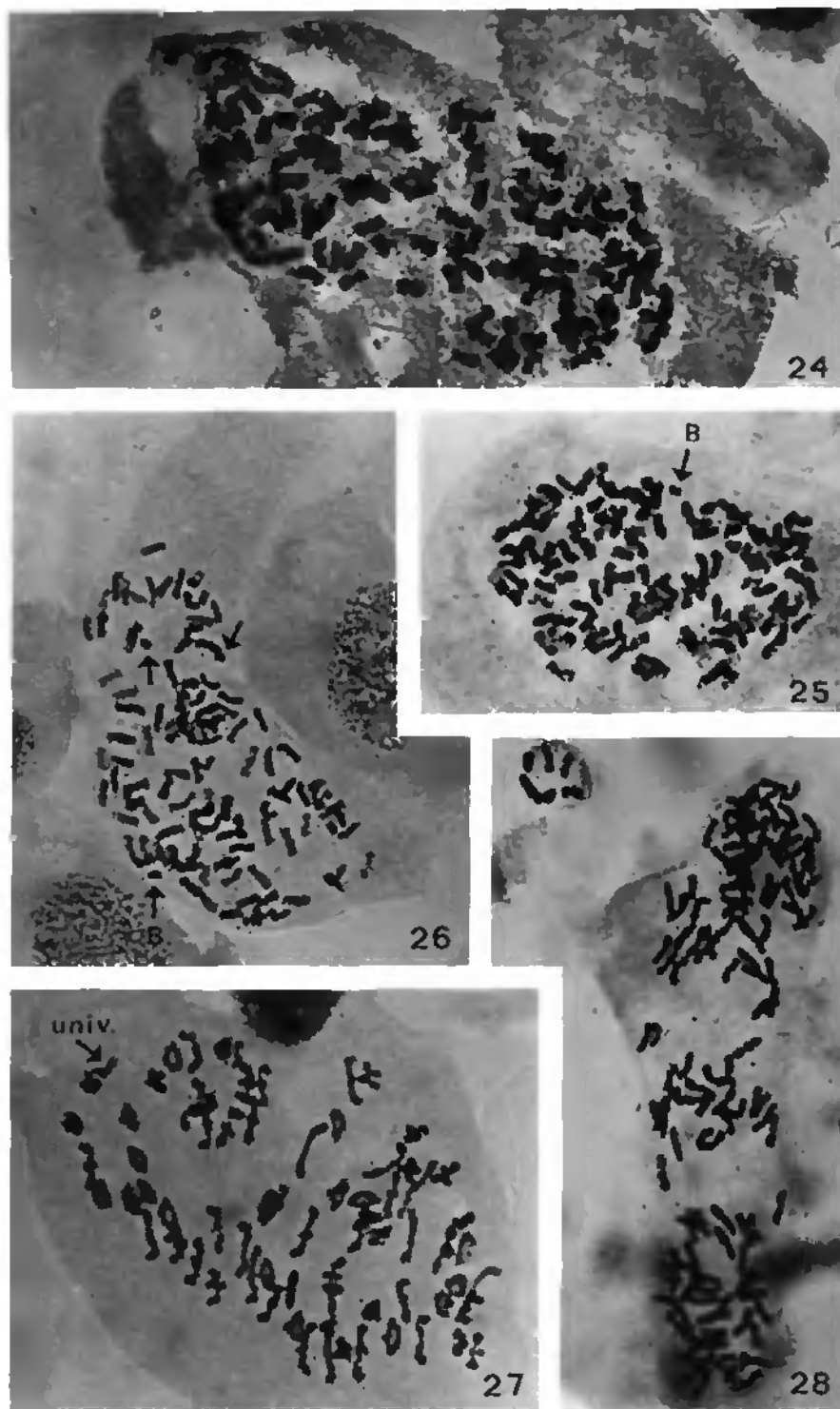
- Phot. 7 Coupe longitudinale d'un caryopse obtenu du croisement *A. bromoides* ($2n = 14$) $\times$ *A. bromoides* ($2n = 42$).
 Phot. 8 Caryopses obtenus du croisement *A. pratensis* $\times$ *A. planiculmis*.
 Phot. 9 Caryopses obtenus du croisement *A. sulcata* $\times$ *A. albinervis*.
 Phot. 10 Caryopses obtenus du croisement *H. montanum* ($2n = 14$) $\times$ *H. montanum* ($2n = 28$).
 Phot. 11 Caryopses obtenus du croisement *A. bromoides* ($2n = 14$) $\times$ *A. bromoides* ($2n = 42$).
 Phot. 12 Caryopses obtenus du croisement *A. bromoides* ($2n = 42$) $\times$ *A. pratensis* ($2n = 98$).



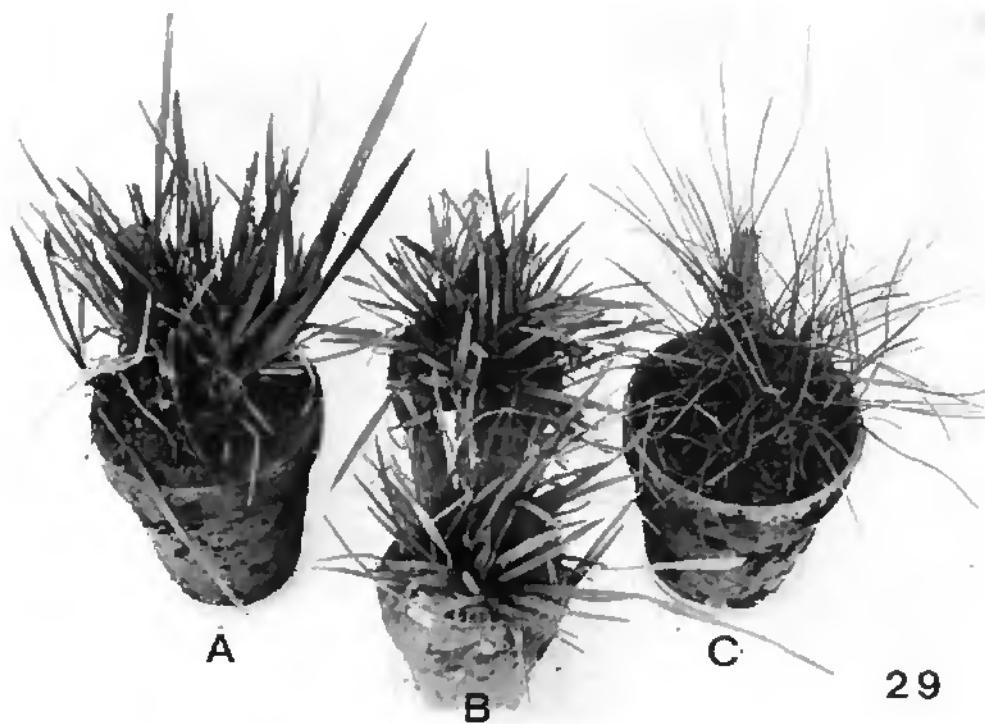
Phot. 13 A) *H. montanum* tétraploïde (Puerto de la Bonaigua).
 B) *H. montanum* diploïde (Mont mounier).
 Phot. 14, 15, 16 Hexavalents, en forme d'agrafe, chez l'*H. sempervirens* (diacinèses).
 Phot. 17 Cellule plasmodiale chez l'*H. sempervirens* (métaphase I). Faible grossissement.



Phot. 18 *H. sarracenorum*. Tétrade de petite taille à côté de tétrades normales.
 Phot. 19, 20, 21 *H. sarracenorum*. Tétrades présentant des anomalies de cloisonnement.
 Phot. 22 *H. sarracenorum*. Diade normale et diade avec mauvaise orientation d'un fuscau à la télophase II.
 Phot. 23 *H. Parlatores* tétraploïde. Diacinèse (9 II, 1 IV, 1 VI). L'hexavalent est causé par un interchange segmentaire.



- Phot. 24 Mitose de racine, métaphase, $2n = 124-125$, chez un *A. pratensis* s. str. (Middlesex 69-1809).
 Phot. 25 Mitose de racine, métaphase, $2n = c. 124 + 1 B$, chez un hybride *A. pratensis* s. str. $\times$ *A. planiculmis*.
 Le chromosome B (flèche) a été hérité du parent mâle, *A. planiculmis*, et sert de marqueur.
 Phot. 26 Mitose de racine, métaphase, $2n = c. 112 + 3 B$, chez un *A. pratensis* pyrénéen.
 Phot. 27 Métaphase I, $n = 70 + 1$ univalent (flèche), chez l'*A. $\times$ praeuxu*.
 Phot. 28 Mitose de racine, métaphase, $2n = c. 126 + 1 \text{ à } 2 B$, chez l'*A. planiculmis*.



Phot. 29

A) *A. planiculmis* (Pologne).

B) Hybrides artificiels *A. pratensis* s. str. $\times$ *A. planiculmis*.

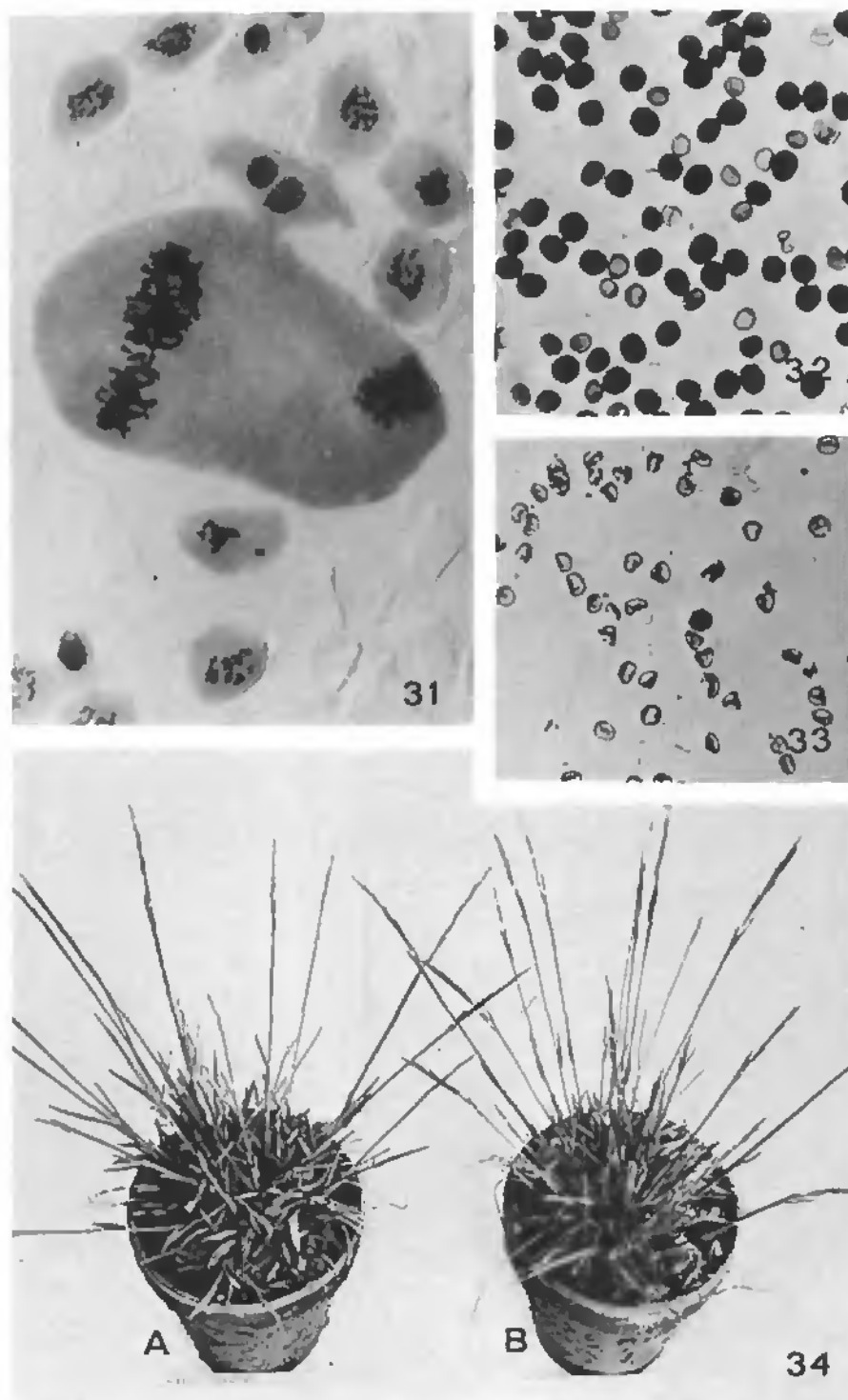
C) *A. pratensis*, utilisé comme parent femelle dans ce croisement.

Phot. 30

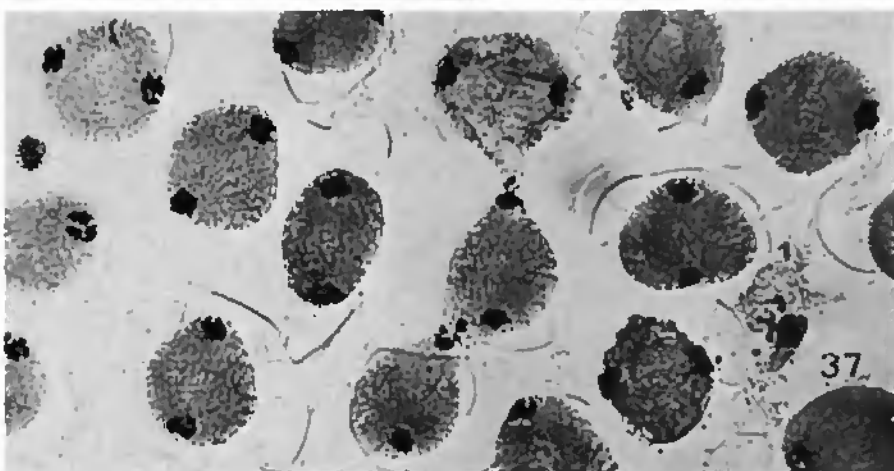
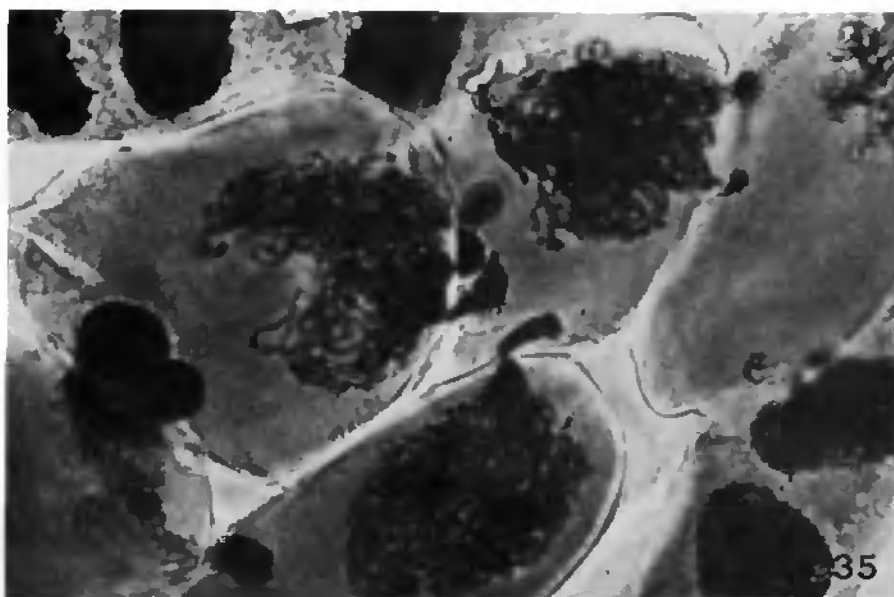
A) *A. bromoides* tétraploïde (68-1) récolté dans la nature (Espagne) et peut-être d'origine hybride.

B) Hybride artificiel tétraploïde obtenu par croisement entre des *A. bromoides* à $2n = 14$ et $2n = 42$.

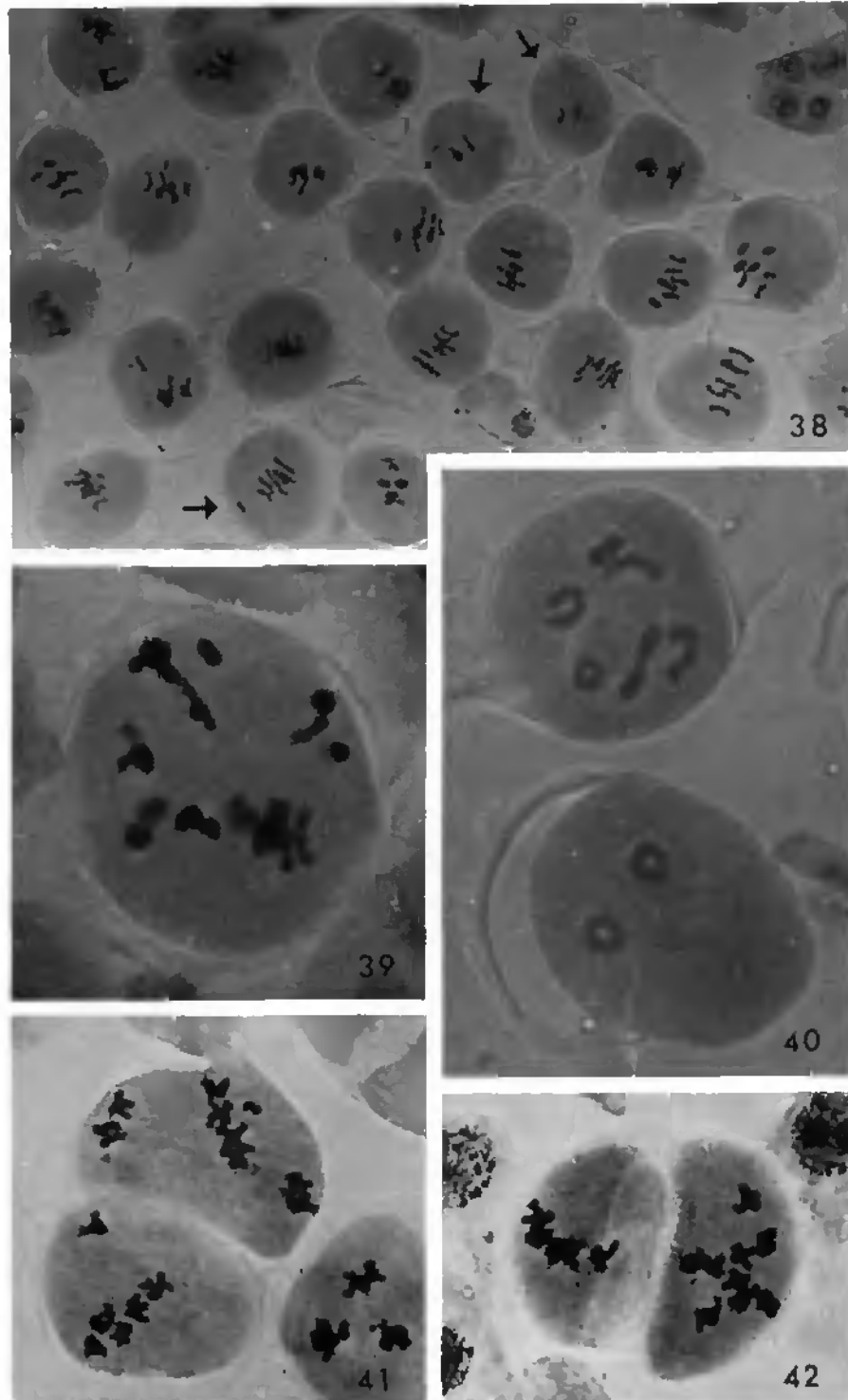
C) Hybride artificiel tétraploïde, cultivé en pleine terre, alors que les plantes A et B étaient cultivées en couche chaude.



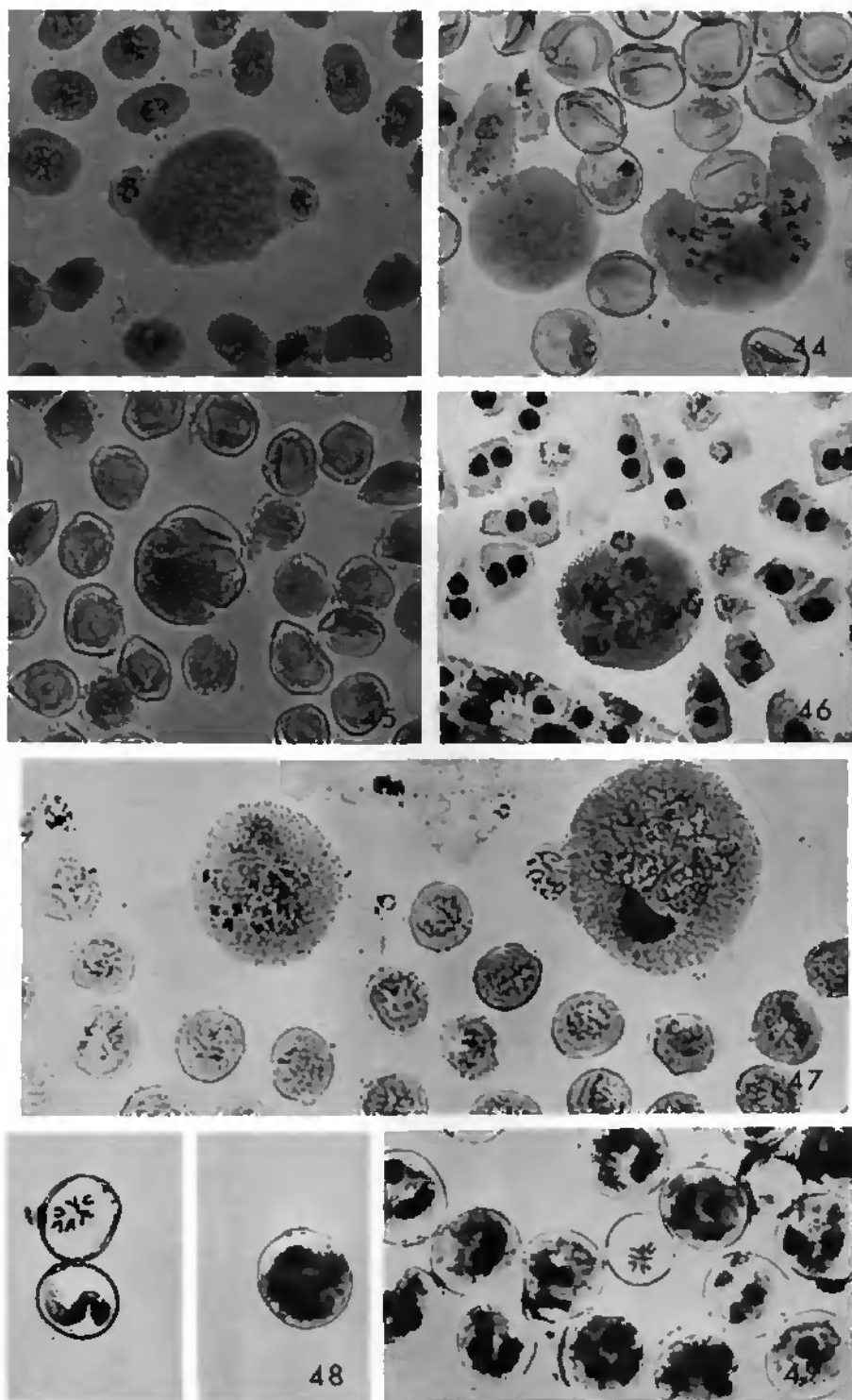
- Phot. 31 Cellule plasmodiale dans une étamine d'un hybride artificiel entre les *A. bromoides* à $2n = 14$ et $2n = 42$.
 Phot. 32 Pollen de ce même hybride.
 Phot. 33 Pollen d'un hybride artificiel entre les *A. sulcata* et *compressa*.
 Phot. 34 A) *A. sulcata* (Hautes-Pyrénées, Gavarnie, 65-791) ayant servi de parent femelle dans le croisement *sulcata* $\times$ *compressa*.
 B) *A. compressa* (Hongrie, 65-494). Espèce vicariante de l'*A. sulcata* nous ayant servi de parent mâle dans le croisement *sulcata* $\times$ *compressa*.



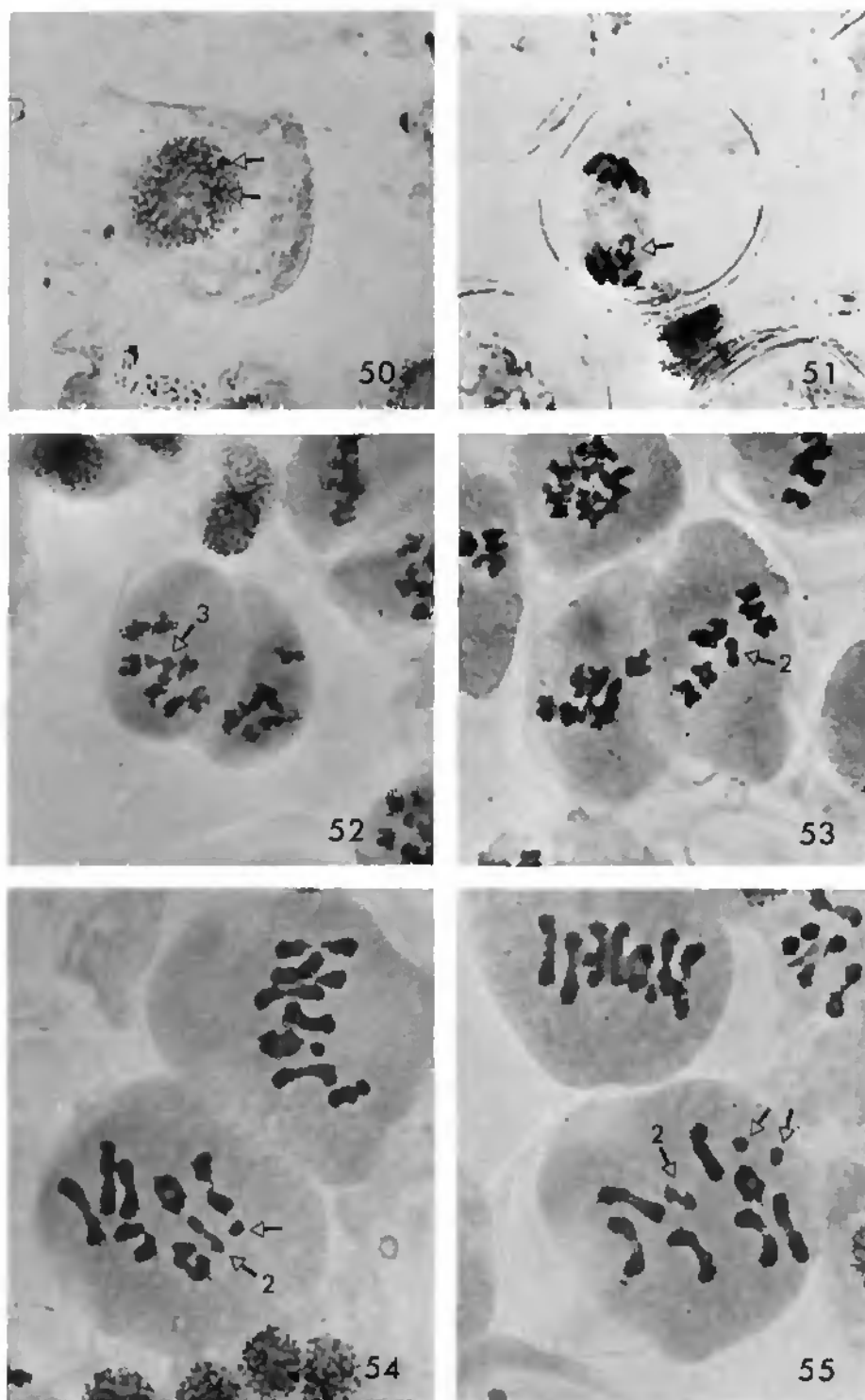
Phot. 35 Cytomixie au zygotène-pachytène chez *A. pratensis*.
 Phot. 36 Cytomixie à la métaphase I chez *H. Parlatorei*.
 Phot. 37 Télaphases I avec cytomixie apparemment récente, chez *H. Parlatorei*. Faible grossissement.



- Phot. 38 Cellules non brisées, en métaphase I, ayant des chromosomes en plus ou en moins (flèches) chez *H. Parlatoresi*. Faible grossissement.
- Phot. 39 *H. Parlatoresi*. Métaphase I. Cellule non brisée ayant environ 21 bivalents.
- Phot. 40 *H. Parlatoresi*, diacinèse. Cellule non brisée n'ayant que 2 bivalents.
- Phot. 41 *A. versicolor*. Diade ayant d'un côté 6 chromosomes, de l'autre 8 chromosomes + 1 B (voir la Figure 129).
- Phot. 42 *A. versicolor*. Diade ayant d'un côté 5 chromosomes + 1 B, de l'autre 9 chromosomes (voir la Figure 130).



- Phot. 43 *H. setaceum*. Deux jeunes microspores de taille normale sont soudées à une cellule géante.
- Phot. 44 *H. setaceum*. Cellule géante sans exine, ayant 28 à 30 chromosomes, à côté de pollen normal.
- Phot. 45 *H. setaceum*. Cellule géante avec exine.
- Phot. 46 *H. setaceum*. Cellule géante à 8 noyaux.
- Phot. 47 *H. Parlatoei*. Cellules géantes; celle de gauche possède 14 chromosomes, l'autre c. 49 chromosomes d'aspect prophasique et un gros noyau (voir la Figure 134).
- Phot. 48 *H. Parlatoei*. Décalage des stades de maturité du pollen. A droite, un microspore à 3 noyaux; à gauche une microspore en mitose pollinique (une autre microspore est plasmolysée).
- Phot. 49 *H. Parlatoei*. Décalage des stades de maturité du pollen. Microspore en mitose pollinique entourée de microspores à 3 noyaux.



- Phot. 50 *A. pubescens* (69-1807), interphase. Chromosomes B apparemment hétéro-chromatiques (flèches).
- Phot. 51 *A. versicolor*. Migration des chromatides B vers le noyau reproducteur (voir la Figure 156).
- Phot. 52 *A. versicolor*, métaphase II. Dans la cellule de gauche on remarque 3 chromosomes B liés (voir la Figure 161).
- Phot. 53 *A. versicolor*, métaphase II. Dans la cellule de droite on distingue nettement 2 chromosomes B liés (voir la Figure 162).
- Phot. 54 *A. versicolor*, métaphase I avec 7 bivalents et 3 chromosomes B dont 2 sont liés (voir la Figure 164).
- Phot. 55 *A. versicolor*, métaphase I avec 7 bivalents et 4 chromosomes B dont 2 sont liés (voir la Figure 165); cette cellule se trouvait dans la même étamine que celle de la Photographie 54.