

<b>Zeitschrift:</b>	Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerische Botanische Gesellschaft
<b>Band:</b>	56 (1946)
<b>Artikel:</b>	Recherches caryologiques sur la sous-famille des Silénoïdées
<b>Autor:</b>	Favarger, Claude
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-39764">https://doi.org/10.5169/seals-39764</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 13.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Recherches caryologiques sur la sous-famille des Silénoïdées

Par Claude Favarger.

Manuscrit reçu le 13 juillet 1946.

Sommaire.	Page
Introduction . . . . .	365
Matériel et techniques . . . . .	368
Chapitre I: Germination des Silénoïdées . . . . .	371
Chapitre II: La structure du noyau au repos . . . . .	373
a) Données historiques . . . . .	373
Noyau des Caryophyllacées . . . . .	378
b) Observations personnelles . . . . .	378
Cucubalus L. . . . .	379
Lychnis L. . . . .	380
Autres espèces du genre Lychnis . . . . .	381
Viscaria Röhl . . . . .	381
Melandrium Röhl . . . . .	381
Silene L. . . . .	381
Heliosperma (Rchb.) A. Br. . . . .	384
Drypis L. . . . .	384
Saponaria L. . . . .	386
Vaccaria Medik . . . . .	386
Agrostemma L. . . . .	387
Gypsophila L. . . . .	388
Tunica Scop. et Velezia L. . . . .	388
Dianthus L. . . . .	389
Considérations générales . . . . .	390
Discussion . . . . .	391
Chapitre III: Les nombres de chromosomes . . . . .	395
Chapitre IV: Taille et forme des chromosomes . . . . .	400
Chapitre V: Taille des noyaux et des nucléoles . . . . .	407
a) Noyau . . . . .	407
b) Nucléole . . . . .	412
Autres observations sur le nucléole . . . . .	414
Chapitre VI: Les hétérochromosomes de quelques espèces dioïques . . . . .	415
A. Melandrium . . . . .	415
Observations personnelles . . . . .	415
Discussion . . . . .	417
B. Espèces dioïques du genre Silene . . . . .	420

	Page
<b>Chapitre VII:</b>	
Applications des données précédentes à la taxonomie et à la phylogénie des Silénoïdées . . . . .	421
<b>Chapitre VIII:</b>	
La méiose chez les Silénoïdées . . . . .	425
a) Prophase hétérotypique . . . . .	425
Observations personnelles . . . . .	425
Interprétation des résultats . . . . .	428
Discussion . . . . .	430
b) Suite de la microsporogénèse :	
Du stade diacinèse à la formation des noyaux reproducteurs . . . . .	432
Observations diverses sur les boutons floraux . . . . .	434
<b>Chapitre IX:</b>	
Les phénomènes nucléaires dans le tapis des microspores . . . . .	435
<b>Chapitre X:</b>	
Anomalies de la mitose . . . . .	437
a) Les endomitoses . . . . .	438
b) Prophases anormales à chromosomes courts et fortement clivés . . . . .	441
Résumé . . . . .	444
<b>Explication des figures</b>	
Planche 12 Structure du noyau au repos (Toutes les figures agrandies env. 2500 fois)	
Planche 13 Plaques équatoriales des racines	
Planche 14 Plaques équatoriales des racines	
Planche 15 Plaques équatoriales des racines et de la division hétérotypique	
Planche 16 Plaques équatoriales dans divers tissus des boutons floraux et métaphases de profil	
Planche 17 Divers stades de la méiose dans la microsporogénèse	
Planche 18 Diacinèses et mitoses anormales	
Planche 19 Anomalies de la mitose	
Toutes les figures des Planches 13 à 19 ont été agrandies 2700 fois.	
Bibliographie . . . . .	446

### Introduction.

Bien qu'elle soit étudiée depuis un demi-siècle par un grand nombre de chercheurs, la structure du noyau au repos n'est pas encore entièrement élucidée. En particulier, les caryologistes sont loin de s'entendre sur les intermédiaires qui paraissent exister entre le type réticulé et le type euchromocentrique. Comment se présentent quelques-uns de ces types intermédiaires et comment faut-il les interpréter ? De plus dans une famille, où l'on peut noter divers types de structure, y a-t-il un rapport entre la position systématique d'un genre et la structure de son noyau, ou autrement dit, l'étude du noyau au repos peut-elle conduire à des conclusions taxonomiques ? Cet intéressant sujet de thèse nous fut proposé en novembre 1938 par notre Maître M. A. Guilliermond, membre de l'Institut, professeur à la Sorbonne. A l'instigation de M. Eichhorn, actuellement professeur à la Faculté des sciences de Nancy, nos re-

cherches prirent pour cadre la famille des Caryophyllacées et plus particulièrement la sous-famille des Silénoïdées. Plusieurs travaux de caryologie ont déjà eu, il est vrai, pour objet les Caryophyllacées, mais ceux-ci ont surtout mis en évidence les nombres de chromosomes. Or, il nous a paru utile d'aller plus loin et de comparer aussi exactement que possible la taille et la forme des chromosomes dans quelques espèces appartenant à la plupart des genres connus de Silénoïdées. Nous avions alors en vue non seulement d'essayer d'établir des rapports entre les divers genres, sur la base des données caryologiques, mais encore de voir s'il y avait une relation entre la structure du noyau et la taille des chromosomes. Nous avons également étudié la méiose, au moins dans la microsporogénèse, et les phénomènes nucléaires qui se passent dans le tapis ont particulièrement retenu notre attention. La sous-famille des Silénoïdées comprenant plusieurs espèces dioïques dont *Melandrium album*, objet de recherches classiques, nous avons consacré une partie de notre temps à la question des hétérochromosomes. Enfin, chemin faisant, nous avons observé diverses anomalies cinétiques qui nous ont paru fort intéressantes, parce qu'en relation avec la question actuellement très à l'ordre du jour de l'autopolyploïdie. D'autres anomalies, beaucoup plus difficiles à interpréter ne sont pas sans analogie avec celles produites par les substances mitoclasiques.

Les présentes recherches ont été entreprises de 1938 à 1939 au Laboratoire de cytologie végétale de l'Ecole pratique des Hautes Etudes à Paris, que dirigeait avec tant de distinction M. A. Guilliermond. C'est avec émotion que nous songeons à l'accueil si généreux qui nous fut alors réservé par notre Maître tant regretté. La bonté avec laquelle il voulut bien nous guider, l'intérêt qu'il nous a constamment témoigné par la suite, ne s'effaceront jamais de notre mémoire. Nous gardons également un lumineux souvenir de toutes les conversations que nous eûmes le privilège d'avoir avec lui, où l'admirable clarté de son esprit, sa haute probité scientifique, sa critique lucide mais jamais desséchante nous ont laissé une profonde impression.

Veuillez Madame Alexandre Guilliermond trouver ici l'expression de notre gratitude émue.

Mademoiselle Berthe Delaporte, Maître de conférences à l'Ecole des Hautes Etudes, nous a constamment témoigné une bienveillance dont nous sommes extrêmement touché. Non seulement elle a bien voulu nous initier aux délicates techniques cytologiques, mais encore nous a, durant tout notre séjour à Paris, donné de très précieux conseils. Qu'il nous soit permis de lui exprimer ici notre vive reconnaissance.

C'est un agréable devoir pour nous d'exprimer également toute notre gratitude à M<sup>me</sup> G. Hurel, chef de travaux à la Sorbonne, et à M. R. Gautheret, Maître de conférences à la Faculté des sciences de l'Université de Paris, pour l'intérêt qu'ils ont bien voulu nous témoigner et

pour la grande amabilité avec laquelle ils ont répondu si souvent à nos questions. M. Eichhorn, qui a orienté nos recherches et nous a donné en 1939 de précieux conseils s'est acquis des droits à notre reconnaissance. Qu'il veuille en trouver ici l'expression respectueuse.

M. Guinet, chef des cultures botaniques du Museum, nous a procuré notre matériel et donné des indications avec une grande complaisance. Nous l'en remercions vivement.

L'atmosphère agréable du laboratoire de cytologie végétale, l'entente parfaite qui y régnait ont contribué aussi à faciliter notre travail, nous en savons gré à tous nos camarades d'alors : M. et M<sup>me</sup> Sarazin, M<sup>les</sup> Jouvenel et Salmon.

La guerre nous obligea en 1939 à rentrer en Suisse et à poursuivre nos recherches par nos propres moyens. Jusqu'en 1944, M. A. Guilliermond voulut bien continuer à s'intéresser à nous, et dans ses lettres n'a cessé de nous encourager de la manière la plus délicate. Hélas! la frontière complètement fermée entre la France et la Suisse vint bientôt nous priver de ses lumineux conseils et lorsqu'elle s'ouvrit de nouveau en 1945, nous eûmes la douleur d'apprendre le décès de notre Maître.

M. G. Mangenot, professeur à la Sorbonne, voulut bien alors se charger de la direction de nos recherches. Jamais nous n'oublierons l'accueil charmant qu'il nous fit à Paris en janvier 1946. Qu'il nous soit permis de lui exprimer notre respectueuse et très profonde reconnaissance pour les conseils si éclairés qu'il nous a donnés avec sa haute compétence et pour ses précieux encouragements. Qu'il soit assuré que nous ressentons tout l'honneur qu'il nous a fait en acceptant la direction de notre travail.

Nous remercions également M. G. Rizet, chef de travaux à la Sorbonne qui nous a aimablement communiqué ses fiches bibliographiques sur *Melandrium*; et M<sup>le</sup> Carpentier pour ses précieux renseignements techniques.

Nous désirons d'autre part remercier chaleureusement toutes les personnes qui, à des titres divers, ont facilité notre travail à Neuchâtel : M. J.-G. Bær, directeur de l'Institut de zoologie de l'Université dont l'extrême bienveillance nous fut particulièrement précieuse; M. le Dr E. Mayor, Dr honoris causa des Universités de Berne et Neuchâtel, MM. H. Spinner et Ch. Boissonnas, professeurs à l'Université.

M. E. Gäumann, professeur à l'E. P. F., nous fait l'honneur de publier notre travail dans le Bulletin de la Société Botanique Suisse. Nous lè prions de trouver ici l'expression de notre vive gratitude.

M. Mügeli, sous-directeur du Laboratoire suisse de recherches horlogères et M. Claude Attinger, physicien, ont droit à toute notre reconnaissance également pour l'amabilité avec laquelle ils ont mis à notre disposition leur appareil d'agrandissement photographique et exécuté les microphotographies qui ont paru dans notre mémoire de 1944. Nous

ne saurions oublier le dévoué préparateur de l'Institut de chimie, M. Edgar Rosselet, qui nous a rendu de nombreux services avec une constante bonne grâce.

Enfin, nous avons eu le privilège de bénéficier d'une bourse d'études privée qui nous a permis de travailler une année à Paris et de mener à bonne fin nos recherches. Nous tenons à dire ici toute notre reconnaissance au généreux donateur qui a voulu conserver l'anonymat.

### Matériel et techniques.

Le matériel que nous avons étudié provient de différentes sources. Un certain nombre de boutons floraux ont été fixés par nous au Museum d'histoire naturelle de Paris (Jardin alpin, Jardin écologique, plates-bandes du Jardin des plantes) d'avril à juillet 1939. Ils ont été emparafinés selon les techniques ordinaires et c'est sous cette forme que nous les avons transportés à Neuchâtel au moment de la déclaration de guerre. Les graines que nous avons utilisées pour l'obtention de jeunes racines provenaient en partie du Museum, en partie de jardins botaniques étrangers. Afin de pouvoir dans la mesure du possible procéder aux vérifications nécessaires et pour avoir du matériel sous la main, dans le cas de fixations défectueuses, nous nous sommes vu obligé de tenter la culture à Neuchâtel du plus grand nombre possible d'espèces. En effet, comme le remarque très justement Arwidsson (1938) dans nombre de travaux caryologiques, les auteurs ne se soucient pas de vérifier l'identité des plantes qu'on leur envoie, ce qui diminue la portée de leurs résultats. Nous avons pu ainsi choisir les espèces dont l'identité nous paraissait certaine; nous y avons ajouté quelques espèces récoltées par nous dans la nature.

Les semis<sup>1</sup>, repiquages et récoltes de graines que nous avons presque toujours dû faire nous-même nous ont pris beaucoup de temps, mais au moins avons-nous constamment du matériel sous la main et chaque année des graines récentes pour les semis en étuve. La moitié au moins des boutons fixés provient de nos cultures de Neuchâtel et il en est de même des graines utilisées pour les méristèmes radiculaires.

Nous donnons ci-dessous la liste des espèces étudiées avec la provenance des graines. Le signe \* indique des graines récoltées par nous dans la nature. N signifie que nous avions la plante en culture ici.

Cucubalus baccifer L.	Museum Paris	N
Lychnis cognata L.	Museum Paris et Jardin bot. de Leyde	N
Lychnis coronaria (L.) Desr.	Museum Paris	N

<sup>1</sup> Nous saissons cette occasion pour remercier M. Maurice Benkert horticulteur, qui nous a donné d'utiles indications.

<i>Lychnis flos Jovis</i> (L.) Desr.	Museum Paris	N
<i>Lychnis flos cuculi</i> L.	Val d'Entremont *	N
<i>Melandrium album</i> (Miller) Garcke	Museum Paris et environs de Neuchâtel	N
<i>Melandrium dioecum</i> (L.) Schinz et Thell.	Jardin bot. de Francfort	N
<i>Melandrium album</i> x <i>dioecum</i>	Environs de Neuchâtel *	N
<i>Viscaria alpina</i> (L.) Don.	Museum et Maison Revilly à Neuchâtel	N
<i>Viscaria Sartorii</i> Boiss.	Jardin bot. Baarn	N
<i>Heliosperma alpestre</i> Reichb.	Museum Paris	N
<i>Heliosperma pudibundum</i> Griseb. <sup>1</sup>	Museum Paris	N
<i>Silene Otites</i> . (L.) Sm.	Museum Paris et Sion *	N
<i>Silene densiflora</i> d'Urv.	Jardin bot. Moscou	N
<i>Silene Sendtneri</i> Boiss.	Jardin bot. Marbourg	N
<i>Silene memorialis</i> W. et K.	Jardin bot. Cluj	N
<i>Silene nutans</i> L.	Jardin bot. Cluj et Salvan *	N
<i>Silene Reesiana</i> Maire	Jardin bot. Alger	N
<i>Silene Martyi</i> Emb. et Maire	Jardin bot. Barcelone	N
<i>Silene Saxifraga</i> L.	Museum Paris	N
<i>Silene Armeria</i> L.	Museum Paris	N
<i>Silene disticha</i> W.	Jardin bot. Barcelone <sup>2</sup>	N
<i>Silene vulgaris</i> (Mönch) Garcke	Jardin bot. Lund et Cracovie	N
<i>Silene gallica</i> L.	Jardin bot. Alger	N
<i>Silene dichotoma</i> Ehrh.	Jardin bot. Cluj	N
<i>Silene ciliata</i> Pourr.	Museum Paris	N
<i>Silene ayachica</i> Humb.	Museum Paris	N
<i>Drypis spinosa</i> L.	Museum Paris	N
<i>Saponaria ocymoides</i> L.	Museum Paris, environs de Neuchâtel et Etablissements Correvon	N
<i>Saponaria officinalis</i> L.	Environs Neuchâtel et Jardin bot. de Zurich	N
<i>Saponaria caespitosa</i> D. C.	Jardin alp. de la Linnaea <sup>2</sup>	N
<i>Saponaria pulvinaris</i> Boiss.	Jardin alp. de la Linnaea <sup>2</sup>	N
<i>Vaccaria pyramidata</i> Med.	Environs Neuchâtel *	N
<i>Gypsophila libanotica</i> Boiss.	Museum Paris	
<i>Gypsophila repens</i> L.	Museum Paris, Jardin bot. Neuchâtel	N

<sup>1</sup> Cette plante provient d'une récolte faite en Albanie par le Dr Lemperg. Elle paraît très voisine d'*Heliosperma quadrifidum* Rchb.

<sup>2</sup> Nous adressons nos vifs remerciements à M. le professeur F. Chodat, directeur de l'Institut de botanique générale de l'Université de Genève et à M. A. de Bolos, directeur de l'Institut de botanique de Barcelone pour les plantes et les graines qu'ils ont bien voulu nous envoyer.

<i>Gypsophila altissima</i> L.	Jardin bot. de Perm	
<i>Gypsophila aretioides</i> Boiss.	Jard. bot. Ashkhabad (Perse)	N
<i>Gypsophila pacifica</i> Kom.	Jardin bot. de Lausanne	N
<i>Gypsophila arenaria</i> W. et K.	Museum Paris	N
<i>Agrostemma Githago</i> L.	Museum Paris	N
<i>Tunica Saxifraga</i> L. (Scop.)	Museum Paris	N
<i>Tunica prolifera</i> L. (Scop.)	Ayent * et Eclépens *	N
<i>Velezia rigida</i> L.	Museum Paris	N
<i>Dianthus kiusianus</i> Mak.	Jardin bot. de Kyoto	N
<i>Dianthus barbatus</i> L.	Jardin bot. de Bâle	N
<i>Dianthus Caryophyllus</i> L.	Museum Paris	N
<i>Dianthus Carthusianorum</i> L.	Val d'Entremont *	N
<i>Dianthus Armeria</i> L.	Museum Paris	N
<i>Dianthus deltoides</i> L.	Museum Paris	N
<i>Dianthus Simonkaianus</i> Petersi	Jardin bot. de Lausanne	N
<i>Dianthus chinensis</i> L.	Museum Paris	
<i>Dianthus sylvestris</i> Wulf	Museum Paris	
<i>Dianthus gratianopolitanus</i> Vill.	Museum Paris	

Les boutons floraux ont été fixés le plus souvent au liquide de Nawaschine après un traitement de quelques minutes par le liquide de Carnoy. Pour assurer une pénétration aussi rapide que possible du fixateur, et pour enlever l'air que retiennent souvent les pièces florales, nous avons soumis les objets à l'aspiration d'une trompe à eau, en renouvelant le fixateur à la fin de l'opération. Nous avons aussi utilisé le liquide de Helly, mais ce dernier pénètre mal dans les boutons; on obtient parfois de meilleurs résultats en ajoutant au fixateur un mouillant comme l'a préconisé Archambault (1935). Nous avons utilisé le Tino-vetiné B. de la maison Geigy à Bâle, qui devait jouer le même rôle que le dionyle P. W. Le mouillant était additionné au Helly à raison de 5 p. 1000 environ. Des coupes de 5, 10 et 15 microns ont été faites suivant les cas. Les plus minces ont été colorées à l'hématoxyline ferrique, avec l'érythrosine pour colorant de fond, les autres par la méthode de Feulgen, après une hydrolyse de 12 à 15 minutes, et en utilisant le vert lumière pour le cytoplasme et le nucléole. Les objets fixés au Helly ont toujours été colorés au Feulgen, quant au matériel Nawaschine, il supporte aussi bien l'hématoxyline ferrique que la réaction nucléale. Les graines utilisées pour l'obtention de jeunes racines ont germé en étuve, comme nous le verrons au chapitre suivant.

Les extrémités de racines ont toujours été fixées à la fois au Helly et au Nawaschine. La plupart des racines de Silénoïdées étant très fines tombent tout de suite au fond des tubes à fixation, aussi n'avons-nous que rarement utilisé un mouillant. Le matériel Helly, comme pour les

boutons floraux a toujours été coloré par la réaction de Feulgen et le matériel Nawaschine à l'hématoxyline ferrique. La réaction de Feulgen après la fixation au Helly donne de bons résultats pour l'étude du noyau au repos. Les chromosomes sont en général aussi très bien fixés. Contrairement à l'opinion d'Eichhorn et Franquet (1934) nous ne trouvons pas que la réaction nucléale épaisse les chromosomes. Au contraire, sur les préparations au Feulgen nous avons toujours observé des chromosomes plus minces que sur les préparations correspondantes à l'hématoxyline. Parfois, il est vrai, la forme en est moins régulière qu'à l'hématoxyline, un peu plus tourmentée, aussi, pour l'étude morphologique de ces éléments, avons-nous donné la préférence au matériel Nawaschine-Hématoxyline. La durée de fixation a toujours été de 24 heures pour le liquide de Nawaschine et de 8 heures pour le Helly<sup>1</sup>. Une durée plus longue ne nous a point paru causer de troubles sérieux. L'orientation des objets dans la paraffine nous a causé d'assez grandes difficultés du fait de la minceur des racines de beaucoup d'espèces. Aussi avons-nous utilisé à la place des barres de Leuckart, de petites capsules en étain. Les racines les plus fines ont été colorées au vert lumière pendant la déshydratation, de façon à permettre leur orientation.

Des coupes transversales et longitudinales ont été faites à 5, 10 et 15 microns. Les coupes épaisses sont nécessaires, lorsqu'il s'agit de compter les chromosomes, surtout dans les espèces où ils sont de grande taille. Nous avons pour finir renoncé à l'emploi d'un colorant de fond pour le matériel Nawaschine-Hématoxyline, les images obtenues ainsi étant d'une netteté remarquable. Enfin, ajoutons que la méthode de Feulgen rend d'immenses services pour l'étude du nucléole et pour l'examen des phénomènes nucléaires qui se passent dans les cellules nourricières des microspores et dans les microspores elles-mêmes. Celles-ci, en effet, sont souvent chargées d'inclusion qui retiennent fortement l'hématoxyline et cachent plus ou moins les noyaux.

## Chapitre I<sup>er</sup>.

### **Germination des Silénoïdées.**

La question de la germination des graines étant encore assez obscure, nous n'avons pas cru inutile de relater ici les quelques observations que nous avons pu faire à ce sujet. Nos graines étaient placées dans des assiettes, sur du papier à filtrer humide reposant lui-même sur une couche d'ouate imbibée d'eau; la germination se faisait en étuve à une

<sup>1</sup> Le fixateur de Nawaschine donne presque 100 % de bons résultats, dans le cas des racines. Le liquide de Helly, par contre est beaucoup moins fidèle. Souvent nous avons dû recommencer 3 ou 4 fois la fixation avant d'avoir de bonnes préparations.

température comprise entre 20 degrés et 25 degrés. La plupart des espèces germent très facilement dans ces conditions, mais il est avantageux parfois de faire gonfler les graines au préalable, pendant quelques heures.

La durée du pouvoir germinatif varie d'une espèce à l'autre. Nous n'avons pas fait d'expériences précises à ce sujet, mais par exemple *Tunica Saxifraga* germe encore à 100 % après 3 ans, *Dianthus Armeria* et *Tunica prolifera* après 4 ans, et *Velezia rigida* à 80 % après 5 ans. Dans tous ces cas il s'agit de graines plates et minces qui ne doivent contenir que très peu d'eau. Les *Silene* par contre, dont les graines ont une forme toute différente, perdent plus rapidement leur pouvoir germinatif; celui-ci tombe à 4 % après 5 ans dans *Silene densiflora*, après 4 ans il devient négligeable pour *Silene Armeria*. La plupart des Silenoïdées commencent à germer au bout de 4 à 5 jours, toutefois le maximum de germination n'est atteint que le septième ou le huitième jour<sup>1</sup>. Parfois aussi, les graines germent toutes à la fois (*Silene disticha*, *Gypsophila pacifica*, plusieurs *Dianthus*), certaines au bout de 2 jours déjà (*Velezia rigida*, *Silene disticha*), voire après 24 heures (*Tunica prolifera*). Beaucoup d'espèces ne semblent pas avoir besoin d'une période de repos et sont capables de germer aussitôt après la récolte, telles sont : *Silene ayachica*, *S. densiflora*, *S. disticha*, *Gypsophila arenaria*, *Viscaria Sartorii*, *Heliosperma pudibundum*, les différents *Lychnis*. Les graines de certaines plantes alpines germent assez mal en étuve : *Heliosperma alpestre*, *Gypsophila repens*, mais c'est dans les genres *Saponaria* et *Vaccaria* que nous nous sommes heurté aux plus grandes difficultés. *Vaccaria* germe en pleine terre très facilement. Les semis de *Saponaria* au contraire ne lèvent jamais la première année, mais la deuxième ou la troisième seulement. En étuve, ni *Vaccaria*, ni aucune espèce de *Saponaria* ne se décidait à germer. Pensant que la dureté du tégument en était la cause, nous avons essayé de traiter ces graines par l'acide sulfurique concentré comme le préconise Molisch (1921) pour des espèces à tégument très dur comme le *Trifolium pratense*. Cette méthode n'a donné aucun résultat. Même en raccourcissant beaucoup la durée du séjour dans l'acide (2 minutes par exemple), nous n'avons jamais obtenu la moindre germination. Le tégument se fendait très bien, mais l'embryon était tué ! Le tégument malgré les apparences n'était donc pas très dur, puisqu'il était fendu de part en part après un aussi bref traitement à l'acide sulfurique; d'ailleurs les graines de *Saponaria* gonflent très bien dans l'eau, ce qui montre que leur tégument ne fait pas obstacle à l'entrée de ce liquide. La cause de nos échecs pouvait dès lors tenir au fait que le tégument était imperméable aux gaz, et empêchait le gaz carbonique de sortir de la graine, comme l'indique Maximo (1938) pour

<sup>1</sup> Le 15<sup>me</sup> seulement chez *Cucubalus baccifer*.

*Stellaria media*<sup>1</sup>. Plus récemment Reilhes (1942) a montré sur les graines de Ricin que le tégument, plus actif sous le rapport de la respiration que l'embryon, exerce un effet retardateur sur la germination. C'est pourquoi nous avons essayé la méthode constituant à fendre le tégument pour laisser sortir le gaz carbonique. Cette opération est assez délicate à réaliser dans les Caryophyllacées, dont l'embryon, comme on sait, est enroulé autour de l'albumen juste sous le tégument.

Tandis que dans les assiettes témoins, aucune germination n'avait lieu, nous constatâmes bientôt que les plantules commençaient à sortir des graines dont le tégument avait été fendu convenablement. Nous avons pratiqué la méthode sur quatre espèces : *Vaccaria pyramidata*, *Saponaria officinalis*, *S. ocymoides* et *S. pulvinaris*, toujours avec succès (65 % de germination par exemple dans *Saponaria officinalis*). Il est vrai que très souvent ces graines germent « à l'envers », c'est-à-dire que les cotylédons sortent en premier, et la racine ensuite. Cette dernière s'allonge d'abord très peu, puis se met à croître normalement. Nous avons parfois aidé la plantule à germer, en dégageant délicatement la racine du tégument. Reilhes (loc. cit.) a également remarqué dans le Ricin, que ce sont surtout les racines qui sont ralenties. Au début, nous fendions le tégument n'importe où; plus tard, nous avons cherché à le fissurer surtout à la face ventrale (concave). C'est là, en effet, que se trouve la pointe de la radicule. Les germinations obtenues ainsi étaient presque toutes normales, c'est-à-dire que la radicule sortait en premier. Parfois, évidemment, les plantules avaient subi quelque traumatisme et les cotylédons se trouvaient plus ou moins incisés. Nous n'avons fixé toutefois que celles dont la racine semblait intacte. Nous avons aussi tenté de mettre en terre les graines de *Saponaria*, dont le tégument avait été fendu. Elles ont germé immédiatement.

## Chapitre II.

### La structure du noyau au repos.

#### a. Données historiques.

Un exposé historique très complet de la structure du noyau au repos se trouvant dans l'important mémoire de Doulat (1943), nous ne citerons ici que quelques travaux récents, en insistant particulièrement sur ceux qui signalent des intermédiaires entre les deux types principaux : celui à réseau et celui à euchromocentres. La plupart des caryologistes s'accordent actuellement sur l'existence réelle de ces deux structures, même si leurs opinions divergent sur certains points de détails. C'est ainsi que

<sup>1</sup> Nous n'avons, en effet, jamais obtenu de germination en étuve de *Stellaria media*. Par contre, *Spergula arvensis* dont les graines passent pour avoir un tégument très dur (cf. Molisch 1921) germaient sans difficulté dans nos conditions.

Doulat (loc. cit.), partisan de la théorie chromonématique, est enclin à ne voir à l'intérieur des noyaux du premier type que des filaments spiralés dont les anastomoses, si elles existent, n'ont pas l'importance qu'on leur attribuait autrefois. Le terme de réseau ne serait donc pas très heureux. Nous pensons toutefois avec M<sup>le</sup> Delaï (1944) que cette désignation « simple et consacrée par l'usage » ne doit pas être abandonnée, puisque de l'aveu même de Doulat, des anastomoses existent entre les filaments chromatiques du noyau au repos. Ce terme, à condition de ne pas le prendre trop à la lettre, n'implique donc pas une prise de position pour ou contre la théorie du chromonema.

Il y a aussi quelques divergences dans la manière de concevoir les euchromocentres. Sous ce nom, Grégoire a désigné dans certains noyaux : « les seules parties qui soient chromatiques durant l'interphase, en dehors du nucléole ». Ce sont « d'appareils corpuscules périphériques logés contre le pourtour nucléaire et dont le nombre peut être égal au nombre spécifique des chromosomes, mais ne le dépasse jamais ». C'est ainsi que Heitz (1932) admet que ces organites, dont il fait une catégorie de chromocentres, peuvent se fusionner en chromocentres composés (Sammelchromozentren).

Danguard (1942) nie que les noyaux de ce type soient absolument dépourvus de réseau et pense qu'ils représentent seulement « un cas limite de la structure réticulée typique, par suite du grand développement de la caryolymphe et de la réduction concomitante du réseau ».

Guilliermond et Gautheret (1937) puis Guilliermond (1938) conservent le nom de prochromosomes pour désigner les corpuscules qu'ils ont étudiés dans le noyau du Radis et dans celui de la Courge, mais leurs descriptions ne diffèrent pas essentiellement de celles de Sœur Doutreligne (1933). Leurs prochromosomes correspondent très sensiblement aux euchromocentres de Grégoire et de son élève.

Doulat, enfin, adopte pour les noyaux à euchromocentres la définition suivante : « noyaux dont la chromatine paraît également localisée dans des filaments spiralés, beaucoup moins longs que les précédents<sup>1</sup>, qui ne sont plus chromatiques que sur une toute petite portion de leur trajet, et cela dans une région bien définie et constante. Ils se montrent généralement associés à une portion de matrix, parfois facilement visible et n'occupent plus que la périphérie des sections du nucléoplasme, où ils sont arrangés sous une forme globuleuse. Ils laissent entre eux de grands espaces de nucléoplasme dans lesquels, à part un nucléole volumineux, il ne semble pas que l'on puisse déceler la moindre structure. » On voit par ces lignes que le savant grenoblois ne fait plus entrer dans sa définition la constance du nombre des euchromocentres; et dans le *Tropaeolum majus*, il décrit un noyau où le nombre de ces éléments

<sup>1</sup> L'auteur désigne par ces mots les noyaux du type réticulé.

est supérieur à celui des chromosomes. Dans ce sens, il nous semble que la définition de Doulat diffère légèrement de celle posée par Grégoire. Dans la suite de cet exposé, nous croyons utile, pour éviter des confusions, de nous en tenir pour les euchromocentres à la définition des auteurs belges.

Passons en revue maintenant les autres types de noyaux qui ont été décrits et dont la plupart sont intermédiaires entre les deux grandes classes désignées plus haut, et examinons quelques classifications proposées pour les structures nucléaires. Il faut bien avouer qu'il règne encore dans ce domaine une assez grande confusion, les caryologistes utilisant presque tous des techniques différentes et travaillant la plupart du temps sur des objets différents. Par suite, il est souvent difficile de se rendre compte si un type décrit par tel auteur peut être homologué à tel autre déjà défini par un auteur différent.

Eichhorn, en 1931, introduit à côté des noyaux réticulés et à prochromosomes, le type *Pinus-Vicia* ou type à *chromocentres*. Ce sont des noyaux structurés dont le réseau porte un nombre plus ou moins élevé de chromocentres. Plus tard (1935), il y ajoute deux types de noyaux, l'un sans réseau : celui du *Fatshedera* ou à chromocentres multiples, qui porte des chromocentres dont plusieurs concourent, à la prophase, à former un chromosome; et celui du *Ricin* et du *Musa Ensete*, qui ressemble beaucoup au type à euchromocentres de la Sœur Doutreligne, mais dans lequel Eichhorn décrit un fin réseau achromatique. Il faut ajouter que pour Eichhorn, prochromosomes et euchromocentres ne sont point synonymes. Les premiers sont pour l'auteur français très semblables à des chromosomes qui persisteraient rapetissés dans le noyau interphasique et donneraient par simple accroissement de leur taille, et *sans participation d'aucun réseau*, les chromosomes prophasiques. Les seconds seraient liés à la présence d'un « réseau achromatique ». On sait que la Sœur Doutreligne n'a jamais reconnu le type à prochromosomes d'Eichhorn; d'autre part l'auteur belge nie qu'il y ait dans *Fatshedera*, *Gossypium*, etc., plus de chromocentres que de chromosomes. Quant au type *Vicia-Pinus*, elle le ramène au type réticulé ordinaire, considérant les chromocentres d'Eichhorn comme de simples empâtements. La Sœur Doutreligne s'en tient donc aux deux types principaux de noyaux, entre lesquels existe toutefois un intermédiaire, les noyaux à polarité chromatique décrits par elle dans *Pastinaca*. Ces noyaux réticulés possèdent des chromosomes qui, à la télophase, s'allongent en filaments flexueux dont la région médiane seule reste chromatique. La portion qui garde la chromatique est ici beaucoup plus longue que dans les noyaux à euchromocentres.

Gazet du Chatelier (1936) décrit dans le *Sterculia plataniifolia* ce qu'il appelle un nouveau type de noyau interphasique, mais celui-ci ne paraît pas du tout différer du noyau à euchromocentres,

comme l'a relevé d'ailleurs M<sup>me</sup> Doutreligne (1939). Dans son mémoire de 1939, G a z e t d u C h a t e l i e r semble méconnaître l'existence des noyaux réticulés et cite deux grandes catégories de noyaux somatiques chez les plantes : les noyaux chromocentriques et les noyaux prochromosomiques.

H e i t z , qui s'est spécialisé dans l'étude des chromocentres (sensu lato), écarte d'abord l'idée qu'il s'agit d'amas de chromatine apparaissant par hasard dans certains noyaux (« Luxuserscheinungen »). En tous cas, on ne peut interpréter ainsi les chromocentres qui se forment à la télophase. Ceux-ci sont toujours pour l'auteur des portions *parfaitement déterminées* de chromosomes qui ne subissent pas l'habituelle régression télophasique parce qu'ils sont constitués d'une matière spéciale, l'« hétérochromatine », qu'il oppose à l'« euchromatine » qui, à l'interphase, disparaît dans l'enchylème. H e i t z (1932) distingue des *euchromocentres ou prochromosomes*, qui sont toujours en même nombre que les chromosomes (sauf dans le cas des satellites) (*Lactuca denticulata*, *Thalictrum aquilegifolium*), des *chromocentres chromomériques*, dont le nombre n'est pas fixé parce qu'ils résultent de la coalescence d'un nombre variable de chromomères (= portions de chromonemas) : (*Vicia*, *Allium*), des chromocentres *ordinaires* (*Pellia* et autres Hépatiques), qui sont des fragments de certains chromosomes généralement de taille élevée ne subissant pas la régression télophasique. Ceux-ci sont le plus souvent en nombre inférieur à celui des chromosomes; enfin des *chromocentres composés* (Sammelchromozentren) (*Victoria regia*), qui sont des amas périphériques de taille très élevée se formant par la coalescence des « prochromosomes ». Quant aux noyaux à calotte que l'auteur a vus chez *Hordeum* par exemple, il les interprète comme des noyaux où les chromocentres (vraisemblablement composés) se forment dans la région « proximale » des noyaux auxquels ils donnent une polarité accentuée. La classification de H e i t z est basée exclusivement sur le comportement des chromocentres, et l'auteur ne s'est pas préoccupé semble-t-il, de savoir si les types de noyaux qu'il décrit comportent un réseau, oui ou non. Il paraît admettre, d'ailleurs, que dans les cas où on trouve des chromocentres, il existe un stade où ceux-ci ne sont plus distincts comme tels, mais se pulvérissent plus ou moins dans le noyau. C'est ce que H e i t z appelle des « Zerstäubungsstadien », et il considère ces stades comme de très jeunes prophases. La classification de H e i t z apporte-t-elle de nouveaux types de structure ? Bien que l'auteur s'en défende, il nous semble que la plupart de ses noyaux à chromocentres (exception faite pour ceux à prochromosomes et ceux à polarité chromatique) correspondent au type *Vicia-Pinus* d'E i c h h o r n . Seule son interprétation du rôle et de l'origine des chromocentres diffère profondément de celle de l'auteur français. Les noyaux à calotte (Kappenkerne) peuvent être

homologués aux noyaux à polarité chromatique de la Sœur D o u t r e - l i g n e.

Seuls les noyaux à *chromocentres composés* nous paraissent constituer un type nouveau et important de structure.

Pour P. D a n g e a r d , qui, nous l'avons vu plus haut, admet un réseau également dans les noyaux du type euchromocentrique, les divers types de structure nucléaire forment une série continue : type réticulé, type réticulé avec chromocentres sur le réseau, noyaux presque homogènes sans chromocentres, noyaux euchromocentriques, noyaux à chromocentres composés réunis ou non par un réseau (citation de M<sup>le</sup> D e l a y . 1940). On voit par là que D a n g e a r d reconnaît les noyaux à chromocentres composés; en plus des types précédemment décrits par d'autres auteurs et auxquels les siens correspondent plus ou moins, il admet (1935) un type de *noyau non structuré, sans chromocentres* (*Cyclantera*).

D o u l a t (1943), dont les importantes recherches ont montré une grande analogie de structure entre les chromosomes de tous les Spermatophytes s'en tient aux deux types principaux de noyaux reconnus par G u i l l i e r m o n d et G a u t h e r e t . La question paraît d'ailleurs moins importante pour lui que pour d'autres Caryologistes moins convaincus de l'identité foncière des divers types nucléaires. Puisque les noyaux réticulés et à euchromocentres ne diffèrent pas essentiellement, il admet qu'il peut exister entre ces deux types toutes sortes d'intermédiaires et il en décrit un dans *Plantago*, où le noyau est à polarité chromatique. L'auteur dans son mémoire de 1943, ne croit pas nécessaire de faire, à la suite d'E i c h h o r n , un type spécial du noyau des Gymnospermes, mais dans un travail de 1944, D o u l a t décrit lui-même dans le *Phoenix dactylifera* « des organites chromatophiles qui n'ont pas la valeur des euchromocentres de G r é g o i r e , mais des chromocentres qu'E i c h h o r n signale chez les Gymnospermes et plus particulièrement chez les *Pinus Pinea* et *halepensis* ».

M<sup>le</sup> D e l a y enfin qui poursuit une vaste enquête sur les structures nucléaires, a décrit (1940) chez les Légumineuses, des structures assez variées allant d'un réseau dense et régulier, à une absence complète de réseau (noyaux à euchromocentres). Entre ces deux extrêmes se placent des réseaux « lâches et légers » portant le plus souvent des chromocentres dont le nombre et la taille sont loin d'être fixes. Enfin, dans *Ceratonia*, elle voit un réseau extrêmement léger presque dépourvu de chromocentres et constate que ce noyau ne correspond exactement à aucun type connu. Peut-être ce cas ressemble-t-il à celui décrit par P. D a n g e a r d dans *Cyclantera*. M<sup>le</sup> D e l a y , après avoir étudié de nombreux noyaux de Dicotylédones (résultats en partie encore non publiés) classe les structures nucléaires en quatre catégories, basées sur l'importance du réseau :

Noyaux euréticulés

- » réticulés
- » semi-réticulés
- » aréticulés

L'auteur fait rentrer dans la première classe les noyaux à réseau important, sans chromocentres ou du type *Vicia*, dans la deuxième, les noyaux à calotte, dans la troisième, des noyaux généralement à chromocentres simples ou composés. Enfin, les noyaux à euchromocentres seraient un cas particulier (ou cas limite, selon l'expression de P. D a n g e a r d) du type aréticulé. Nous reparlerons dans la discussion de la classification de M<sup>lle</sup> D e l a y , contentons-nous pour l'instant de remarquer qu'elle représente à peu près l'opposé de celle de H e i t z . H e i t z construit la sienne sur les chromocentres, M<sup>lle</sup> D e l a y sur l'élément réticulé du noyau.

**Noyau des Caryophyllacées.**

Les indications bibliographiques sur la structure du noyau au repos dans cette famille sont extrêmement rares. Tout au plus avons-nous relevé dans une enquête rapide de H e i t z (1929) sur la présence des chromocentres chez les Angiospermes que *Silene* et *Melandrium* (qui sont classés dans les espèces à petits chromosomes) n'ont pas de chromocentres. Par contre *Cerastium* (également à petits chromosomes) en aurait. Aucun des nombreux cytologistes qui ont étudié les chromosomes de *Melandrium album* ou *rubrum* n'a jeté les yeux, à notre connaissance, sur les noyaux au repos de ces plantes<sup>1</sup>. C'est sans doute que ceux-ci ne présentaient rien de particulier. Ce renseignement négatif, et celui positif mais très laconique de H e i t z sont les seuls renseignements que nous ayons trouvés sur la structure du noyau chez les Caryophyllacées.

**b. Observations personnelles.**

L'étude du noyau au repos a été faite presque essentiellement sur le matériel Helly-Feulgen, parfois, dans les boutons floraux, sur des objets fixés au Nawaschine et colorés au Feulgen. La coloration à l'hématoxyline après fixation au Nawaschine ne nous paraît pas convenir à l'étude des structures délicates. Les réseaux fins et réguliers que l'on distingue au Feulgen sont disloqués ou portent des empâtements à l'hématoxyline; parfois, seuls les chromocentres sont visibles. Nous sommes sur ce point en plein accord avec M<sup>lle</sup> D e l a y qui, dans son mémoire de 1940, a fait une remarque analogue. Nous avons toujours trouvé que la coloration à l'hématoxyline exagérait l'aspect chromocentrique des noyaux, tandis que les réseaux se coloraient peu

<sup>1</sup> A l'exception de H e i t z .

ou pas. Ceci semble tenir surtout à la nature de certains noyaux car nous avons obtenu des réseaux très bien colorés par l'hématoxyline dans la racine de blé par exemple et également dans les espèces de Silénoïdées à noyau fortement réticulé. Mais dès que le réseau devient plus léger<sup>1</sup>, comme on peut s'en convaincre sur les préparations au Feulgen, il ne prend plus uniformément l'hématoxyline et nous ne sommes jamais parvenu, malgré toute la peine que nous nous sommes donnée dans ce but, à différencier convenablement des coupes faites dans les espèces à réseau fin. Ou bien le noyau reste densément noir, ou bien il se décolore en bloc ne laissant apercevoir sur un fond homogène que des chromocentres fortement teintés en noir. On pourrait peut-être se baser sur cette propriété pour établir un critère de séparation entre les noyaux euréticulés et réticulés.

Nous décrirons maintenant les noyaux des genres que nous avons étudiés. Les figures auxquelles nous nous permettons de renvoyer le lecteur se trouvent toutes sur la planche 12.

#### Cucubalus L.

Le noyau interphasique (figure 1) présente un réseau tout à fait régulier, sans aucun chromocentre, et fortement coloré. Toutefois, comparé à celui du blé ou de l'oignon, ce réseau semble plus fin et plus lâche, les espaces entre les « mailles » étant plus grands. Nous serions tenté de rattacher ce type aux noyaux euréticulés de M<sup>me</sup> D e l a y. En regardant de près la structure, nous pensons qu'à la rigueur, on pourrait y voir des chromonemas spiralés, parce que de très petits empâtements situés de place en place évoquent un peu un filament enroulé en hélice. Mais les systèmes de points nous paraissent beaucoup plus rapprochés, les anastomoses plus importantes que sur la figure 6 de Doulat. Ceci n'a d'ailleurs rien d'étonnant puisque nous n'avons pas employé le même fixateur. Les chromosomes sont longs, le clivage prophasique très net. A la métaphase les chromosomes dressent souvent leurs extrémités en dehors de la plaque équatoriale. Ces extrémités sont fortement et nettement clivées, ce qu'on aperçoit même dans les plaques vues du pôle. A la télophase, les noyaux subissent un aplatissement plus marqué aux bords qu'au centre, il en résulte une courbure dont la concavité est tournée vers le noyau sœur. Ceci donne aux chromosomes à ce stade une forme de griffe très caractéristique (figure 2). Sur des télophases tardives, nous avons vu parfois nettement des aspects plus ou moins en spirale, concordant avec les descriptions de Doulat (figures 3 et 4). A l'interphase, il y a 1, 2 ou 3 nucléoles; la pluralité des nucléoles est surtout fréquente dans la région des initiales. Il y a lieu de dire ici que dans toutes les Silénoïdées que nous avons étudiées, la dernière assise du der-

<sup>1</sup> Ceci paraît précisément être le cas chez beaucoup de Légumineuse étudiées par M<sup>me</sup> D e l a y.

matogène<sup>1</sup> a des cellules allongées radialement, sur les coupes transversales, et la première du périblème des cellules allongées tangentiellement. Dans ces deux assises les noyaux ont des particularités constantes. Ils sont de très grande taille dans la plupart des espèces, et ont des nucléoles très volumineux. Les cellules de la première assise du périblème se divisent très rapidement, ce qu'on voit fort bien sur les coupes longitudinales, où leur diamètre dans le sens de l'axe est toujours très faible. Il en résulte que sur les coupes transversales, ces cellules paraissent parfois binucléées. En faisant varier la mise au point on s'aperçoit toujours alors qu'un des noyaux est placé en dessous de l'autre. L'examen des coupes longitudinales confirme cette manière de voir en montrant à quel point les noyaux de deux cellules voisines peuvent être rapprochés.

Sur les préparations colorées à l'hématoxyline, le réseau se teinte assez régulièrement et paraît encore important. Toutefois il est plus lâche qu'au Feulgen : le noyau a plutôt un aspect granuleux. Tout se passe comme si l'hématoxyline ne colorait pas toute la chromatine du noyau ou ne se déposait qu'en certains points du réseau. Les télophases tardives montrent une polarité chromatique assez nette, rappelant un peu les noyaux à calotte.

#### *Lychnis L.*

Dans le *Lychnis cognata L.* nous avons trouvé un noyau semblable en tous points à celui du *Cucubalus*. Nous n'en referons pas la description. Contentons-nous d'ajouter que la polarité chromatique y apparaît très nettement à la télophase tardive, également sur des préparations au Feulgen (figure 8). Ce phénomène, visible dans les racines, est plus manifeste encore dans le méristème des boutons floraux. A la prophase les chromatides se montrent enroulées l'une autour de l'autre de façon indubitable. Le noyau quiescent ne diffère du noyau interphasique que par la taille moins élevée du nucléole. Nous reviendrons sur ce point dans le chapitre V. La pluralité des nucléoles est assez fréquente. Dans une coupe, sur 348 noyaux,

197	ont	1	nucléole
120	»	2	nucléoles
28	»	3	nucléoles
3	»	4	nucléoles

A la télophase, il y a toujours plusieurs nucléoles. Ceux-ci paraissent fusionner en partie pendant l'interphase, en partie pendant la prophase. Le volumineux organite qui en résulte disparaît toujours complètement à la métaphase.

<sup>1</sup> Il s'agit, comme nous avons pu le vérifier, de l'assise qui deviendra l'assise pilifère. Celle-ci dérive, en effet, du dermatogène chez les Nicotylédones. Toutefois, au point de vue caryologique, cette assise ressemble beaucoup plus au périblème qu'au dermatogène.

### Autres espèces du genre *Lychnis*.

Les *Lychnis coronaria*, *flos Jovis* et *flos cuculi* possèdent également un noyau réticulé mais plus petit que celui du *Lychnis cognata*. Sur les préparations au Feulgen, le réseau est encore assez chromatique, beaucoup moins toutefois que dans l'espèce précédente. On n'y décèle aucun chromocentre. Sur les coupes à l'hémostoxine, le réseau se colore de façon quelque peu inégale, certaines mailles périphériques retenant fortement la laque ferrique, tandis que les parties centrales se distinguent mal. Le noyau de ces espèces qui présente comme celui de *Lychnis cognata* et de *Cucubalus* une certaine polarité chromatique à la télophase tardive, nous paraît rentrer dans la catégorie des noyaux réticulés de M<sup>lle</sup> Dela y.

### *Viscaria Röhl.*

Les espèces que nous avons examinées : *V. alpina* et *V. Sartorii* ont un noyau du type réticulé tout à fait semblable à celui des trois *Lychnis* que nous venons de citer. Le réseau se colore irrégulièrement à l'hémostoxine.

### *Melandrium Röhl.*

Le noyau des *Melandrium album* et *rubrum* appartient aussi au type réticulé, et nos observations confirment ainsi celles de Heitz (1929). Sur les coupes au Feulgen, le réseau est moins chromophile que dans *Cucubalus* et *Lychnis cognata*, il paraît aussi moins régulier que dans les espèces précédentes, et on note dans certains noyaux une légère tendance à la formation d'amas périphériques très lâches, ou de traînées un peu plus colorées. Cette tendance, discernable seulement à un examen attentif, est fortement accusée par la coloration à l'hémostoxine. Parfois, le noyau paraît presque porteur de chromocentres périphériques : lorsqu'on fait varier la mise au point, ces chromocentres qui semblaient sphériques se révèlent être les coupes optiques de filaments ou de travées du réseau, seules colorées par la laque ferrique et disposées contre la membrane nucléaire. Nous fiant davantage aux résultats de la méthode de Feulgen, pour les raisons indiquées ci-dessus, en plein accord d'ailleurs avec M<sup>lle</sup> Dela y et Doulat (pages 175—176), nous considérerons donc le noyau du *Melandrium* comme réticulé; nos observations à l'hémostoxine servant à nous confirmer dans l'idée que le noyau n'est plus ici euréticulé.

### *Silene L.*

Nous avons accordé une attention spéciale à ce genre que les systématiciens placent au centre de la sous-famille des Silénoïdées : « *genus vastissimum undique ad reliqua radios emittens* » (Fries, cité par

Rohrbach, 1868). Quinze espèces ont été examinées, appartenant autant que possible à des sections différentes. Tous les *Silene* étudiés se rattachent à deux types de structure : le type réticulé, qui est d'ailleurs le plus répandu, et un type semi-réticulé à chromocentres, présent dans quelques espèces à petits chromosomes. Nous décrirons tout d'abord le noyau du *Silene Sendtneri L.* que nous pouvons prendre pour type de tous les *Silene* à noyau réticulé.

Ici, le désaccord entre la méthode de Feulgen et l'hématoxyline est plus frappant encore que dans les genres précédents : réseau fin, encore assez chromophile mais homogène dans le premier cas (figure 5), réseau toujours hétérogène, irrégulièrement coloré ou absence complète de réseau dans le deuxième cas. Ce qui prouve à l'évidence que la coloration à l'hématoxyline ne convient pas à ce genre de noyau, c'est que les résultats de cette méthode sont inconstants. Sur une même coupe, certains noyaux montrent un réticulum plus ou moins bien teinté, d'autres n'en présentent pas trace. Le plus souvent, sur les coupes assez fortement différenciées, on ne voit pas de réseau mais des corpuscules noirs punctiformes ou allongés, qui pourraient passer pour des chromocentres mais sont bien plutôt des mailles ou fragments de mailles du réseau ayant seuls gardé le colorant. Les noyaux de la région des initiales montrent au Feulgen un réticulum particulièrement fin. Dans le matériel hématoxyline-érythrosine, ce délicat réseau est visible aussi, mais apparemment il ne prend pas l'hématoxyline et se colore en rouge seulement. Dans une note précédente (1943 a), nous avions déjà signalé cette particularité dans le noyau du *Silene ayachica* (figure 9). Le nombre des nucléoles est le plus souvent de 1; sur une centaine de noyaux nous en avons observé 25 avec 2 nucléoles; ce sont en général des noyaux de la région des initiales, ou des noyaux allongés du plérome ou de la première assise du périblème. Rarement, on observe plus de deux nucléoles. Les télophases tardives montrent fréquemment une certaine polarité chromatique des noyaux. Tous les Botryosilènes étudiés ont un noyau semblable à celui du *Silene Sendtneri*. Il en est de même des *Silene Saxifraga* et *Armeria* parmi les Dichasiosilènes.

Dans *S. gallica*, *S. dichotoma* et *S. ayachica*, le réseau est plus fin et moins chromophile. Le noyau de cette dernière espèce a fait l'objet d'une note spéciale (1943 a), dans laquelle nous avons montré que la structure n'était pas exactement la même partout (il s'agit des préparations au Feulgen, bien entendu). C'est ainsi que les noyaux de la coiffe ont un réseau plus dense, souvent pourvu de quelques chromocentres fortement colorés. Les nucléoles y sont très petits (figure 7). Dans le plérome, on trouve fréquemment des noyaux allongés contenant 2 ou 3 nucléoles, on y remarque des amas de chromatine à la périphérie et à l'intérieur où ils divisent le noyau en deux ou trois secteurs comprenant chacun un nucléole (figure 6). Enfin, dans la première assise

du périblème, le réseau très délicat paraît périphérique, peut-être à cause de la grande auréole périnucléolaire, et il porte souvent quelques chromocentres de taille et de forme inégales (figure 10). On peut, à notre avis, considérer le noyau du *Silene ayachica* comme intermédiaire entre le type réticulé et le type semi-réticulé.

Passons maintenant à la description des noyaux se rattachant à ce dernier type. Nous les avons étudiés surtout dans *S. ciliata*. Cette espèce, fortement polyptéloïde (voir chapitre III), a des chromosomes nombreux et petits. Les noyaux interphasiques du méristème des racines, sur les préparations au Feulgen, montrent un réseau très fin et peu chromophile avec des chromocentres de taille variable. Les uns sont assez gros, les autres à la limite de la visibilité. Leur contour n'est en général pas bien délimité vis-à-vis du réseau et souvent ils paraissent un peu effilochés (figure 11). Dans certains noyaux, ils sont remplacés par deux ou trois amas lâches et plus volumineux (région des initiales). Le nucléole, généralement unique (sauf dans les noyaux des initiales, où on en compte jusqu'à 6) est très grand. Nous avons observé des noyaux très bien fixés dans le méristème des boutons floraux. La structure y est la même que dans les racines, mais le nombre des nucléoles est en général très élevé et peut atteindre la dizaine. À la télophase, une partie seule du chromosome reste visible sous forme d'un chromocentre punctiforme ou légèrement allongé. Il est possible que ce soit la partie centrale (proximale de Heitz) mais nous ne pouvons rien avancer de précis à ce sujet. Ce qui est certain, *c'est que les jeunes télophasies ne montrent que des chromocentres*, plus courts que les chromosomes, *sans trace de réseau* (figure 12) et cela aussi bien sur des vues de profil que sur des vues polaires. Dans les télophasies tardives, l'aspect change et les chromocentres commencent à s'estomper. Il est extrêmement vraisemblable que le réseau qui apparaît à ce stade vient de la désagrégation partielle des chromocentres. Ceux-ci peuvent se réunir à plusieurs et constituer des chromocentres composés (Sammelchromozentren de Heitz) qui, dans cette espèce, ne sont jamais très grands. Les prophases sont précédées d'un stage d'homogénéisation du noyau qui paraît correspondre à ce que Heitz appelle des « Zerstäubungsstadien » : les chromocentres se résolvent en fines granulations. En même temps, l'aspect plus serré du réseau donne l'impression que la portion des chromosomes qui avait disparu dans l'enchylème redevient visible. La prophase dès lors ressemble à celle des noyaux réticulés, sauf que le clivage est impossible à voir dans ces chromosomes très petits. Enfin, sur les préparations à l'hématoxyline, on ne voit plus trace de réseau et seuls les chromocentres apparaissent en noir à côté du ou des nucléoles, dont il n'est pas toujours possible de les distinguer, car certains nucléoles ici sont très petits (dermatogène par exemple).

Nous avons observé des phénomènes du même genre dans *Silene Martyi*, où toutefois la partie du chromosome qui reste colorée à la télophase et constituera le chromocentre est plus allongée que dans l'espèce précédente.

***Heliosperma (Rchb.) A. Br.***

Tandis que l'*Heliosperma alpestre* possède un noyau réticulé semblable à celui de la majorité des *Silene*, l'*Heliosperma pudibundum* offre les mêmes aspects nucléaires que le *Silene Martyi*. Son noyau se rattache donc au type semi-réticulé.

***Drypis L.***

Nous avons décrit le noyau de ce genre monotypique dans une note antérieure (1943 b). Nous ne ferons ici que résumer nos observations en les complétant avec celles que nous avons pu faire depuis. Le noyau interphasique comporte presque toujours un (rarement deux) nucléole. On y voit en outre sur les préparations au Feulgen un réseau très lâche et peu chromophile et d'énormes chromocentres périphériques assez fortement colorés en rouge. Le nombre de ces amas chromatiniens n'est pas fixe, il varie d'un noyau à l'autre, et en moyenne, atteint une quinzaine. Leur forme est assez souvent sphérique, parfois étoilée ou allongée, mais en aucun cas leur contour n'est franc. Bien plutôt, les chromocentres s'effilochent sur les bords prenant contact en plus d'un point avec les éléments du réseau (figure 16). A la télophase tardive, il ne reste des chromosomes (très petits dans cette espèce), qu'un nodule allongé et fusiforme qui paraît bien représenter leur partie centrale. Pas plus que dans le *Silene ciliata*, on ne peut déceler à ce moment le moindre réseau. L'aspect ressemble beaucoup à celui des noyaux euchromocentriques (figure 14). Un peu plus tard (figure 15) les euchromocentres deviennent plus flous et moins colorés, en outre, ils prennent contact les uns avec les autres et deviennent les carrefours des traînées chromatiques, à la vérité assez discrètes, qui vont constituer le réseau. Il semble hors de doute que les volumineux amas du noyau interphasique et du noyau quiescent sont des chromocentres composés, formés par la coalescence des chromocentres de la télophase. Si l'on adopte la manière de voir de Doulat, on dira que la matrix, ou du moins la portion qui subsiste d'elle à l'interphase n'est pas complètement séparée ici de l'enchylème comme dans les noyaux euchromocentriques, mais garde un état « dispersé » favorisant la coalescence des portions venant de plusieurs chromosomes différents. Il y a là déjà une raison de considérer le noyau du *Drypis spinosa* comme un type intermédiaire.

Les jeunes prophases sont précédées d'un stade d'homogénéisation tout à fait comparable aux « Zerstäubungsstadien » de Heitz. Le réseau devient à la fois plus serré et plus apparent, les chromocentres se ré-

solvent en granulations qui demeurent plus rapprochées en certains points du noyau (figure 18). La prophase présente une particularité qui s'explique fort bien par les considérations qui précèdent : les chromosomes au lieu d'apparaître isolément, prennent naissance par petits groupes plus ou moins étoilés (figure 17). Il semble donc, et ce fait n'est pas sans importance, que les chromocentres, bien que devenus indistincts, ne sont pas épargnés dans le noyau mais ont conservé à peu près la position qu'ils occupaient dans les amas chromatiniens de l'interphase. A part cette disposition constante et caractéristique, la prophase ressemble à celle des noyaux réticulés puisque les chromocentres deviennent indistincts à la préprophase.

Dans les méristèmes radiculaires, on ne voit pas exclusivement des noyaux possédant l'organisation décrite ci-dessus. Dans la première assise du périblème dont les cellules, comme nous l'avons dit (page 379), se divisent très rapidement, les chromocentres sont rarement composés ; ils gardent pendant la courte interphase à peu de chose près l'aspect qu'ils ont à la télophase tardive, s'estompent simplement un peu et s'anastomosent au moyen d'un très fin réseau ; celui-ci disparaît à la prophase qui ne semble pas précédée ici d'un stade d'homogénéisation. Les chromosomes prophasiques paraissent s'édifier comme dans les noyaux euchromocentriques, c'est-à-dire que les chromocentres s'allongent par leurs extrémités dont la chromatine devenue invisible à la télophase réapparaît à ce moment. Qu'une telle différence dans la structure du noyau soit vraiment en relation avec une durée plus courte de l'interphase nous paraît prouvé par le fait que dans des racines ayant sans doute crû lentement et ne présentant presque pas de mitoses, tous les noyaux avaient de gros chromocentres composés. Ce polymorphisme nucléaire constitue une deuxième raison de considérer le noyau du *Drypis* comme appartenant à un type intermédiaire d'autant plus que la prophase paraît s'effectuer tantôt suivant le type réticulé, tantôt suivant le type euchromocentrique. Il y a donc dans cette espèce une assez grande labilité des architectures nucléaires. L'observation des noyaux de la première assise du périblème nous confirme dans l'idée que la coalescence des chromocentres se produit surtout lorsque ceux-ci se trouvent désagrégés, et nous avons peine à croire qu'il puisse y avoir des chromocentres composés dans un noyau du type euchromocentrique pur.

Mentionnons pour terminer que dans la région des initiales, comme aussi dans le tissu archesporial, on trouve des noyaux qui diffèrent des précédents par un réseau beaucoup plus accusé et plus homogène, ne portant qu'un petit nombre de chromocentres assez gros mais très lâches (figure 13).

Enfin, ajoutons que les préparations à l'hématoxyline mettent fort bien en évidence les chromocentres simples ou composés des noyaux du *Drypis*, mais le réseau qui les joint ne se colore pas.

### Saponaria L.

Le *Saponaria officinalis* montre un noyau réticulé tandis que les deux espèces *S. ocymoides* et *S. pulvinaris* se rattachent au type semi-réticulé. Nous avons étudié plus particulièrement le cas du *S. ocymoides*. Certains noyaux du méristème de la racine ressemblent à ceux du *Drypis* et possèdent également des chromocentres composés plus ou moins sphériques (figure 21). Mais la plupart du temps, les chromocentres sont plus allongés et ne méritent guère ce nom. Il s'agit bien plutôt de traînées fortement chromatiques assez indépendantes dans le noyau, réunies cependant par des tractus moins colorés. Nous avons essayé de donner une idée de cette structure dans les figures 19 et 22 qui représentent des noyaux du périblème en coupe transversale et longitudinale. La figure 20 se rapporte au plérome où les traînées chromatiques sont plus épaisses et coexistent avec de gros amas d'un rouge intense. Cette différence est due sans doute à la taille moins élevée des noyaux du plérome et l'on retrouve les mêmes conditions dans le méristème des pièces florales. A la télophase, il subsiste apparemment de chaque chromosome une région allongée et assez importante. Nous n'avons pu observer si c'était la région médiane. Les images télophasiques sont moins claires que dans les espèces à noyau semi-réticulé que nous avons vues jusqu'ici (*Silene ciliata* et *Drypis*) et très tôt les cordons demeurés chromatiques s'estompent, s'effilochent et se dispersent partiellement dans l'enchylème, en prenant contact les uns avec les autres. Dans les noyaux interphasiques il est impossible de dénombrer les chromocentres dont, en général, les limites sont très peu précises. D'ailleurs, un tel dénombrement ne signifierait pas grand-chose puisqu'il semble y avoir dans un seul et même noyau tous les intermédiaires entre les cordons allongés dont chacun vient d'un seul chromosome et les amas ressemblant aux chromocentres composés du *Drypis*, encore qu'ils soient plus lâches et moins volumineux. Les prophases sont précédées d'un stade d'homogénéisation, au cours duquel la chromatine disparue à la télophase semble surgir à nouveau sous forme de mailles du réseau.

Le noyau du *Saponaria ocymoides* n'a le plus souvent qu'un nucléole, plus rarement deux. Sur les préparations à l'hématoxyline, les chromocentres sont bien nets et ont le même aspect qu'au Feulgen, mais le réseau n'apparaît pas. Les chromosomes prophasiques sont en général très longs (dolichonema).

### Vaccaria Medik.

Le noyau du *Vaccaria pyramidata* présente des analogies avec celui du *Saponaria ocymoides*. A la télophase, il reste de chaque chromosome un cordon encore assez important. Ces éléments sont disposés dans tous

les sens et non localisés dans la région proximale comme les anses chromatiques des noyaux à calotte. Plus tard, ils se comportent comme dans l'espèce précédente, en sorte que le noyau interphasique présente à nouveau des traînées fortement colorées en rouge et des centres plus ou moins effilochés (figure 23). Toutefois, l'on rencontre aussi un grand nombre de noyaux à réseau dense et régulier, peu chromophile et dépourvu de chromocentres. Il est difficile de dire si cette structure réticulée vient seulement d'une désagrégation très avancée des chromocentres ou si ce phénomène est conjugué avec une réapparition précoce de la chromatine disparue à la télophase. Si cette dernière hypothèse était juste, le stade d'homogénéisation apparaîtrait de très bonne heure dans ces noyaux-là. Quoi qu'il en soit, le noyau du *Vaccaria*, tout en étant semi-réticulé, se rapproche du type réticulé dont il se distingue par la présence fréquente de chromocentres. D'autre part, il offre une plus grande labilité de structure que celui du *Saponaria ocymoides*.

#### **Agrostemma L.**

Si nous plaçons ce genre ici, c'est que le noyau de la Nielle se rapproche plus de celui des *Diantheæ* que de celui de la majorité des *Lychnideæ*. D'une façon générale, il ressemble à celui du *Vaccaria*, mais s'en distingue par les traits suivants : 1<sup>o</sup> Les portions de chromosomes qui subsistent à la télophase sont moins allongées. 2<sup>o</sup> Les chromocentres du noyau interphasique tendent à devenir sphériques, ils sont moins dispersés dans l'enchylème.

La figure 29 représente un noyau de la première assise du périblème. Le nucléole très volumineux est entouré d'une large auréole et le réseau portant des chromocentres sphériques très nets est repoussé à la périphérie. Les figures 24 et 25 se rapportent à la dernière assise du dermatogène. L'aspect chromocentrique est un peu moins net et ces noyaux rappellent ceux de *Vaccaria* et de *Saponaria ocymoides*. Dans le méristème des boutons floraux, on voit aussi des noyaux à chromocentres bien marqués (figure 26); ils voisinent avec d'autres dont les chromocentres sont peu apparents mais présentent à la place un gros amas de texture lâche (figure 27). La prophase est encore précédée d'un stade d'homogénéisation et les chromocentres sont absolument invisibles dans les jeunes stades. Enfin, mentionnons que le nucléole est le plus souvent unique à l'interphase, bien que la Nielle soit une espèce tétraploïde. Toutefois, cet organite atteint une très grande taille, surtout dans la première assise du périblème. Sur les préparations à l'hématoxyline, sans coloration de fond par l'érythrosine, les chromocentres apparaissent avec la plus grande netteté et gardent l'aspect qu'ils ont au Feulgen, mais comme toujours, le réseau est quasi invisible.

### Gypsophila L.

Nous prendrons pour type le noyau du *G. pacifica*. La ressemblance avec *Agrostemma* est frappante. A la télophase, les chromocentres sont fortement raccourcis et à l'interphase deviennent punctiformes. Ils ne sont cependant pas absolument compacts, et on a l'impression qu'une partie de leur substance s'est désagrégée de façon à édifier un très vague réseau dont les mailles sont à la limite de la visibilité. Lorsqu'on veut essayer de compter les chromocentres, on éprouve les plus grandes difficultés, car si certains d'entre eux sont presque aussi nets que des euchromocentres, d'autres sont si fortement dispersés dans l'enchylème qu'on peut à peine les identifier. Pour cette raison, le nombre obtenu, d'ailleurs très variable d'un noyau à l'autre, est toujours en dessous du nombre des chromosomes. C'est dans la dernière assise du dermatogène et dans le plérome qu'on les distingue le mieux; dans la première assise du périblème, on a souvent l'impression d'avoir affaire à un réseau homogène, tant les chromocentres se sont amenuisés. Il est évident que la prophase de tels noyaux ne peut différer de celle des noyaux réticulés. Dans le cas où les chromocentres restent visibles durant toute l'interphase, il est probable qu'ici encore on ait un stade d'homogénéisation; nous avons toutefois relevé des images où les chromocentres paraissaient subsister à la préprophase, se comportant à peu près comme des euchromocentres.

La figure 28 représente le noyau du *Gypsophila repens*, et la figure 31 celui du *G. pacifica*.

Notons pour finir que sur des préparations à l'hématoxyline sans érythrosine, le noyau du *Gypsophila arenaria* donne l'impression d'être à euchromocentres. Cette impression disparaît lorsqu'on est en présence de colorations au Feulgen qui mettent en évidence le réseau.

### Tunica Scop. et Velezia L.

Le noyau interphasique du *Tunica prolifera* est caractérisé par un réseau extrêmement léger et peu chromophile portant, accolés à la membrane nucléaire, des chromocentres punctiformes également très discrets (figure 30). Ces derniers sont parfois difficiles à voir et paraissent manquer dans certains noyaux dont la prophase ressemble à celle des noyaux réticulés. Toutefois, nous avons aussi observé des cas où, au contraire, ils devenaient plus visibles au début de la prophase et paraissaient édifier les chromosomes comme dans les noyaux euchromocentriques. A l'hématoxyline, les chromocentres bien que très petits apparaissent avec une grande netteté.

Le *Tunica Saxifraga* et le *Velezia rigida* ont des noyaux fort semblables.

### Dianthus L.

Tous les *Dianthus* que nous avons examinés ont un noyau semi-réticulé. D'une espèce à l'autre, on note cependant quelques différences. C'est ainsi que les *D. kiusianus*, *barbatus* et *Simonkaianus* ont des chromocentres aux contours généralement mal délimités et un réseau assez développé. Le maximum de ce développement est atteint chez *D. kiusianus* qui a aussi les chromosomes les plus longs. Le noyau de cette espèce ne diffère pas beaucoup de celui du *Vaccaria* ou du *Saponaria ocymoides*. Dans *D. Simonkaianus*, hexaploïde, le nucléole est très volumineux. On observe parfois 3 ou 4 de ces organites. Nos figures 32 et 33 donnent une idée de la structure du noyau dans ce premier groupe de *Dianthus*.

Dans un deuxième groupe d'espèces comprenant *D. Caryophyllus* mais surtout *D. Armeria* et *D. deltoides*, le noyau tend vers le type euchromocentrique plus que dans aucune des espèces étudiées. A la télophase (figure 34), il ne reste de chaque chromosome qu'un nodule sphérique très net. A l'interphase, dans beaucoup de noyaux, le réseau est tellement discret qu'on peut se demander s'il ne s'agit pas plutôt d'une coloration positive uniforme de l'enchylème par le réactif de Schiff. Contre la membrane nucléaire apparaissent des chromocentres petits et sphériques au contour net. Ils sont plus petits cependant et moins nets que dans les espèces à euchromocentres que nous avons examinées à titre comparatif : le Radis et la Courge. La figure 35 représente le noyau interphasique du *D. Armeria*. A la prophase, les chromocentres ne disparaissent pas mais deviennent plus nets, ce qu'on peut interpréter en supposant que la portion très réduite de leur masse qui s'était désagrégée pour constituer le très fin réseau interphasique se fixe à nouveau sur eux. Ils s'allongent alors et leurs extrémités se recolorent comme cela se passe dans les noyaux euchromocentriques (figure 36). Bien que nos objets ne se prêtent pas à un examen approfondi de la question, nous avons plutôt l'impression que la partie la plus chromophile du chromosome prophasique en occupe le centre comme l'ont figuré dans leurs objets M<sup>me</sup> Doutreligne ainsi que Guilliermond et Gautherot.

Toutefois, à côté des noyaux que nous venons de décrire, les *D. Armeria* et *deltoides* en montrent toujours quelques autres, notamment dans la région des initiales, dont le réseau est plus coloré et les chromocentres invisibles. La prophase de ces noyaux ne peut s'accomplir que suivant le mode des noyaux réticulés. A l'hématoxyline, dans certains noyaux, à côté du nucléole, on ne distingue que les chromocentres sphériques et nets, bien que très petits, appliqués contre la membrane nucléaire. Dans d'autres noyaux, ils sont à leur tour devenus invisibles, et comme l'hématoxyline ne colore pas les très fins réseaux, ces noyaux paraissent dépourvus de toute structure.

### Considérations générales.

En résumé, nous avons observé dans la sous-famille des Silénoïdées les types de noyaux suivants :

- 1<sup>o</sup> *Un type euréticulé* dans *Lychnis cognata* et *Cucubalus baccifer*. Le réseau toutefois est moins serré que dans *Triticum* ou *Allium*; il se colore assez bien par l'hématoxyline, les noyaux ont une tendance à la polarité chromatique. Nombre des nucléoles : 1, 2, 3 ou 4.
- 2<sup>o</sup> *Un type réticulé*, dans plusieurs *Lychnis*, *Melandrium*, la plupart des *Silene*, *Heliosperma alpestre* et *Saponaria officinalis*. Le réseau est plus ou moins important et tend à devenir pâle et fin dans les espèces à chromosomes les plus petits (*Silene gallica* par exemple). En fin de télophase, les noyaux montrent de la polarité chromatique. Le réseau se colore très mal à l'hématoxyline, le nombre des nucléoles est en général de 1, moins souvent de 2.
- 3<sup>o</sup> *Plusieurs types semi-réticulés* allant du noyau à trainées chromatiques du *Saponaria ocymoides*, du *Vaccaria*, du *Dianthus kiusianus*, avec chromocentres mal définis et réseau encore important, au noyau à chromocentres nets et sphériques, avec réseau extrêmement fin des *Dianthus Armeria* et *deltoides* et du *Tunica prolifera*. Des intermédiaires se présentent dans *Gypsophila*, *Agrostemma*, certains *Silene*. Dans ces espèces, on voit à la fois des chromocentres et un réseau. Les premiers apparaissent à la télophase et sont des portions de chromosomes n'ayant pas subi la régression télophasique. *Dans les jeunes télophasies, on ne voit pas d'autre élément de structure, à part les nucléoles, ce qui permet de penser que le reste du chromosome est devenu invisible dans l'enchylème comme dans les noyaux euchromocentriques.* Quant au réseau qui apparaît à l'interphase, il résulte très vraisemblablement de la désagrégation d'une partie des chromocentres qui ainsi prennent contact les uns avec les autres. Le réseau est visible surtout dans les espèces dont les chromocentres sont mal délimités; lorsque ces derniers sont sphériques et bien nets, le réseau devient quasi invisible. Toutes les espèces à noyau semi-réticulé présentent un certain polymorphisme nucléaire, et à côté des noyaux à chromocentres, montrent toujours un certain nombre de noyaux à réseau homogène. Il en résulte que la prophase dans ces espèces peut s'accomplir tantôt suivant le type réticulé, tantôt suivant le mode euchromocentrique. Même lorsque les noyaux portent des chromocentres, la prophase peut être précédée d'un stade d'homogénéisation (Zerstäubungsstadien de Heitz) au cours duquel les chromocentres deviennent indistincts, cependant que réapparaît sous forme de fines travées, la chromatine qui avait disparu à la

télophase. L'ensemble forme un réseau dont les mailles peuvent être plus serrées et comme orientées, là où se trouvaient les chromocentres (*Drypis*).

Un type semi-réticulé à chromocentres composés a été mis en évidence chez *Drypis spinosa*.

Dans certaines espèces de *Dianthus* et dans *Tunica prolifera*, le noyau ressemble au type euchromocentrique de Grégoire. Il en diffère cependant par les caractères suivants :

- 1° Les chromocentres sont moins nets.
- 2° Ils sont toujours accompagnés d'un réseau visible au Feulgen, très pâle sans doute, mais indéniable.
- 3° Dans la même coupe, on peut voir des noyaux à chromocentres et des noyaux à réseau homogène sans aucun chromocentre.

Dans toutes les espèces à noyau semi-réticulé, le nombre des chromocentres, parfois très difficile à apprécier, paraît inférieur ou tout au plus égal au nombre des chromosomes. Dans la plupart des espèces, il varie beaucoup d'un noyau à l'autre, ce qui peut s'interpréter soit par des coalescences secondaires, soit par une désagrégation plus poussée de certains chromocentres qui se confondent alors avec les éléments du réseau. Dans *Dianthus Armeria* et *deltoides*, le nombre des chromocentres paraît moins variable et se rapproche de celui des chromosomes. A l'hématoxyline, dans tous les noyaux semi-réticulés, le réseau est invisible et seuls les chromocentres se colorent. Ceux-ci ont à peu près le même aspect qu'au Feulgen. Enfin, il y a généralement un nucléole, rarement deux (sauf dans les espèces polyploïdes d'origine récente : *Dianthus Simonkianus*, *Silene ciliata*).

Le type réticulé prédomine dans la tribu des *Lychnideae*, et les types semi-réticulés dans celle des *Diantheae*.

#### Discussion.

Nous verrons au chapitre IV quelle relation il y a entre la structure du noyau et la taille des chromosomes. Quant aux conséquences taxonomiques des observations ci-dessus, elles seront abordées au chapitre VII. Nous ne voulons examiner ici nos résultats qu'au point de vue de la caryologie générale.

Bien que nos recherches, limitées à une sous-famille et exécutées à l'aide de deux techniques seulement ne nous permettent pas de prendre position dans le débat sur la structure spiralée chromonématique des chromosomes, nos résultats ne nous paraissent pas en opposition avec la thèse que Doulat (1943) a défendue avec tant de pertinence. Nous avons observé dans quelques espèces à la télophase une structure plus ou moins spiralée des chromosomes. Si à l'interphase des noyaux réti-

culés, nous avons plutôt l'impression d'un réseau que de filaments chromonématiques, cela vient peut-être du fait que nous avons généralement travaillé sur des coupes à 10 microns. Il n'est pas très surprenant que le réseau, s'il existe réellement, perde quelque peu cette apparence, si on le débite en tranches de 1 à 6 microns comme l'a toujours fait D o u l a t . D'ailleurs, une controverse sur ce point nous paraît assez peu importante. Si nous essayons maintenant d'interpréter les structures que nous avons mises en évidence, en nous servant de la distinction entre matrix et chromonemas, cela nous conduira aux considérations suivantes :

1<sup>o</sup> Dans les noyaux semi-réticulés (ou à chromocentres) que nous avons étudiés, les extrémités des filaments chromonématiques deviennent invisibles à la télophase et disparaissent dans l'enchylème. En même temps, les parties centrales, au lieu de subir l'habituelle régression due à la dispersion de la matrix qu'on observe dans les noyaux réticulés, demeurent très visibles et constituent les chromocentres. La matrix d'ailleurs ne tarde pas à se disperser partiellement, les portions de chromonemas qu'elle « moulaît » à la télophase se desserrent quelque peu et prennent contact les uns avec les autres « d'un territoire chromosomien à l'autre » suivant l'expression de D o u l a t . Dans beaucoup de cas, avant la prophase, la dispersion de la matrix devient quasi totale; en même temps il nous a semblé qu'il y avait réapparition sous forme de fines travées de la portion précédemment disparue des chromonemas. L'ensemble constitue un réseau homogène et la prophase se déroulera comme dans les noyaux réticulés. Qu'il y ait au cours de cette prophase des phénomènes de spiralisat<sup>ion</sup> ne nous paraît pas exclu. En tout cas, nous avons toujours observé que les chromosomes prophasiques présentaient un stade d'allongement maximum et la théorie spiralée permet très bien de rendre compte des différences de taille que présentent les chromosomes au cours de la mitose.

2<sup>o</sup> On peut interpréter ces phénomènes en admettant que, dans les noyaux intermédiaires, il y a un retard dans la dispersion de la matrix. Celle-ci, au lieu de se produire à la télophase, n'aurait lieu que tout à fait avant la prophase. Enfin, elle pourrait ne plus avoir lieu du tout dans des espèces telles que *Dianthus Armeria* et *deltoides* qui se rapprochent des noyaux euchromocentriques. H e i t z (1928) interprète d'une manière analogue l'hétéropycnose qu'il observe chez *Pellia*. Celle-ci constituerait un « raccourcissement de l'état interphasique pour certains chromosomes ou fragments de chromosomes, qui entrent plus tôt dans l'état prophasique et restent plus longtemps dans l'état télophasique » <sup>1</sup>.

3<sup>o</sup> Dans les noyaux où la matrix des chromocentres est fortement dispersée et où cette dispersion se produit avec un faible retard, il semble

<sup>1</sup> Une interprétation analogue a été donnée par M<sup>11e</sup> D e l a y (1944 a) dans son nouvel essai de classification des divers types de structures nucléaires.

que la portion des chromonémas qui a disparu dans l'enchylème puisse réapparaître durant l'interphase, ou à la préprophase. Autrement dit, cette portion de la chromatine se trouve dans un état instable. D'où la facilité avec laquelle dans une plante à noyau semi-réticulé, on retombe sur des réseaux homogènes. Au contraire lorsque la matrix des chromocentres est faiblement dispersée et quand cette dispersion se fait avec un grand retard, la portion décolorée des chromonémas paraît plus ou moins définitivement résorbée dans l'enchylème et ne reparaît qu'au cours de la prophase comme dans les noyaux euchromocentriques.

4<sup>o</sup> De tout ce qui précède, il nous semble qu'on peut tirer l'hypothèse suivante :

Dans la sous-famille des Silénoïdées, tout se passe comme si la structure euchromocentrique s'édifiait peu à peu à partir d'une structure réticulée. Dans les noyaux réticulés, les différentes régions des chromonémas subissent toutes le même sort : déroulement des spirales et dispersion de la matrix. Plus on va vers le type euchromocentrique, plus il y a différenciation entre la partie du chromonéma qui devient invisible et celle qui reste visible, et plus la matrix tend à subsister pour mouler cette dernière. On peut se demander si ce comportement de la matrix n'est pas nécessaire pour assurer la continuité des chromosomes pendant l'interphase, dans le cas où la portion de chromonéma devenue invisible est très importante par rapport à celle qui reste, et lorsque cette disparition dans l'enchylème n'est plus facilement réversible<sup>1</sup>.

Dans un autre ordre d'idées, l'existence de types intermédiaires comme ceux que M<sup>lle</sup> D e l a y (1940) a décrits dans les Légumineuses et ceux qui ont fait l'objet de nos recherches, permet d'expliquer à notre avis bien des divergences de vue qui ont séparé les caryologistes à propos, par exemple, du type euchromocentrique. Ainsi K u h n (1929) nie que les euchromocentres participent à l'édition de chromosomes, ce qui s'oppose à l'opinion de presque tous les auteurs. Le savant allemand se base en particulier sur le noyau du *Thalictrum aquilegifolium* et nous avons pensé qu'il s'agissait fort probablement d'un type intermédiaire comme ceux que nous avons décrits dans *Tunica* ou *Dianthus*. Or, M<sup>lle</sup> D e l a y (1944) classe précisément le noyau du *Thalictrum* dans les noyaux pauvres en chromatine, « intermédiaires entre le type semi-réticulé et le type aréticulé ». Il ne faut pas oublier d'autre part que K u h n se sert uniquement dans cette étude de la coloration à l'hématoxyline qui — nous en avons souvent fait la remarque — ne colore absolument pas les réseaux délicats.

Nous avons déjà dit dans la partie historique que P. D a n g e a r d (1942) admet que les noyaux à euchromocentres présentent en réalité

<sup>1</sup> Elle est facilement réversible lorsque, dans la même plante, on trouve un certain nombre de noyaux réticulés à côté des noyaux à chromocentres.

un réseau peu développé. Il cite par exemple la Bryone. D'après M<sup>lle</sup> D e l a y (1942, et communication orale) le noyau de cette plante appartient au type semi-réticulé à chromocentres composés et ressemblerait beaucoup au noyau du *Drypis* décrit par nous en 1943.

Nos observations qui ont mis en évidence une série quasi continue entre le type réticulé et le type euchromocentrique (bien que cette dernière étape manque dans notre matériel) sont en plein accord avec celles de M<sup>lle</sup> D e l a y sur les Légumineuses et celles de P. D a n g e a r d (1935) sur une série de Scrophulariacées et Solanacées. Elles concordent également avec les prévisions de D o u l a t (1943, p. 196). Elles confirment pleinement l'existence signalée par Eichhorn de noyaux à chromocentres qui ne sont pas des euchromocentres, noyaux que D o u l a t (1944) a décrits lui-même dans le *Phœnix dactylifera*, en interprétant cette structure dans le cadre de sa théorie du chromonéma.

Bien que cette dernière soit très séduisante, on peut se demander si c'est la seule qui permette d'expliquer l'existence d'intermédiaires entre les deux types principaux de structure nucléaire. On pourrait peut-être, en se basant en partie sur la distinction de H e i t z entre l'euchromatine et l'hétérochromatine supposer que dans les noyaux à chromocentres certaines portions de chromosomes passent à l'état de sols très dispersés pendant l'interphase, ce qui les rendrait invisibles, mais faciliterait d'autant plus leur travail d'assimilation ou d'autocatalyse que leur surface serait devenue plus grande. Quant aux chromocentres, ils ne subiraient pas cette dispersion mais pourraient servir en quelque sorte de centres de ralliement aux particules qui auraient disparu pendant l'interphase. De là à identifier l'euchromatine avec les gènes et l'hétérochromatine avec des « gènes aveugles », il n'y a qu'un pas. Peut-être H e i t z avait-il une idée de ce genre en 1929 lorsqu'il refusait d'assimiler les chromocentres aux chromomères? Les types intermédiaires constitueraient alors des étapes dans la différenciation du chromosome en gènes actifs et gènes passifs, différenciation qui atteindrait son maximum dans le type euchromocentrique. Cette hypothèse que nous donnons sous toutes réserves revient à nier la persistance des chromosomes en tant qu'unités morphologiques pendant l'interphase. G u i l l i e r m o n d et G a u - t h e r e t (1937) qui pensent que dans les noyaux à prochromosomes, les chromosomes s'édifient à la prophase aux dépens de substances dissoutes dans l'enchylème, ne peuvent se résoudre à admettre que les gènes s'éparpillent à l'interphase, et sont obligés de supposer que ceux-ci sont localisés à la partie médiane des chromosomes. Or, il nous semble qu'au point de vue logique, il n'est pas exclu que les gènes éparpillés pendant l'interphase parviennent à chaque prophase à se regrouper d'une façon définie. G r é g o i r e (1907) a fort bien analysé toutes les suppositions qu'on peut faire à ce sujet pour expliquer l'hérédité mendélienne : « la réassociation des particules pourrait ou bien se faire par l'intermé-

diaire d'un contenu structural persistant qui servirait de point de ralliement aux corpuscules, *ou bien provenir du jeu d'affinités cachées se manifestant entre les particules éparsees.* »

Quand bien même l'hypothèse que nous venons de formuler paraît donc se soutenir, du point de vue de la pure logique, nous la considérons cependant comme assez peu vraisemblable et dès lors, devons bien convenir que la théorie du chromonéma qui s'appuie sur des observations assez nombreuses a beaucoup de chances d'être juste.

Un dernier mot sur la classification proposée par M<sup>lle</sup> D e l a y. Bien que nous n'ayons étudié qu'un nombre très restreint de types nucléaires et ne soyons par conséquent pas en mesure de discuter une telle classification, nous nous permettrons cependant d'apporter à ce sujet une modeste suggestion. Les quatre classes proposées par M<sup>lle</sup> D e l a y nous paraissent très naturelles, malheureusement, l'auteur ne donne pas de critère précis pour définir chacune d'entre elles. Nous savons bien que dans ce domaine, il est extrêmement difficile d'établir des barrières entre des structures qui, dans une même espèce, sont parfois quelque peu variables. Toutefois nous sommes persuadé qu'en l'absence de critères, la confusion continuera de régner dans l'étude du noyau au repos et il sera impossible de tirer de celle-ci des déductions d'un intérêt général (soit en caryologie, soit en systématique). On sait que suivant le colorant ou le fixateur employé les structures peuvent avoir une apparence très différente. Ne pourrait-on pas faire entrer ces détails, y compris peut-être l'épaisseur de la coupe, dans la définition d'un type de structure ? Le noyau semi-réticulé ou à chromocentres par exemple serait un noyau qui, *sur des préparations colorées par la méthode de Feulgen*, montrerait un fin réseau (ou des filaments chromonématiques) coexistant avec des centres simples ou composés.

Le noyau à euchromocentres, par contre, *sur des préparations au Feulgen* ne montrerait aucun réseau<sup>1</sup>.

Il nous semble que de cette manière on éviterait de longues et stériles discussions entre auteurs et faciliterait le classement des plantes d'après leur type de structure nucléaire.

### Chapitre III.

#### Les nombres de chromosomes.

Nous avons apporté un soin particulier à la détermination des nombres chromosomiques et, dans la plupart des espèces, le compte a été fait aussi bien dans les tissus somatiques (racines) qu'au cours de la méiose. Parfois enfin, nous l'avons vérifié sur les plaques haploïdes du

<sup>1</sup> Peut-être pourrait-on utiliser aussi pour définir le noyau réticulé, la propriété qu'à le réseau de se colorer très inégalement à l'hématoxyline, contrairement à ce qui se passe dans les noyaux euréticulés.

gamétophyte mâle, lors de la première division du noyau dans la microspore. Comme nous avions l'intention de comparer les chromosomes somatiques des différentes espèces sous le rapport de la taille et de la forme, nous avons dessiné une dizaine de plaques équatoriales de chaque espèce, en ne choisissant bien entendu que les images claires et parfaitement lisibles.

Nos observations sont résumées dans le tableau suivant. Dans la première colonne se trouvent les nombres somatiques déterminés dans le méristème de la racine; dans la deuxième, les nombres haploïdes observés dans les cellules-mères des microspores, et dans la troisième les mêmes nombres comptés dans les grains de pollen eux-mêmes. Enfin, la quatrième rappelle les auteurs dont les déterminations ont précédé les nôtres. Autant que possible nous nous sommes procuré leurs travaux originaux. Lorsque nous n'y sommes point parvenu, nous avons dû nous contenter des chiffres publiés par Tischler dans les *Tabulae biologicae* et par Gaisier (1930). Dans les cas où nos nombres différaient de ceux précédemment trouvés, nous l'avons mentionné spécialement. Les espèces en italique sont celles dont, à notre connaissance, nous sommes le premier à avoir déterminé le nombre chromosomique.

Ces nombres appellent quelques considérations générales, puis nous envisagerons un ou deux cas particuliers.

1. La tribu des Lychnidées est caractérisée par le nombre  $n = 12$  et par la rareté de la polyploidie. Nos recherches confirmont donc les résultats obtenus par Miss Blackburn, et seule, une espèce appartenant au genre *Silene*, constitue un nouveau cas de polyploidie (*Silene aychica*). Quant au *Drypis spinosa*, le nombre que nous avons trouvé :  $n = 30$ , semble l'exclure de la tribu des Lychnidées. Cette manière de voir s'appuie aussi sur la taille des chromosomes (voir chapitre IV), nous y reviendrons au chapitre VII.

2. Chez les Dianthées, les nombres haploïdes sont variables et la polyploidie est beaucoup plus fréquente. Rappelons les nombres de base des différents genres, tels qu'ils ressortent des recherches de Miss Blackburn, de Rohweder, de Gentschaff et des nôtres.

<i>Saponaria</i>	$n = 14$
<i>Vaccaria</i>	$n = 15$
<i>Gypsophila</i>	$n = 17$ et $18$
<i>Tunica</i>	$n = 15$
<i>Dianthus</i>	$n = 15$
<i>Velezia</i>	$n = 14$

3. Le genre *Gypsophila* mérite une mention spéciale. On y trouve des espèces à 17 et à 18 chromosomes<sup>1</sup>, ces dernières étant en minorité,

<sup>1</sup> Rocén (1927) a donné pour *G. perfoliata*  $n = \text{env. } 24$ , mais ce nombre déterminé à la diacinèse nous paraît bien improbable.

Tableau I.

Espèce	I. 2n	II. n	III. n	Autres auteurs ayant fait la détermination
<i>Cucubalus baccifer</i> . . .	24	12	—	Blackburn
<i>Lychnis cognata</i> . . .	24	12	—	Blackburn
<i>Lychnis coronaria</i> . . .	24	—	—	Blackburn
<i>Lychnis flos Jovis</i> . . .	24	—	—	Blackburn
<i>Lychnis flos cuculi</i> . . .	24	—	—	Blackburn, Heitz, Rohweder
<i>Melandrium album</i> . . .	24 <sup>1</sup>	—	12	Schürhoff, Winge, Heitz, Meurman, Belar, Blackburn, Breslawetz, Lindsay, Geitler, Ono.
<i>Melandrium dioecum</i> . . .	24	—	—	Strasburger, Schürhoff, Meurman, Heitz, Akerlund, Blackburn, Löve
<i>Melandrium album</i> x <i>dioecum</i> . . . . .	24	—	12	Blackburn
<i>Viscaria alpina</i> . . . . .	24	12	12	Blackburn, Rohweder, Griesinger
<i>Viscaria Sartorii</i> . . . . .	24	—	—	Blackburn
<i>Heliosperma alpestre</i> . . .	—	—	12	Rocén, Blackburn
<i>Heliosperma pudibundum</i> .	24	12	12	
<i>Silene Otites</i> . . . . .	24	12	12	Blackburn, Fyfe, Griesinger
<i>Silene densiflora</i> . . . . .	24	—	12	
<i>Silene Sendtneri</i> . . . . .	24	—	12	
<i>Silene nemoralis</i> . . . . . (= <i>italica</i> )	24	12	—	Blackburn
<i>Silene nutans</i> . . . . .	24	12	—	Blackburn
<i>Silene Reeseana</i> . . . . .	24	—	—	
<i>Silene Martyi</i> . . . . .	24	12	12	
<i>Silene Saxifraga</i> . . . . .	24	12	—	Blackburn
<i>Silene Armeria</i> . . . . .	24	12	—	Blackburn
<i>Silene disticha</i> . . . . .	24	—	—	Blackburn
<i>Silene vulgaris</i> . . . . .	24	12	—	Blackburn, Griesinger
<i>Silene gallica</i> . . . . .	24	—	12	Blackburn
<i>Silene dichotoma</i> . . . . .	24	—	—	Blackburn
<i>Silene ciliata</i> . . . . .	env. 120	84 et env. 96	72	Miss Blackburn a trouvé dans cette espèce: n = 12, 24, 96, $\frac{49}{2}$ , 25
<i>Silene ayachica</i> . . . . .	48	24	—	
<i>Drypis spinosa</i> . . . . .	env. 60	30	—	

<sup>1</sup> Le nombre 2n = 26 a aussi été trouvé dans une racine.

Tableau I (suite).

Espèce	I. 2n	II. n	III. n	Autres auteurs ayant fait la détermination
<i>Saponaria ocymoides</i> . . .	28	14	—	Blackburn
<i>Saponaria officinalis</i> . . .	28	—	—	Heitz, Rocén, Blackburn
<i>Saponaria caespitosa</i> . . .	28	—	—	Blackburn et Boult
<i>Saponaria pulvinaris</i> . . .	28	14	—	
<i>Vaccaria pyramidata</i> . . .	30 et 60	—	15	Blackburn
<i>Gypsophila libanotica</i> . . .	—	18	—	
<i>Gypsophila repens</i> . . .	34	17	—	Heitz a compté dans cette espèce $2n = 35-36$
<i>Gypsophila altissima</i> . . .	34	—	—	
<i>Gypsophila aretioides</i> . . .	34—36	—	—	
<i>Gypsophila pacifica</i> . . .	68	34	—	
<i>Gypsophila arenaria</i> . . .	34 et 50-51	—	—	
<i>Agrostemma Githago</i> . . .	48	24	—	Rocén a compté $n = \text{env. } 20$ . Miss B: 24. Rohweder: 12 (ds. Tischler 1938)
<i>Tunica Saxifraga</i> . . . .	env. 60	—	—	Blackburn, Rohweder
<i>Tunica prolifera</i> . . . .	30	—	15	Miss Blackburn a compté $n = 15, 30$ ; Gentscheff, 15
<i>Velezia rigida</i> . . . .	28	14	—	
<i>Dianthus kiusianus</i> . . . .	30	—	—	
<i>Dianthus barbatus</i> . . . .	30	—	—	Blackburn, Rohweder, Sugiura, Gentscheff, Ishii, Gairdner
<i>Dianthus Caryophyllus</i> . . .	30	—	—	Rohweder: $n = 45$ ; Gairdner, Gentscheff: $n = 15$
<i>Dianthus Carthusianorum</i> <sup>1</sup> .	30 et 60	—	—	Rohweder, Gentscheff: $n = 15$ ; Gairdner $n = 15$ et 30
<i>Dianthus Armeria</i> . . . .	30	—	—	Blackburn, Rohweder, Ishii, Gairdner, Gentscheff
<i>Dianthus deltoides</i> . . . .	30	15	—	Blackburn, Rohweder, Gairdner, Gentscheff
<i>Dianthus Simonkaianus</i> . . .	90	—	—	Gentscheff
<i>Dianthus chinensis</i> . . . .	—	15	—	Blackburn, Gairdner, Rohweder, Shibukawa: $n=30$ ; Ishii: $n = 15$ ;
<i>Dianthus serotinus</i> <sup>2</sup> . . . .	90 env.	—	—	Gentscheff: $n = 15$ et 30 Blackburn: $n = 45$ ; Rohweder, Gentscheff: $n = 30$

<sup>1</sup> Dans cette espèce il y a des phénomènes d'endomitose (voir chapitre X).

<sup>2</sup> Jardin bot. de Brno.

et aussi quelques polyplioïdes, d'après Blackburn et Boult (1933), dont les numérations détaillées n'ont, à notre connaissance, pas été publiées. Dans les six espèces que nous avons examinées, le nombre de base 17 a été trouvé quatre fois. Dans le *Gypsophila aretioides*, nous n'avons pu choisir entre 34 et 36 chromosomes somatiques parce que les plaques des racines n'étaient pas très favorables et que la plante n'a jamais fleuri à Neuchâtel. Dans une espèce, le nombre 18 a été mis en évidence; il s'agit du *G. libanotica* dont nous n'avons pu étudier que les boutons floraux. Comme ce résultat nous paraissait très aberrant, nous avons dessiné plus de vingt plaques équatoriales de la division hétérotypique : 17 fois nous avons trouvé 18 chromosomes, dont 7 fois sans la moindre ambiguïté. Par contre dans *G. repens* nous n'avons pu confirmer l'opinion de Heitz qui a compté  $2n = 35-36$ , et avons trouvé constamment dans les racines,  $2n = 34$  et  $n = 17$  dans les boutons floraux. Un cas intéressant est celui du *G. arenaria*. Dans une série de racines provenant de deux plantes que nous avions en culture, les unes se sont révélées diploïdes avec  $2n = 34$  et les autres triploïdes avec  $2n = 50-51$  chromosomes. Contrairement à ce qui se passe dans le genre *Saponaria*, la polyplioïdie est donc assez fréquente chez *Gypsophila*.

4. Le genre *Velezia*, qui n'avait pas encore été l'objet de recherches caryologiques, nous a fourni l'intéressant résultat  $n = 14$  alors qu'on aurait plutôt attendu 15. Nous discuterons ce cas au chapitre VII.

5. Dans la plupart des cas où la polyplioïdie a été constatée chez les Silénoïdées, celle-ci paraît d'origine récente et coexiste presque toujours avec la diploïdie à l'intérieur d'une même espèce. Autrement dit, les polyplioïdes constituent ici des races particulières présentant ou ne présentant pas de différences morphologiques avec les races diploïdes dont elles sont issues. Exemples : *Silene ciliata*, *S. vallesia*, *S. Friwaldskiana*, *Gypsophila arenaria*, *Agrostemma*, *Tunica prolifera*, *Dianthus barbatus*, *D. Caryophyllus*, *D. carthusianorum*, *D. chinensis*, *D. serotinus*. Ceci parle déjà en faveur d'une autopolyplioïdie. Or, les observations d'endomitose qu'il nous a été possible de faire dans plusieurs espèces (voir chapitre X), nous font pressentir que ces phénomènes ont dû jouer un grand rôle dans la constitution des races polyplioïdes. Miss Blackburn (1933) qui déclare avoir observé parfois des secteurs polyplioïdes dans les racines explique par cette circonstance, conjuguée avec la présence de bourgeons<sup>1</sup> sur les racines, l'origine probable des variétés de *Silene ciliata* à nombre chromosomique élevé. Mais l'auteur anglais ne donne aucun détail sur ces chimères chromosomiques et ne dit pas si elles proviennent d'endomitose. Dans le genre *Dianthus*, par exemple, nos recherches ont montré que les racines de *Dianthus carthusianorum*

<sup>1</sup> Il est vrai que la présence de bourgeons sur les racines pourrait aussi être une conséquence de la polyplioïdie (cf. Müntzing 1936).

peuvent présenter des phénomènes d'endomitose avec plaques équatoriales tétraploïdes. Ceci pourrait bien expliquer l'existence d'individus tétraploïdes dans cette espèce; ceux-ci ont été précisément observés par G a i r d n e r , bien que R o h w e d e r (1934) l'ait mis en doute. Une explication analogue vaut sans doute pour *D. chinensis* et *D. Caryophyllus*. Dans cette dernière espèce, nous avons eu affaire, comme G a i r d n e r et G e n t s c h e f f , à des individus diploïdes. Ceci prouve que la « forme ancestrale » du *D. Caryophyllus* est plus répandue que ne le pensait R o h w e d e r . Cet ensemble de faits amène à penser que l'opinion de G e n t s c h e f f (1937) selon laquelle l'autopolyplioïdie n'aurait joué qu'un très petit rôle dans l'évolution du genre *Dianthus* n'est peut-être pas exacte, ce qui nous rapproche des idées de M ü n t z i n g .

6° Le matériel de *Silene ciliata* que nous avons étudié venait du Museum de Paris. Les plantes qui ont fourni les fixations de boutons et les graines étaient originaires des montagnes de l'Auvergne. Il est intéressant de retrouver dans la plante du Cantal le même degré élevé de polyploïdie (16 n) que dans le matériel des Pyrénées étudié par Miss B l a c k b u r n . D'autre part des individus 16-ploïdes avaient dû s'hybrider avec des tétraploïdes puisque nous avons trouvé  $2n = 120$  dans quelques racines ( $96 + 24 = 120$ ). Cette hybridation entre races chromosomiques peut aller plus loin et explique les nombres  $n = 84$  et  $n = 72$  que nous avons rencontrés dans certains boutons floraux ( $96 + 48 = 2 \times 72$ ); ( $96 + 72 = 2 \times 84$ ).

Enfin le seul polyplioïde nouveau que nous ayons mis en évidence dans le genre *Silene* (*Silene ayachica*) est une espèce africaine voisine du *S. ciliata*; comme elle, c'est une plante de montagne, croissant dans le massif de l'Ari-Ayachi au voisinage de 3000 m. d'altitude<sup>1</sup>.

#### Chapitre IV.

##### Taille et forme des chromosomes.

Aucune étude systématique n'a été faite encore sur la taille des chromosomes dans les Caryophyllacées. Tout au plus sait-on par un travail de Miss B l a c k b u r n (1930 b) que d'assez grandes différences se rencontrent, les extrêmes étant les chromosomes de *Cucubalus* ( $9 \times 0,7$ ) et ceux de *Spergularia salina* ( $0,8 \times 0,1$ ). L'auteur, dans un autre travail (1933) note que les chromosomes de *Gypsophila* sont plus courts que ceux de *Vaccaria*, eux-mêmes plus courts que ceux de *Saponaria*. Enfin, elle fait état de variations de taille non négligeables, à l'intérieur du genre *Silene*. G e n t s c h e f f (1937) d'autre part a mesuré les chromosomes des *Dianthus* et répartit les espèces qu'il a étudiées

<sup>1</sup> (Cf. H. Humbert dans Bulletin Soc. d'Hist. nat. Afrique du Nord).

(plus d'une centaine) en six classes d'après la longueur de leurs chromosomes, celle-ci allant de moins de 1 micron à 2,1.

A ce sujet, nous ferons remarquer que nos recherches nous ayant montré des variations de taille assez sensibles à l'intérieur d'une même espèce, suivant les tissus étudiés, d'autre part, les chromosomes d'une même plaque présentant des différences de longueur allant fréquemment du simple au double, nous pensons qu'il serait utile dans un travail de caryologie faisant état de la taille des chromosomes, d'indiquer clairement s'il s'agit de la longueur maximum ou de la longueur moyenne de ces éléments et dans quel tissu ils ont été mesurés. Le fixateur et le colorant peuvent aussi jouer un rôle, en tous cas sur la largeur des chromosomes, et par conséquent devraient toujours être indiqués. Nous avons déjà noté que sur les préparations au Nawaschine-Hématoxyline, les chromosomes, d'après nos observations, étaient toujours un peu plus épais que sur le matériel Helly-Feulgen; leur longueur par contre n'est pas affectée. Comme l'ont indiqué récemment Eichhorn et Franquet (1934), la taille des chromosomes peut varier dans une certaine mesure à l'intérieur d'une même espèce. Ceci peut paraître quelque peu surprenant, mais il ne faudrait pas, à cause du rôle des chromosomes en génétique, considérer ceux-ci comme des éléments invariables et en quelque sorte hiératiques. En réalité, ils subissent l'influence du milieu cellulaire et cela se traduit par des changements de taille ou de forme. C'est dans le dermatogène et la première assise du périblème des racines que nous avons observé les meilleures plaques équatoriales. Dans le plérome ou la région des initiales, les cellules étant plus petites (du moins sur les coupes transversales), les plaques sont plus serrées. Souvent les chromosomes sont aussi un peu plus petits, mais il est difficile de l'apprécier car ils sont plus fortement courbés en forme de V, ce qui rend les mesures très délicates. Mais c'est dans les boutons floraux que nous avons observé les différences les plus sensibles. D'une manière générale, *les chromosomes des microspores* (1<sup>re</sup> division du noyau) sont d'un tiers plus petits que *les chromosomes du méristème radiculaire dans la même espèce*. Le lecteur pourra s'en rendre compte en comparant les figures suivantes :

- Planche 13 figure 7 avec planche 16 figure 8
- Planche 13 figure 11 avec planche 16 figure 12
- Planche 13 figure 12 avec planche 16 figure 14
- Planche 13 figure 15 avec planche 16 figure 18
- Planche 14 figure 5 avec planche 16 figure 19
- Planche 14 figure 1 avec planche 16 figure 22
- Planche 14 figure 10 avec planche 16 figure 20
- Planche 14 figure 12 avec planche 16 figure 21
- Planche 14 figure 16 avec planche 16 figure 23
- Planche 14 figure 13 avec planche 16 figure 15

Quand les chromosomes deviennent petits, la différence est moins sensible, comme si la longueur de ces éléments ne pouvait pas tomber au-dessous d'une certaine limite, ainsi dans *Tunica prolifera* (cf. planche 15 figure 12 avec planche 16 figure 25). Dans les cellules du tapis, ils sont encore beaucoup plus contractés, et leur longueur n'atteint plus que la moitié de celle des chromosomes des racines (cf. planche 14 figure 18 avec planche 16 figures 28 et 29; planche 15 figure 10 avec planche 16 figure 24).

Dans presque toutes les espèces étudiées nous avons noté que les chromosomes d'une même plaque équatoriale présentaient des différences de taille importantes. C'est pourquoi, dans le tableau suivant, nous avons toujours indiqué la longueur des plus grands et celle des plus petits chromosomes d'une espèce. Les mesures ont été faites sur le matériel Nawaschine-Hématoxyline. Nous avons renoncé à donner la taille moyenne des chromosomes, car celle-ci est très difficile à établir. En effet, ce n'est pas simplement la moyenne arithmétique des tailles maximum et minimum; mais il faudrait tenir compte du nombre de paires de chromosomes possédant telle longueur. Rien ne serait plus difficile car les formes souvent courbées en V ou en S que prennent ces éléments rend leur identification d'une plaque à l'autre tout à fait illusoire et leur mensuration fort peu aisée. Nous verrons toutefois plus loin sur un exemple que, dans les Silénoïdées, la taille moyenne des chromosomes n'est probablement pas très différente de la moyenne arithmétique des tailles maximum et minimum.

*La première constatation intéressante qui ressort de ce tableau est la diminution remarquable de la taille des chromosomes, lorsqu'on va des genres *Cucubalus* et *Lychnis* au genre *Dianthus*, ou si l'on veut des *Lychnideæ* aux *Diantheæ*. La longueur des chromosomes paraît donc avoir une certaine importance systématique dans cette sous-famille. C'est ainsi que les genres voisins : *Dianthus*, *Tunica*, *Velezia* ont des chromosomes à peu près de la même taille. *Saponaria* ressemble sous ce rapport beaucoup à certains *Silene*. *Viscaria*, *Lychnis*, plusieurs *Silene* présentent également beaucoup d'analogie entre eux. Miss Blackburn avait fait une constatation semblable et s'était servi de ce caractère pour déterminer la place de *Vaccaria* et celle de *Saponaria Pumilio*. Deux exceptions importantes sont constituées par *Drypis* et *Agrostemma*. Nous avons déjà vu plus haut que le nombre chromosomique de *Drypis* le classe plutôt parmi les Dianthées. Or, la taille de ses chromosomes ressemble étrangement à celle du groupe *Dianthus-Tunica-Velezia*. Quant à la Nielle, ses chromosomes sont intermédiaires entre ceux de *Vaccaria* et de *Gypsophila*. On pourrait nous objecter que *Drypis* et *Agrostemma* sont des tétraploïdes, mais dans les Silénoïdées, les tétraploïdes n'ont pas des chromosomes plus petits que les diploïdes (cf. par ex. *Silene ayachica* avec *S. Gallica*); d'autre part Miss Blackburn a*

observé que les *Melandrium* tétraploïdes ont des chromosomes plus grands que les diploïdes.

*Une deuxième constatation d'un grand intérêt, à notre avis, est que la structure du noyau au repos est en relation étroite avec la taille des chromosomes.* Tous les auteurs qui ont étudié des noyaux euchromocentriques ont signalé qu'ils se rencontrent exclusivement dans des espèces à petits chromosomes. Mais aucune étude systématique n'a été faite jusqu'ici à ce sujet à l'intérieur d'une même famille. Nos recherches montrent dans les Silénoïdées que le type euréticulé paraît lié à une taille moyenne des chromosomes de 5 à 6 microns.

Tableau II.

Espèce	Long. max.	Long. min.	Type de noyau au repos	
<i>Cucubalus baccifer</i> . . . . .	7,6	3,2	Euréticulé	Résultat un peu plus faible que celui de Miss Blackburn
<i>Lychnis cognata</i> . . . . .	7,6	3,0	Euréticulé	
<i>Lychnis coronaria</i> . . . . .	5,2	3,3	Réticulé	
<i>Lychnis flos Jovis</i> . . . . .	4,8	3,3	Réticulé	
<i>Lychnis flos cuculi</i> . . . . .	5,2	3,3	Réticulé	
<i>Melandrium album</i> . . . . .	{ 5,6 4,0 8,4	— 3,3	Réticulé	autosomes chromosomes X chromosomes Y
<i>Viscaria alpina</i> . . . . .	4,0	3,3	Réticulé	
<i>Heliosperma alpestre</i> . . . . .	4,0	2,2	Réticulé	
<i>Heliosperma pudibundum</i> . . .	3,7	1,6	Semi-réticulé	
<i>Silene densiflora</i> . . . . .	4,8	2,6	Réticulé	
<i>Silene Otites</i> . . . . .	5,6	2,6	Réticulé	
<i>Silene Sendtneri</i> . . . . .	4,8	3,0	Réticulé	
<i>Silene nemoralis</i> . . . . .	5,6	2,4	Réticulé	
<i>Silene nutans</i> . . . . .	4,0	2,2	Réticulé	
<i>Silene Martyi</i> . . . . .	4,0	2,0	Semi-réticulé	
<i>Silene Armeria</i> . . . . .	4,0	2,2	Réticulé	
<i>Silene Saxifraga</i> . . . . .	5,2	3,0	Réticulé	
<i>Silene venosa</i> . . . . .	3,2	2,2	Réticulé	
<i>Silene disticha</i> . . . . .	3,2	1,8	Semi-réticulé	
<i>Silene gallica</i> . . . . .	3,2	1,8	Réticulé	
<i>Silene dichotoma</i> . . . . .	3,2	1,8	Réticulé	
<i>Silene ciliata</i> . . . . .	2,8	1,5	Semi-réticulé	
<i>Silene ayachica</i> . . . . .	3,2	2,2	Réticulé	
<i>Saponaria officinalis</i> . . . . .	4,8	2,6	Réticulé	
<i>Saponaria ocymoides</i> . . . . .	3,6	2,6	Semi-réticulé	Le matériel de Paris nous a donné des dimensions un peu différentes: 4,8; 2,2

Tableau II (suite).

Espèce	Long. max.	Long. min.	Type de noyau au repos	
Saponaria pulvinaris . . . .	2,8	1,8	Semi-réticulé	
Vaccaria pyramidata . . . .	3,2	2,2	Semi-réticulé	
Gypsophila repens . . . .	2,4	1,5	Semi-réticulé	
Gypsophila pacifica . . . .	2,4	1,5	Semi-réticulé	
Gypsophila arenaria . . . .	2,4	1,5	Semi-réticulé	
Agrostemma Githago . . . .	2,4	1,8	Semi-réticulé	
Tunica prolifera . . . .	2,4	1,5	Semi-réticulé	Gentscheff: 1—1,2 microns
Tunica Saxifraga . . . .	2,4	1,5	Semi-réticulé	
Velezia rigida . . . .	2,2	1,5	Semi-réticulé	
Drypis spinosa . . . .	2,2	1,5	Semi-réticulé	
Dianthus kiusianus . . . .	2,5	1,8	Semi-réticulé	
Dianthus barbatus . . . .	2,2	1,5	Semi-réticulé	Gentscheff: 1,8—2,1 micron
Dianthus Caryophyllus . . . .	2,2	1,5	Semi-réticulé	Gentscheff: 1,2—1,4 micron
Dianthus deltoides . . . .	2,2	1,5	Semi-réticulé	Gentscheff: 1—1,2 micron
Dianthus Armeria . . . .	2,2	1,4	Semi-réticulé	Gentscheff: inf. à 1 micron
Dianthus Simonkaianus . . . .	1,6	1,1	Semi-réticulé	Gentscheff: 1,2—1,4 micron

Au-dessus de 3 microns on ne rencontre qu'exceptionnellement le type semi-réticulé. Ce dernier, par contre, domine très nettement lorsque la taille moyenne des chromosomes tombe au-dessous de 3 microns. Enfin, les espèces dans lesquelles le noyau se rapproche le plus du type euchromocentrique, ont des chromosomes dont la longueur est comprise entre 1,5 et 2,2 microns. Il est à prévoir que s'il existait des Silénoïdées à chromosomes encore plus courts, leur noyau se rattacherait au type euchromocentrique pur. Il est peu probable toutefois que le cas se présente car il s'agirait sans aucun doute d'une espèce de *Dianthus* et Gentscheff qui en a étudié un grand nombre, considère *D. Armeria* comme ayant les chromosomes les plus courts du genre<sup>1</sup>.

Si nos résultats étaient confirmés par l'étude d'autres familles, il y aurait lieu de rechercher quelle relation de cause à effet il y a entre la taille des chromosomes et le type de structure du noyau. Peut-être l'en-

<sup>1</sup> Les mesures de l'auteur bulgare ne concordent d'ailleurs pas tout à fait avec les nôtres, mais Gentscheff n'indique pas dans son résumé s'il donne la taille moyenne ou maximum des chromosomes.

chylème exerce-t-il une action « dissolvante » d'autant plus prononcée sur la matrix des chromosomes à l'interphase que sa masse est plus grande par rapport à celle de ces éléments. Mais il n'y a pas seulement une action sur la matrix, il y a aussi modification de la nature chimique de la chromatine. D'autre part dans les noyaux euchromocentriques la matrix tout entière ne se disperse pas dans l'enchylème et sa partie centrale, au contraire, devient beaucoup plus apparente qu'elle n'est jamais dans les noyaux réticulés. On voit par là que dans l'état actuel de nos connaissances, la théorie du chromonéma n'est pas en mesure d'expliquer facilement la relation si nette que nous avons pu mettre en évidence entre taille des chromosomes et structure du noyau dans les Silénoïdées.

Nous avons fait allusion ci-dessus à la longueur moyenne des chromosomes. Nous avons essayé de l'établir dans un cas, celui du *Cucubalus baccifer*. En mesurant soigneusement la longueur de tous les chromosomes dans plusieurs plaques équatoriales, on constate toujours un maximum de fréquence pour la taille de 5,6 microns. Voici un de ces « idiogrammes » :

1 paire	à 3,2 microns
1 paire	à 4 microns
1 paire	à 4,4 microns
2 paires	à 4,8 microns
3 paires	à 5,6 microns
2 paires	à 6,4 microns
1 paire	à 7,2 microns
1 paire	à 7,6 microns

La moyenne n'est donc pas bien différente de celle qu'on calculerait en prenant simplement la moyenne arithmétique des tailles extrêmes. Il n'est pas prudent de généraliser sans autre ce résultat à toutes les espèces, bien que nous ayons observé dans la plupart des Silénoïdées des tailles variant graduellement de la plus petite à la plus grande avec un maximum de fréquence pour les longueurs moyennes. Cela revient à dire aussi que, dans chaque espèce, il y a deux ou trois paires de chromosomes plus grands que les autres, la différence étant plus considérable dans les *Lychnideæ* que dans les *Diantheæ*. Cette différence de longueur se voit fort bien à la métaphase hétérotypique, sur les plaques équatoriales de profil (cf. planche 17, figures 2, 5, 6), et à la diacénèse (planche 18, figures 1, 3, 6, 8).

Quant à la largeur des chromosomes, elle varie dans des limites plus étroites que leur longueur, mais diminue également lorsqu'on va des *Lychnideæ* aux *Diantheæ*. Elle est de 0,8 micron dans *Cucubalus*, *Lychnis cognata* et *coronaria*; de 0,6 dans toutes les autres *Lychnideæ*; enfin, elle atteint 0,4 dans *Gypsophila*, *Drypis*, *Tunica*, la plupart des *Dianthus*. Il est intéressant de constater que le diamètre des chromo-

somes, à la métaphase hétérotypique, sur les plaques équatoriales vues du pôle, représente à peu près le double de largeur de ces éléments dans les racines. Le lecteur pourra comparer par exemple :

- |  |
|--|
| Planche 15 figure 18 avec planche 13 figure 15 |
| Planche 15 figure 21 avec planche 14 figure 6  |
| Planche 15 figure 23 avec planche 14 figure 9  |
| Planche 16 figure 4 avec planche 15 figure 4   |
| Planche 16 figure 6 avec planche 15 figure 1   |

Dans les *Melandrium dioiques* et tout particulièrement dans *M. album*, les hétérochromosomes paraissent un peu plus épais que les autosomes. C'est peut-être simplement que le clivage y est plus visible. Cette condition les fait ressembler quelque peu aux chromosomes de *Cucubalus* et *Lychnis cognata*. Le rapprochement est encore plus saisissant si l'on songe que le plus grand des chromosomes sexuels (voir chapitre VI) atteint à peu près la même longueur que les plus grands éléments de ces deux plantes (cf. sur la planche 13 les figures 2 et 7).

La forme des chromosomes ne nous a permis ni comparaisons instructives ni déductions intéressantes. Cela tient d'une part, à ce qu'elle varie dans une certaine mesure d'une plaque équatoriale à l'autre, dans la même espèce, et d'autre part, qu'elle reste identique dans ses traits généraux à travers toute la sous-famille. On pourrait la définir par un caractère négatif : *Les chromosomes n'ont ni constriction ni satellites*<sup>1</sup>. Dans la plupart des espèces une plaque équatoriale montre à la fois quelques chromosomes presque droits, la plupart plus ou moins arqués, et un certain nombre d'éléments courbés en V ou en S, ou présentant une courbure subterminale, ce qui leur donne la forme d'une « canne de hockey ». Mais ces formes ne sont pas du tout constantes et tous nos efforts entrepris pour établir un idiogramme basé non seulement sur la taille, mais aussi sur la forme des chromosomes sont restés vains<sup>2</sup>. On ne peut évidemment tirer de ce résultat négatif des conclusions étendues, nous croyons toutefois qu'une certaine prudence s'impose dans la description des constrictions et autres détails de l'architecture chromosomienne d'autant plus que de l'aveu même de De launay (1929) il faut un fixateur spécial pour les voir. Dans les Silénoïdées, au fur et à mesure que l'on va des Lychnidées aux Dianthées, et que la taille des chromosomes diminue, la forme tend de plus en plus vers celle de bâtonnets arqués, et dans les *Dianthus* par exemple, on ne trouve plus aucun élément courbé en V. Mais ces changements de formes sont très graduels, et il nous paraît bien difficile d'établir sur eux une barrière de

<sup>1</sup> Miss Blackburn a décrit des satellites dans *S. ciliata*. Nous ne les avons pas observés dans la forme décaploïde.

<sup>2</sup> Löve, dans un travail que nous avons lu pendant l'impression (Botaniska Notiser 1944), n'a pu, elle non plus, déceler de différences entre les autosomes de *Melandrium album* et *rubrum* (p. 161).

séparation entre deux genres voisins. Blackburn et Boulton (1933) croient pouvoir distinguer *Silene* de *Saponaria*, parce que dans le premier genre les chromosomes montrent « somewhat more definite indications of the position of fibre attachment and of chromosome individuality ». Nous avons peine à les suivre et avons toujours trouvé que rien ne ressemblait plus à une plaque de *Silene* qu'une plaque équatoriale de *Saponaria*. Par ailleurs, les auteurs anglais n'ont pas plus que nous observé de constrictions dans le matériel qu'ils ont étudié et comparent les chromosomes de *Saponaria* à des saucisses terminées en pointe (like short sausages with pointed ends). Nous sommes d'accord avec cette description mais les « pointes » dessinées par Blackburn et Boulton nous paraissent décidément trop marquées.

## Chapitre V.

### Taille des noyaux et des nucléoles.

#### a. Noyau.

Si nous avons fait d'assez nombreuses mesures de noyaux sur nos préparations, ce n'est pas pour essayer d'en tirer des lois quantitatives, mais bien plutôt pour donner une base plus solide à quelques observations qualitatives. En effet, s'il est aisé de voir sur une coupe, que les noyaux d'une assise sont plus grands que ceux d'une autre assise, il est très difficile de savoir en regardant successivement des coupes appartenant à différentes espèces, si les noyaux sont plus grands dans l'une ou dans l'autre. Après différents essais, il nous a paru opportun de comparer les noyaux des mêmes régions dans des plantes différentes, et nous avons retenu : 1<sup>o</sup> la région des initiales; 2<sup>o</sup> la dernière assise du dermatogène; 3<sup>o</sup> la première assise du périblème.

Nous avons, au début, mesuré aussi les noyaux du plérome, mais ceux-ci, de taille et de forme variables dans une même espèce, se prêtent moins à une comparaison que les noyaux des trois régions choisies. Quant aux noyaux du tissu archesporial, que nous avons mesurés souvent aussi, ils sont sujets à d'assez grandes variations de taille pendant le développement des cellules mères des tétraspores, nous n'avons donc pas utilisé ces mesures pour le calcul de la moyenne. Dans chaque espèce, nous avons mesuré une soixantaine de noyaux appartenant aux régions susmentionnées. Comme les noyaux ne sont pas sphériques partout (ainsi dans la première assise du périblème), nous avons mesuré deux diamètres perpendiculaires sur des coupes transversales et le troisième sur des coupes longitudinales, en ne retenant que celles paraissant axiales. La moyenne de ces chiffres nous donne une idée du diamètre des noyaux dans chacun des tissus intéressés. Ce sont les nombres portés dans les trois premières colonnes du tableau ci-après.

Comme il est pratique d'autre part de n'avoir qu'un seul nombre à comparer dans les différentes espèces étudiées, nous avons inscrit dans la dernière colonne la moyenne des trois premières. Ce nombre représente le diamètre moyen des noyaux dans les trois tissus considérés. Toutes nos mesures ont été faites sur des coupes colorées au Feulgen après fixation au Helly. Le matériel Nawaschine-Hématoxyline donne des résultats analogues. Toutefois les noyaux sont généralement un peu plus grands qu'au Feulgen, ce qui peut tenir à une légère contraction due à l'hydrolyse. Cependant à l'hématoxyline, le contour du noyau est moins net qu'au Feulgen.

**Diamètre moyen du noyau.**

Tableau III.

	Région des initiales	Dermato-gène	1 <sup>re</sup> assise du périblème	Moyenne
Cucubalus baccifer . . . . .	10,2	9,7	11,0	10,3
Lychnis cognata . . . . .	10,2	10,0	11,4	10,5
Lychnis flos Jovis . . . . .	8,4	7,6	8,2	8,1
Melandrium album . . . . .	8,4	8,7	9,4	8,8
Silene Otites . . . . .	8,1	7,8	8,8	8,2
Silene Sendtneri . . . . .	8,4	7,5	8,5	8,1
Silene nemoralis . . . . .	8,0	7,5	8,9	8,1
Silene Saxifraga <sup>1</sup> . . . . .	8,6	8,9	9,2	8,9
Silene gallica . . . . .	7,3	8,0	8,3	7,8
Silene disticha . . . . .	7,6	7,9	8,0	7,8
Silene ciliata . . . . .	11,6	10,0	10,6	10,7
Silene ayachica . . . . .	10,9	8,2	9,9	9,7
Saponaria ocymoides . . . . .	8,6	8,3	9,7	8,9
Vaccaria pyramidata . . . . .	7,4	7,9	8,7	8,0
Gypsophila repens . . . . .	7,9	6,7	7,6	7,4
Gypsophila pacifica . . . . .	9,1	8,4	9,0	8,8
Tunica prolifera . . . . .	7,7	8,9	8,4	8,3
Drypis spinosa . . . . .	10,2	9,0	8,7	9,3
Agrostemma Githago . . . . .	7,7	8,6	9,3	8,5
Velezia rigida . . . . .	6,7	6,6	7,7	7,0
Dianthus barbatus . . . . .	7,6	8,0	8,6	8,1
Dianthus Caryophyllus . . . . .	5,9	7,4	8,2	7,2
Dianthus Armeria . . . . .	6,4	6,7	6,9	6,7
Dianthus deltoides . . . . .	6,0	7,4	7,4	6,9
Dianthus Simonkaianus . . . . .	9,3	9,2	10,3	9,6
Dianthus kiusianus . . . . .	7,7	7,4	7,9	7,8

<sup>1</sup> Mesures faites sur des coupes colorées à l'hématoxyline.

Ces mesures, bien entendu n'ont qu'une valeur comparative. Il ne nous échappe pas que pour obtenir des moyennes plus exactes, il eût fallu mesurer un nombre beaucoup plus grand de noyaux. Nous avons fait attention de ne choisir que des noyaux bien fixés, de forme normale et ne paraissant pas coupés; cela n'empêche pas que des erreurs inhérentes à la méthode employée par nous peuvent s'être produites, mais les mêmes erreurs affectant les chiffres de toutes les espèces, la valeur comparative du résultat n'en est pas entachée. D'autre part, il ne faut pas oublier que la limite de la visibilité étant au voisinage de 0,2 micron, tous résultats différant de moins de 0,3 micron peuvent être considérés comme identiques. De ces mesures se dégagent quelques conclusions :

1<sup>o</sup> Dans la plupart des espèces examinées (19 sur 26), les noyaux de la première assise du périblème sont plus grands que ceux des deux autres régions. Comme nous le verrons plus loin, ils ont aussi de grands nucléoles. Ainsi qu'il a été dit plus haut, ils sont allongés tangentiellement et, sur les coupes transversales, paraissent énormes. Toutefois leur diamètre parallèle à l'axe longitudinal des racines est assez faible, comme le révèlent les coupes faites dans ce sens. Si nous n'avions pas tenu compte de ce fait, nos mesures nous auraient donné des résultats bien plus élevés pour cette assise. Et pourtant, il ressort nettement de notre tableau que les noyaux de la première assise du périblème ont une taille particulièrement élevée pour des noyaux méristématiques. (Les méristèmes des boutons floraux où nous avons fait des mensurations nucléaires nous ont toujours donné des résultats beaucoup plus faibles.)

2<sup>o</sup> Dans quelques espèces, en majorité polyplioïdes, ce sont au contraire les noyaux de la région des initiales qui sont les plus grands. Ils sont cette fois à peu près isodiamétriques et leur diamètre se montre élevé tant sur les coupes transversales que longitudinales. Il s'agit des noyaux dont nous avons déjà signalé l'existence dans un travail antérieur (1943 a) et dont nous avons parlé au chapitre II.

3<sup>o</sup> Les espèces qui possèdent les plus grands noyaux sont de toute évidence celles qui possèdent les chromosomes les plus grands (*Cucubalus*, *Lychnis cognata*). *Lorsque les chromosomes sont plus petits, le noyau n'atteint plus jamais cette taille, à moins que la polyplioïdie n'intervienne.* Dans ce dernier cas, le noyau peut redevenir volumineux; toutefois sa taille n'excède jamais celle rencontrée dans les espèces à chromosomes plus longs. Tout se passe comme si cette grandeur représentait une valeur limite pour les Silénoïdées, et même des noyaux aussi fortement polyplioïdes que le noyau en tous cas décaploïde du *Silene ciliata*, ou celui hexaploïde du *Dianthus Simonkaianus* ne dépassent pas en grandeur le noyau du *Cucubalus* et du *Lychnis cognata*. Il est intéressant à ce sujet de rappeler que la polyplioïdie nous paraît en relation chez les Silénoïdées avec la taille des chromosomes en ce sens qu'elle est d'autant plus fréquente que ces derniers sont plus petits. Aucun exemple

de polyploïde n'est connu dans les genres *Lychnis*<sup>1</sup> ou *Viscaria*. Dans les *Silene*, la polyploïdie est rare, assez fréquente par contre dans *Melandrium* où les espèces américaines étudiées par Miss B l a c k b u r n sont toutes tétraploïdes. Nous ne connaissons pas la taille des chromosomes dans les espèces en question mais dans *M. album* et *rubrum*, si l'on excepte les chromosomes sexuels, les chromosomes ne sont pas plus grands que dans *Silene*. Elle paraît fréquente aussi chez les *Gypsophila*, où nous l'avons décelée dans deux des six espèces examinées; enfin, elle est très fréquente dans le genre *Dianthus* qui a les chromosomes les plus petits. *Agrostemma* et *Drypis*, tous deux tétraploïdes, ont également de petits chromosomes. On pourrait tenter d'interpréter ces faits en supposant que *Cucubalus* et *Lychnis* sont des genres primitifs et que l'évolution chez les Silénoïdées est allée dans le sens d'une diminution de taille des chromosomes. La polyploïdie nous apparaîtrait alors comme une tendance à rétablir la taille primitive du noyau.

4<sup>o</sup> A l'intérieur d'un même genre, la taille du noyau paraît en rapport avec la taille des chromosomes et décroît avec celle-ci. Ainsi *Lychnis flos Jovis* a un noyau plus petit que *Lychnis cognata*, les *Silene gallica* et *disticha* montrent la même diminution par rapport à des espèces comme *S. Otites* ou *S. Saxifraga*. *Vaccaria* que d'aucuns rattachent à *Saponaria* se comporte de même vis-à-vis de *Saponaria ocyoides*. Enfin, dans le genre *Dianthus*, les espèces diploïdes classées suivant la taille décroissante de leurs noyaux forment la série :

- D. barbatus*
- D. kiusianus*
- D. Caryophyllus*
- D. deltoides*
- D. Armeria*

A part *Dianthus kiusianus* qui a des chromosomes un peu plus grands, les autres espèces montrent fort peu de différences dans la taille de leurs chromosomes. Si nous comparons toutefois avec les données de R o h w e d e r (1934) qui mesure le volume total des chromosomes à la diacinese tardive, nos espèces sont bien rangées d'après le volume décroissant des chromosomes. En effet, R o h w e d e r donne pour

- D. barbatus* 8,2
- D. deltoides* 0,790
- D. Armeria* 0,385

Nous ne pouvons rien dire pour *D. Caryophyllus*, car R o h w e d e r a étudié une forme hexaploïde.

5<sup>o</sup> D'un genre à l'autre, il semble bien que la comparaison ne soit plus de mise. Quelques remarques s'imposent :

<sup>1</sup> Il y aurait une forme tétraploïde de *Lychnis chalcedonica* d'après une communication orale de R o h w e d e r à T i s c h l e r (Tab. Biol. XVI. 1938).

a) La grande majorité des espèces étudiées ont dans le méristème de la racine des noyaux de taille très voisine, et cela quels que soient la taille des chromosomes et leur nombre (sauf dans le cas des polyploïdes). On pourrait diviser toutes les espèces en trois groupes : celles qui ont de grands noyaux, dont le diamètre moyen oscille autour de 10 microns, *Cucubalus*, *Lychnis cognata* et la plupart des espèces polyploïdes étudiées; celles qui ont un noyau moyen, dont le diamètre est compris entre 7,8 et 9 microns, la majorité des espèces diploïdes de Silénoïdées (13 sur 20) + *Agrostemma* et *Gypsophila pacifica*, tétraploïdes; celles qui ont un noyau petit (diamètre inférieur à 7,8  $\mu$ ), plusieurs *Dianthus*, *Velezia*, *Gypsophila repens*.

b) Il est intéressant de constater que des espèces à petits chromosomes telles que *Dianthus barbatus* ou *Tunica prolifera* ont un noyau possédant la même taille que de nombreuses espèces dont les chromosomes sont beaucoup plus grands. Certes, le nombre des chromosomes est plus élevé dans les premières, mais l'augmentation du nombre ne compense pas la diminution de taille. Nous pouvons nous en convaincre par le calcul suivant : Comparons par exemple *Dianthus barbatus* et *Silene Sendtneri* qui ont le même volume nucléaire; la première espèce a  $2n = 30$  chromosomes dont la longueur moyenne est d'environ 2  $\mu$  et la largeur 0,6  $\mu$ . La deuxième a  $2n = 24$  chromosomes : longueur moyenne 3,7  $\mu$ , largeur 0,6  $\mu$ . Si nous utilisons pour calculer le volume des chromosomes la formule donnée par Miss Blackburn :

$$\sqrt{V} = \frac{\pi}{4} d^2 \left(1 - \frac{d}{3}\right)$$

où  $d$  représente la largeur et  $l$  la longueur du chromosome, nous obtenons comme volume total des chromosomes chez *Dianthus barbatus*  $15 \mu^3$  et chez *Silene Sendtneri*  $24 \mu^3$ . Le volume des chromosomes dans *Dianthus barbatus* ne représente que les  $5/8$  du volume dans *Silene Sendtneri* et pourtant le noyau garde la même taille. Dans *Gypsophila repens*, le noyau assez petit représente les  $5/7$  de celui du *Silene Sendtneri*, tandis que le volume des chromosomes, pourtant nombreux ici ( $2n = 34$ ) n'atteint que  $7,8 \mu^3$ , soit le tiers de ceux du *Silene* en question. Le volume du noyau ne dépend donc pas uniquement du nombre et de la taille des chromosomes. On serait tenté d'expliquer le volume relativement élevé du noyau dans les espèces à petits chromosomes en constatant que ces dernières ont un noyau semi-réticulé et en supposant que l'état physique dans lequel se trouve la matière constitutive des chromosomes pendant l'interphase joue un rôle important dans les phénomènes d'assimilation d'où dépendrait en dernier ressort la taille du noyau. Or, dans un noyau semi-réticulé, la chromatine plus dispersée que dans les noyaux à gros réseaux pourrait bien avoir une surface plus grande. Toutefois, il paraît

plus simple d'admettre que la taille du noyau dépend dans chaque genre de conditions particulières à celui-ci : facteurs géniques ou cytoplasmiques, n'ayant rien à voir avec le nombre et la taille des chromosomes. Que la taille du noyau puisse varier sous l'influence de facteurs étrangers aux chromosomes nous paraît démontré par les cas où, après une mitose ordinaire, les deux noyaux filles présentent une différence de volume bien marquée. Ceci se rencontre lors de la première division du noyau de la microspore. En effet, l'inégalité entre noyau végétatif et noyau reproducteur est déjà très nette à la télophase (planche 17, figure 10), comme nous l'avons observé dans plusieurs espèces, et comme l'a signalé, chez les Crucifères, M<sup>lle</sup> Jouvenel-Marcillac (1941). Nous avons même constaté que la différence remonte en réalité à l'anaphase où l'un des deux groupes de chromosomes (celui qui donnera le noyau végétatif) est nettement plus large, plus évasé que l'autre.

### b. Nucléole.

La grandeur du nucléole est sujette comme celle du noyau à des variations à l'intérieur d'une même espèce. Nous avons maintes fois mesuré cet organité dans l'espoir de découvrir quelque relation de nature à nous éclairer sur son rôle toujours si mystérieux. Dans le tableau qui suit<sup>1</sup> nous indiquons pour quelques régions du méristème radiculaire et pour les cellules différencierées qui suivent, le rapport entre le volume du nucléole et le volume total du noyau. Les espèces choisies ont les unes un noyau euréticulé ou réticulé, les autres un noyau semi-réticulé.

Quelques remarques s'imposent.

1. Comme l'ont observé plusieurs auteurs récents sur des objets du type euchromocentrique ou à chromocentres, le nucléole est toujours plus petit par rapport à l'ensemble du noyau, dans les tissus différenciés que dans les méristèmes.

Ainsi M<sup>me</sup> D o u t r e l i g n e (1939) note que cet organite est cinq à dix fois moins volumineux dans les noyaux quiescents que dans les noyaux en interphase. C'est à peu près le rapport que nous avons trouvé et cela non seulement dans les noyaux de type intermédiaire, mais aussi dans les noyaux réticulés. Même lorsque nous n'avons pas fait de mesures précises, nous avons toujours observé, et cela dans toutes les espèces, que les cellules différenciées de la racine, à peu près à la hauteur des premiers vaisseaux, ont un nucléole plus petit que les cellules méristématiques. D o u l a t (1944) fait la même remarque sur *Phœnix dactylifera*.

<sup>1</sup> Les préparations qui ont servi à dresser le tableau IV ont été traitées par la méthode de Feulgen. A l'hématoxyline, le nucléole est toujours plus grand qu'au Feulgen. Ceci n'est pas dû à l'hydrolyse, car sur des préparations témoins — non hydrolysées — le nucléole n'est pas plus grand. Il faut donc croire que cet organite absorbe davantage le laque ferrique que le vert lumière.

fera, et comparant le rapport des aires des sections optiques du nucléole et du nucléoplasme, trouve  $\frac{1}{8}$  à  $\frac{1}{10}$  pour le périblème et  $\frac{1}{16}$  pour les noyaux quiescents de la coiffe et de la zone supraméristématique. Il faut ajouter à ceci que dans la région des initiales, les nucléoles sont également très petits (voir tableau IV).

Tableau IV.

	Région des initiales	Dermatogène	1 <sup>e</sup> assise du périblème	Tissu diff. racine	
Cucubalus baccifer . . .	1/66	1/15	1/20	1/55	noyau
Lychnis cognata . . .	—	1/21	1/25	—	euréticulé
Silene densiflora . . .	1/114	1/16	1/14	1/108	noyau
Silene gallica . . . .	—	1/13	1/11	—	réticulé
Silene ayachica . . . .	1/252	1/16	1/14	1/113	
Gypsophila repens . . .	1/102	1/12	1/9	—	
Gypsophila pacifica . .	1/81	1/10	1/10	—	noyau semi-
Dianthus Armeria . . .	—	1/10	1/12	—	réticulé
Dianthus Simonkaianus .	—	1/11	1/11	—	

On peut déduire de cet ensemble de faits que le nucléole semble avoir une taille plus élevée dans les tissus en voie d'active division. Nous avons déjà indiqué plus haut (page 379) que les noyaux de la première assise du périblème et de la dernière du dermatogène dans les Silénoïdées se divisaient très rapidement. Or, le nucléole est ici plus grand que dans tous les autres méristèmes (voir à ce sujet notre travail de 1943 sur le *Silene ayachica*).

2. On voit aussi dans le tableau IV que les espèces à noyau semi-réticulé ont un nucléole un peu plus grand par rapport au noyau que les espèces à noyau réticulé ou euréticulé. On sait que dans le type euchromocentrique le nucléole, généralement unique, est très volumineux. Les Silénoïdées à noyau semi-réticulé se montrent donc, sous ce rapport aussi, intermédiaires entre les deux types principaux de structure et ce fait vient renforcer les conclusions du chapitre II.

3. Dans les espèces polyploïdes, le nucléole ne paraît pas plus grand. Certains auteurs ont signalé qu'il était plus apparent. Cela est possible, mais difficile à vérifier exactement. Contentons-nous de dire que les Silénoïdées polyploïdes montrent une plus forte tendance à la pluralité des nucléoles que les diploïdes.

### Autres observations sur le nucléole.

A la télophase, il y a toujours plusieurs de ces organites; à la prophase tardive, il n'y en a généralement qu'un. Celui-ci disparaît à la métaphase, sans laisser de trace. Dans *Gypsophila* et *Dianthus*, il persiste un peu plus longtemps que dans les autres genres et ne disparaît qu'à la prométaphase. On connaît la théorie de Heitz sur l'origine des nucléoles, qui se formeraient au contact de certains chromosomes généralement porteurs de satellites. D'autres auteurs d'ailleurs ont également signalé la symétrie de taille et de position des nucléoles dans les noyaux télophasiques (par exemple Abele, 1930). Or, une observation que nous avons faite sur des racines traitées à la colchicine nous paraît infirmer la théorie qui lie l'apparition du nucléole à certains chromosomes. Il arrive en effet que les noyaux influencés par cet agent mito-clasique se disloquent en nombreuses petites vésicules ou micronucléi. Or, dans chacune de celles-ci apparaît un nucléole à la télophase (Favarger, 1944). Monsieur le professeur Mangenot nous a communiqué d'autre part qu'il avait fait la même observation sur un matériel différent du nôtre.

Assez fréquemment, sur nos préparations au Feulgen, nous avons relevé que le nucléole présentait une ou plusieurs « vacuoles » plus pâles en son milieu. Sur certaines préparations, surtout celles qui ont été faites depuis longtemps, on remarque à la place de ces vacuoles de petits globules très réfringents. Il s'agit vraisemblablement d'un artefact; mais celui-ci paraît tout de même prouver une certaine hétérogénéité chimique du nucléole. Dans les microspores, le nucléole du noyau végétatif est beaucoup plus grand que celui du noyau reproducteur. Tous deux ont d'ailleurs une vacuole plus claire à l'intérieur. Dans le noyau végétatif, cette vacuole devient très grande et finit par envahir tout le nucléole au moment où la chromatine de ce noyau commence à devenir indistincte.

Enfin, nos préparations au Feulgen ne nous autorisent pas à penser qu'il y ait la moindre relation entre chromosomes et nucléole, sauf toutefois des cas d'adhérence. C'est ainsi que dans *Drypis spinosa* nous avons décrit pour la première fois (1943 b) un phénomène d'adhérence entre le nucléole et la chromatine, visible seulement pendant la prophase hétérotypique. Rappelons brièvement de quoi il s'agit. Les noyaux des cellules mères des tétraspores ont un seul nucléole. Au stade du spirème (voir chapitre VIII), un filament de chromatine se rapproche du nucléole et paraît adhérer plus ou moins nettement à sa surface. Au stade *strepsitène* (voir chapitre VIII), le nucléole paraît divisé en deux moitiés inégales par un couple de chromosomes qui l'enserre étroitement. On pourrait aussi interpréter ces images en supposant que le nucléole a « bourgeonné » au contact des filaments de chromatine qui restent adhérents à la base du bourgeon. Celui-ci est généralement plus petit que le nucléole

lui-même, mais parfois il atteint la même taille. A la diacinese (planche 18, figure 10), on voit constamment un des gemini adhérer au nucléole, juste à l'endroit où le bourgeon se détache. Ces phénomènes ressemblent assez à ceux décrits par Baranov (1925) chez *Galtonia candicans*; ils paraissent identiques aux cas d'adhérence de la chromatine thymonucléique à l'appareil nucléolaire démontrés par Gavau dan (1936) dans *Scilla peruviana* et par Gavau dan et Pelletier (1936) dans *Aesculus Hippocastanum* et *Helleborus foetidus*.

Notons pour terminer que dans les deux espèces: *Dianthus chinensis* et *Dianthus gratianopolitanus*, le nucléole paraît également bourgeonner à la prophase hétérotypique, bien que nous n'ayons pas constaté ici d'adhérence avec des filaments chromatiques. Au stade du spirème, sur les préparations à l'hématoxyline, le nucléole porte constamment une émergence en forme de croissant ou de lentille qui résiste beaucoup plus longtemps à la différenciation que l'organite dont il paraît dériver.

## Chapitre VI.

### Les hétérochromosomes de quelques espèces dioïques.

#### A. Melandrium.

Lorsque nous entreprîmes l'étude de ce genre, nous ne pensions pas qu'il nous serait possible d'y observer quoi que ce soit de nouveau, car nous savions qu'il avait été l'objet de nombreuses études cytologiques. Nous n'avions alors qu'une connaissance extrêmement sommaire de la bibliographie qui le concerne. Une fois nos observations faites, nous fûmes très surpris de voir qu'elles étaient en désaccord avec celles de la plupart des caryologistes, sauf celles de ces toutes dernières années. Bien que la preuve soit faite maintenant par les recherches de Ono (1939), Waranke et Blakeslee (1939—1940), Löve (1940) et Westergaard (1940) que le chromosome Y du mâle est le plus grand des deux, nos observations, accomplies dans l'ignorance de ces travaux et complétées par l'étude assez négligée jusqu'ici des plaques équatoriales des grains de pollen ont peut-être quand même une certaine valeur, d'autant plus que l'idée inverse (chromosome Y du mâle plus petit que chromosome X) était en quelque sorte devenue classique.

#### Observations personnelles.

*Melandrium album.* a) *Plaques diploïdes.* Les racines que nous avons fixées présentaient, les unes des plaques du type mâle (avec deux hétérochromosomes inégaux) les autres des plaques du type femelle (avec deux hétérochromosomes égaux). Or, le plus grand des hétérochromosomes du mâle est extrêmement grand par rapport aux autosomes (il atteint

presque le double de leur longueur), toujours courbé en forme de V à branches symétriques, et environ une fois et demie plus grand que les hétérochromosomes des plaques femelles. Ces derniers sont parfois droits ou presque droits, parfois plus ou moins courbés et atteignent tout au plus une fois et demie la taille des plusgrands autosomes. Il s'ensuit sans aucun doute possible que l'hétérochromosome le plus grand du mâle, qui régulièrement est courbé en V est le chromosome Y, puisqu'il ne se retrouve pas sur les plaques femelles. La longueur de ce dernier, qui varie un peu suivant les cellules, est comprise entre 7 et 8,4 microns, celle des chromosomes X de la femelle entre 4,8 et 5,6 microns. Le second hétérochromosome du mâle atteint à peu près la même longueur (environ 5,4). Sur certaines plaques, on a de la peine à le distinguer. Une des racines étudiées s'est révélée aneuploïde avec le nombre  $2n = 26$  (planche 13, figure 8). Le matériel Helly-Feulgen montre à peu près les mêmes conditions que les objets fixés au Nawaschine et colorés à l'hématoxyline. Sur la planche 13 la figure 7 représente une plaque mâle et la figure 6 une plaque femelle.

A la métaphase hétéotypique, les conditions sont trop connues pour qu'il soit nécessaire d'insister. Les figures 31 (planche 16) et 3 (planche 17) représentent ce stade. Remarquons que le chromosome Y n'est pas toujours recourbé en crosse.

b) *Plaques haploïdes*. Nous avons pu, grâce surtout à la méthode de Feulgen, observer un assez grand nombre de très belles plaques équatoriales, dans les grains de pollen. Il s'agissait de la première division du noyau de la microscope. Les unes (planche 16, figure 8) montrent à côté des onze autosomes un hétérochromosome Y, courbé en V et deux fois plus grand que le plus long des autosomes; les autres (planche 16, figure 16) un hétérochromosome X, peu incurvé et dépassant d'un tiers à peu près le plus grand chromosome. C'est la première fois à notre connaissance, que les deux types de microspores de *Melandrium album* ont été mis en évidence par une observation directe. Remarquons que les chromosomes X et Y montrent les mêmes différences que dans le méristème des racines. Quelle que soit donc l'interprétation que l'on donne aux détails de la méiose (voir chapitre VIII), notre observation prouve irréfutablement la permanence des chromosomes sexuels au travers de celle-ci.

*Melandrium rubrum*. Dans le méristème des racines, les mêmes conditions se rencontrent que dans *Melandrium album* (cf. planche 13, figure 10 : plaque mâle, et planche 13, figure 9 : plaque femelle) toutefois dans un assez grand nombre de plaques on ne voit distinctement qu'un seul hétérochromosome, soit l'élément X soit Y. Ceci suppose que des différences de taille assez étendues peuvent exister d'une cellule à l'autre (voir page 401).

*Melandrium album* × *rubrum*. Cet hybride à fleurs roses a été rencontré dans la nature. Nous avons trouvé côté à côté un pied mâle et un pied femelle. Les deux individus ont été transplantés dans nos cultures. Les graines parfaitement viables nous ont servi à obtenir des racines. Nous avons aussi fixé un certain nombre de boutons floraux mâles. Dans les méristèmes radiculaires, les hétérochromosomes sont visibles, toutefois les plaques idéales sont rares (planche 13, figure 11 : plaque à 2 X). Fréquemment, comme dans l'espèce précédente, on ne voit nettement qu'un seul hétérochromosome, le second étant impossible à identifier. Sur les métaphases hétérotypiques vues de profil (planche 16, figure 27) on observe la même différence de taille entre X et Y que dans *M. album*, d'autre part le chromosome X peut aussi être courbé en crosse. Enfin, les figures 12 et 13 de la planche 16 montrent deux plaques équatoriales des grains de pollen. Exactement comme dans *Melandrium album*, les chromosomes X et Y peuvent être identifiés avec la plus grande facilité dans chacun des deux types de microspores. Il y a lieu d'indiquer ici que dans un certain nombre de grains de pollen de l'hybride *Melandrium album* × *rubrum*, considéré par plusieurs auteurs comme un simple croisement de deux sous-espèces, le noyau reste petit et subit une pycnose énergique, cependant que le cytoplasme se contracte autour de lui, formant une étroite auréole colorée en vert par le vert lumière. Dans certaines anthères, nous avons compté environ 10 % de ces grains anormaux (sans doute incapables de germer) tandis que les autres microspores montraient les phases de la première mitose dans leur noyau ou étaient binucléées. Dans *Melandrium album*, nous avons aussi relevé des grains de pollen anormaux, à noyau petit et pycnotique, mais ils sont plus rares que dans l'hybride.

### Discussion.

On sait que Miss Blackburn fut la première en 1923 à signaler des chromosomes sexuels chez *Melandrium album*. C'était le premier exemple connu chez les Dicotylédones. Dans sa description détaillée de 1924, elle n'hésite pas à considérer comme Y le plus grand des chromosomes du mâle ce qui pouvait passer pour révolutionnaire, parce que c'est presque toujours l'inverse qui se présente dans le règne animal. Winge (1923) et surtout Meurman (1925) soutiennent au contraire que les chromosomes X de la femelle sont à homologuer avec le plus grand des hétérochromosomes du mâle; l'Y serait donc le plus petit des deux. Heitz (1925) admet que le chromosome X de la femelle tient le milieu entre les deux hétérochromosomes du mâle. Quant à Belar qui avait étudié les pieds hermaphrodites à garniture chromosomique de mâle, il peut mettre en évidence les éléments X et Y aussi bien dans les anthères que dans les ovules, et montrer ainsi que la taille de ces

éléments n'était pas modifiée par les conditions trophiques de la cellule où ils se trouvaient. Les très belles microphotographies du mémoire de Belar ne sont toutefois pas absolument convaincantes, et les chromosomes X d'une femelle normale paraissent de taille intermédiaire entre les deux éléments du mâle. Cependant jusqu'ici, on n'avait étudié que la division hétérotypique et tout particulièrement des métaphases vues de profil. M<sup>me</sup> Breslawetz (1929) examine, la première, les plaques équatoriales des racines. Elle décrit dans la plante mâle, deux hétérochromosomes différents l'un de l'autre, le plus grand (X) est en forme de V. Dans la plante femelle, il y a deux hétérochromosomes X semblables entre eux. Sur ce, Miss Blackburn (1929), convaincue surtout par les arguments de Meurman, abandonne sa première interprétation. L'idée que le chromosome Y est le plus petit des deux devient classique, et cela d'autant plus que Winge (1923) et Tischler (1925) y avaient trouvé un bon argument pour expliquer la « certation » entre grains de pollen, telle qu'elle semblait résulter des expériences de Correns.

Nous avons vu plus haut que nos observations prouvent d'une manière nette que le chromosome Y est le plus grand des deux hétérochromosomes du mâle. Aussi est-ce avec un très grand intérêt que nous avons pris connaissance des travaux récents sur les *Melandrium* tétraploïdes. Presque en même temps, Ono au Japon, Warmke et Blakeslee en Amérique et Westergaard au Danemark, obtiennent des tétraploïdes. Ces derniers forment un grand nombre de gamètes XY. En fécondant une femelle tétraploïde avec un mâle également tétraploïde, on obtient une abondance de plantes possédant la constitution XXXY. Or, dans ce cas, on observe trois chromosomes de la même taille et un quatrième plus grand ! L'importance de cette démonstration est considérable parce qu'elle permet de comparer la taille des éléments X et Y dans une seule et même cellule. Une note sur les polyploïdes de *Melandrium* a été publiée également par Rizet (1945), mais ce dernier ne paraît pas s'être rallié au point de vue de Warmke et Blakeslee et continue à désigner le plus grand des chromosomes par la lettre X.

Pour quelles raisons y a-t-il eu jusqu'ici de si grandes divergences entre auteurs sur la question des chromosomes sexuels du *Melandrium* ? C'est ce qu'analyse Westergaard dans son important mémoire de 1940. Cet auteur, au moyen d'un fixateur spécial, met en évidence dans les chromosomes des racines des constrictions<sup>1</sup> qui, d'après lui, ont une position fixe : soit médiane pour Y et submédiane pour X. Ces détails

<sup>1</sup> Nous avons déjà dit (p. 406) ce que nous pensions de ces constrictions. Quoi qu'il en soit, nous avons également observé que le plus grand des hétérochromosomes est courbé en V.

morphologiques lui permettent d'identifier plus facilement X et Y. Malgré cela, sur bien des plaques équatoriales de racines, il arrive qu'on ne puisse apercevoir qu'un seul hétérochromosome. Ceci montre, comme nous l'avons dit plus haut et également dans notre chapitre IV, que la longueur des chromosomes varie sensiblement d'une cellule à l'autre, d'où impossibilité de comparer les tailles de deux chromosomes qui se trouvent dans des cellules différentes.

Nous pensons qu'il peut s'ajouter à cela quelques divergences dues au matériel utilisé. Déjà dans *Melandrium rubrum*, la mise en évidence des chromosomes sexuels est un peu plus délicate et Löve (1940) n'a pu que difficilement distinguer les chromosomes X dans les plaques somatiques des femelles, ce qui ne l'empêche pas de se rallier à l'opinion des auteurs américains. Si les quelques présomptions que l'on a (irrégularités de la méiose vues par Heitz, grains de pollen anormaux indiqués par Löve et par nous-même) en faveur d'une origine hybride de *Melandrium album* se trouvaient fondées, cela pourrait expliquer de petites divergences d'un matériel à l'autre.

Ceci nous amène à parler des idées de Jensen. Cet auteur, partant d'un concept philosophique d'après lequel les chromosomes ne sont pas la cause du sexe mais au contraire une résultante de celui-ci, nie tout simplement le rôle des chromosomes sexuels. Quant aux différences morphologiques entre hétérochromosomes, il les explique par une origine hybride de toutes les Angiospermes dioïques, origine qui se traduirait par des anomalies de distribution des chromosomes à la méiose du mâle. Bien que les idées de Jensen soient soutenables au point de vue purement philosophique, cela n'empêche pas que sa façon d'expliquer les choses nous paraît bien hypothétique, et très peu en accord avec la balance du sexe chez *Melandrium* ou chez la Drosophile, telle qu'elle ressort d'expériences précises. C'est ainsi que chez *Melandrium album*, Warmke et Blakeslee ont montré que les plantes 4A + XXXY sont des mâles tandis que 4A + XXXXY sont hermaphrodites. Comment expliquer ces résultats avec la théorie de Jensen ? Toutefois, il faut bien reconnaître que personne jusqu'ici n'a donné d'explication satisfaisante de l'origine des hétérochromosomes et il est certain que chez beaucoup de plantes dioïques (cf. Lindsay 1921), il n'y a pas de différences morphologiques entre chromosomes sexuels, donc aucune preuve cytologique de l'existence d'un mécanisme XY.

Si l'on se reporte à notre chapitre IV et si l'on veut bien jeter un coup d'œil sur nos planches 13 et 14, on ne peut s'empêcher de constater que les autosomes et les chromosomes X de *Melandrium* ressemblent fort à une garniture chromosomique de *Silene* ou de *Viscaria*, tandis que le chromosome Y est très semblable à un des grands éléments de *Cucubalus* ou de *Lychnis cognata*. Aussi, nous pensons qu'il n'est pas exclu que le genre *Melandrium* ait pris naissance un jour par un croisement

entre *Lychnis* ou *Cucubalus* d'une part et *Silene* ou *Viscaria* d'autre part. C'est une hypothèse semblable qu'a soutenue Miss Blackburn (1929) pour expliquer l'origine des hétérochromosomes de *Silene Otites*, mais nous ne savons pas si les expériences entreprises pour vérifier cette assertion ont donné un résultat positif. Si, dans *Lychnis cognata*, par exemple, le grand chromosome, semblable au chromosome Y de *Melandrium*, portait un déterminant mâle à effet très énergique, balancé dans la même espèce par un second chromosome de même taille, mais portant un facteur de féminité (d'où hermaphroditisme) et que dans le deuxième parent supposé de *Melandrium* (*Silene* par exemple) le chromosome X portait un facteur de féminité plus faible, nous aurions à peu près réalisé les conditions de la balance du sexe dans *Melandrium*. Ce dernier genre n'a-t-il pas été considéré par Westergaard comme offrant, dans le sexe mâle, les conditions d'un hybride structurel permanent ? Ce qui reste inexplicable, dans cette hypothèse, qui recourt à un croisement entre espèces assez éloignées, est qu'il n'y ait pas de disjonction mendélienne (sauf pour le sexe) et que *Melandrium* offre malgré tout une aussi grande stabilité !

### Espèces dioïques du genre *Silene*.

*Silene Otites*. Une paire X-Y, dans cette espèce, a été mise en évidence par Miss Blackburn, dans une description (1929) que l'auteur estimait encore quelque peu provisoire. D'autre part, Fyfe (1936) observe à la métaphase hétérotypique des bivalents en anneau et des bivalents droits, ces derniers étant placés au bord de la plaque, mais ne parle pas d'hétérochromosomes. Nos recherches confirment l'existence de la paire X-Y signalée par Miss Blackburn, mais il faut dire que la différence entre X et Y est beaucoup moins sensible que dans *Melandrium* (planche 16, figure 33); d'autre part, il y a toujours à côté de la paire X-Y une ou deux paires d'autosomes égaux entre eux, mais presque aussi grands que le chromosome X. Ceci a pour effet de rendre la reconnaissance des hétérochromosomes beaucoup plus difficile, également sur les plaques équatoriales des racines (planche 13, figure 15). Dans ces dernières, il y a généralement deux paires de chromosomes plus grands que les autres, mais il est impossible de distinguer la paire « sexuelle » des plus grands autosomes. Enfin, dans les grains de pollen, nous avons observé tantôt le chromosome Y (planche 16, figure 17), tantôt l'élément X (planche 16, figure 18), mais ici encore la différence avec les plus grands autosomes est faible. Toutefois, si on compare ces plaques avec celles des grains de pollen d'espèces hermaphrodites, on constate que, dans ces dernières, les chromosomes présentent entre eux des différences de taille encore bien plus faibles (cf. planche 16, figures 11 et 14):

*Heliosperma*; 15 : *Viscaria*). Quant à l'observation de F y f e , nous ne pouvons pas la confirmer et pensons d'ailleurs que de telles relations sur des plaques vues du pôle sont difficiles à établir avec certitude. En effet, une légère obliquité de la coupe fait paraître plus grands certains chromosomes. D'autre part, dans quelques espèces (*Saponaria ocymoides* par exemple) les bivalents restent très peu de temps dans le plan équatorial et le plus souvent se rencontrent à des hauteurs légèrement différentes. Or, si les chromosomes à ce stade ont une forme de V à branches confondues, la coupe ne donnera pas la même image suivant qu'elle passe près de la pointe du V, ou au milieu par exemple.

*Silene densiflora*. Cette espèce si rapprochée de la précédente qu'on en fait parfois une variété de *Silene Otites* (cf. R o h r b a c h) montre également une paire X—Y à la métaphase hétérotypique (planche 16, figure 32, planche 17, figure 4). Il y a en outre une ou deux paires de grands autosomes. Sur les plaques équatoriales des racines (planche 13, figure 14), on voit au moins trois paires de chromosomes de grande taille, dont un élément à branches inégales (est-ce l'Y ?) très semblable à celui qu'on voit sur la figure 15 (*Silene Otites*).

*Silene Sendtneri*. Nous n'avons pu observer ici la métaphase hétérotypique. Les places des racines (planche 14, figure 1) montrent au moins trois paires de grands chromosomes. Enfin, dans les plaques équatoriales des grains de pollen, nous avons observé parfois un hétérochromosome (Y ?) assez net (planche 16, figure 22) dans d'autres plaques, l'hétérochromosome se détache à peine des autosomes.

*En résumé, les Silenes dioïques de la section Otiteæ montrent des hétérochromosomes X et Y assez peu dissemblables et pas beaucoup plus grands que les plus grands autosomes. Il est impossible de les caractériser sur les plaques équatoriales des racines, et on ne peut les déceler qu'à la métaphase hétérotypique ou sur les plaques des grains de pollen, où le nombre des chromosomes étant réduit, les conditions sont un peu plus favorables. Dans tous les cas, les différences observées sont beaucoup plus faibles que dans Melandrium. Il convient de noter à ce propos que les Silénées en question montrent une tendance assez marquée à la polygamie.*

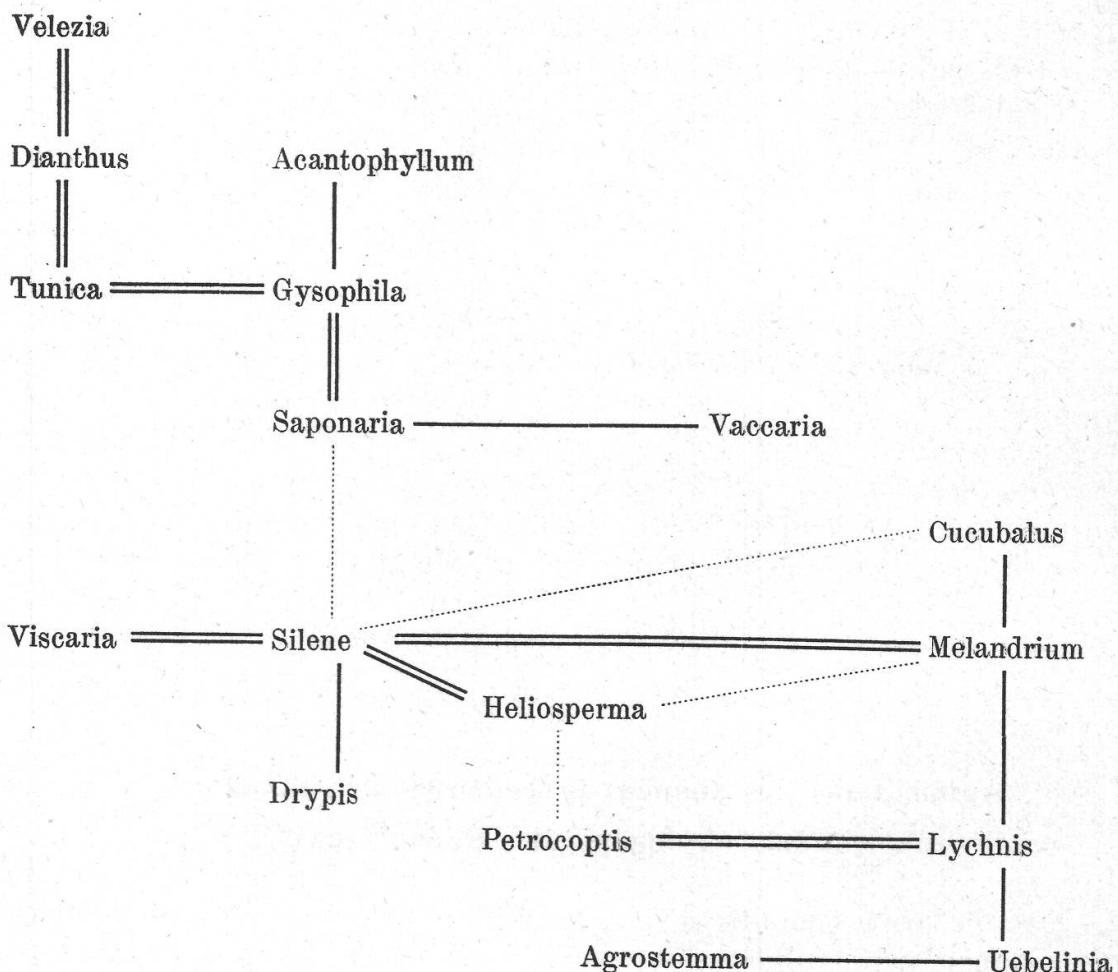
## Chapitre VII.

### Applications des données précédentes à la taxonomie et à la phylogénie des Silénoïdées.

Nos recherches montrent que les genres principaux de Silénoïdées rangés dans l'ordre suivant :

I	<i>Cucubalus</i> — <i>Lychnis</i>	n = 12
II	<i>Melandrium</i>	n = 12
III	<i>Silene</i> — <i>Viscaria</i>	n = 12
IV	<i>Saponaria</i>	n = 14
V	<i>Vaccaria</i>	n = 15
VI	<i>Agrostemma</i>	n = 12
VII	<i>Gypsophila</i>	n = 17 et 18
VIII	<i>Tunica</i> — <i>Dianthus</i> } <i>Drypis</i> — <i>Velezia</i>	n = 15 et 14 ( <i>Velezia</i> )

forment une série continue, dans laquelle la taille des chromosomes diminue graduellement de I à VIII. En même temps, la forme de ces éléments devient celle de bâtonnets légèrement arqués et la structure du noyau se rapproche de plus en plus du type euchromocentrique. Il n'est pas inutile de rappeler ici les relations systématiques des genres telles qu'elles ressortent du schéma utilisé par Rohrbach dans sa monographie du genre *Silene*.



Quelques remarques s'imposent.

*Le genre Drypis* ( $n = 15$ ), tant par le nombre et la taille de ses chromosomes que par son noyau semi-réticulé, se rapproche davantage du groupe VIII que du groupe III. Nous serions tenté par suite de le ranger plutôt dans les Dianthées que dans les Lychnidées. Or, précisément ce genre montre une réduction du nombre des cavités de l'ovaire. Celles-ci sont au nombre de deux comme dans les Dianthées, bien que *Drypis* ait trois carpelles (cf. Rocén 1927).

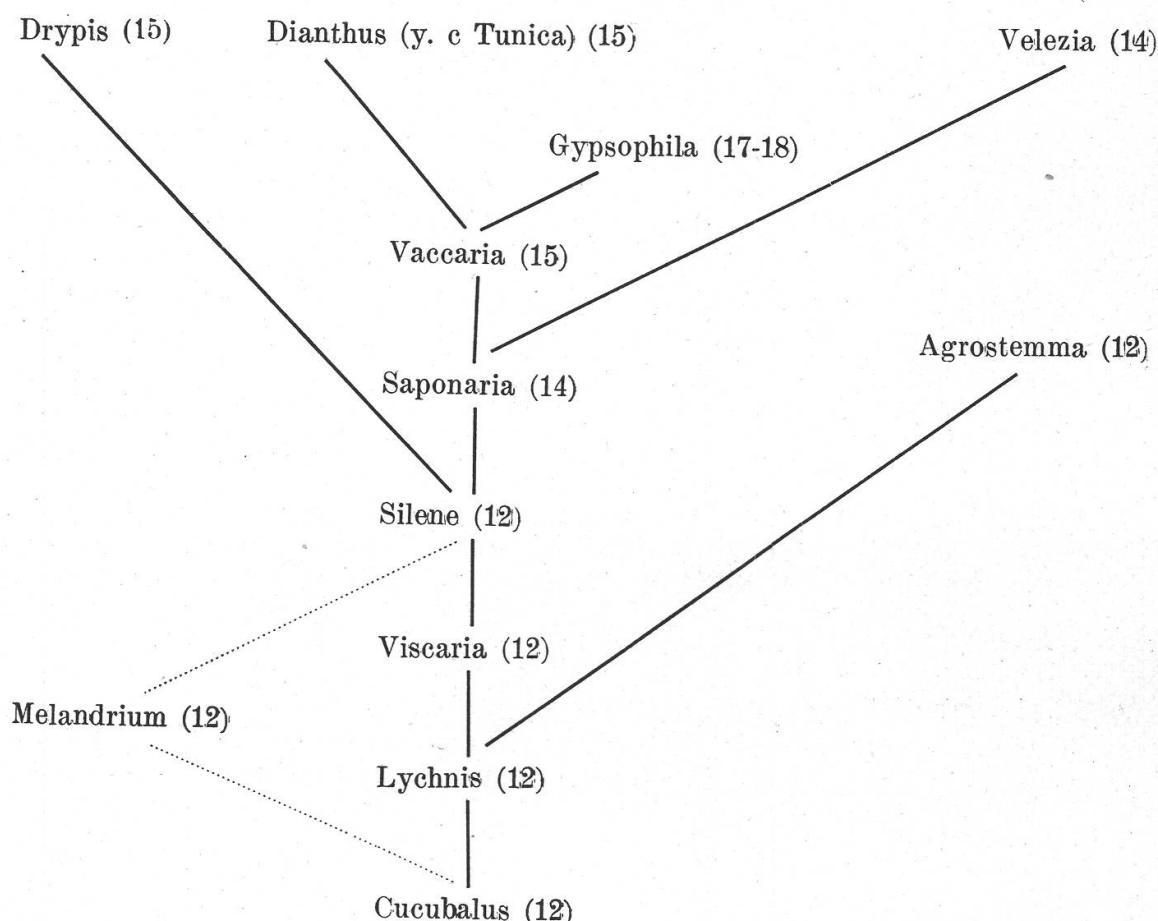
*Le genre Agrostemma* qui présente aussi d'après Rocén (loc. cit.) une tendance à la réduction du nombre des cavités, se placerait d'après nos données caryologiques près de *Vaccaria* et *Saponaria*, bien que son nombre de base soit 12. D'autre part, il résulte des recherches embryologiques de Rocén que la formation d'un diverticule aux dépens du sac embryonnaire se fait dans *Agrostemma* de la même façon que dans *Saponaria officinalis* et *Tunica Saxifraga*. On peut se demander si le nombre des carpelles est vraiment un critère suffisant pour ranger la Nielle dans les Lychnidées; et cela d'autant plus que certains caractères morphologiques rapprochent *Agrostemma* de *Saponaria* (onglet des pétales muni de bandelettes ailées). Le nombre des carpelles est sujet à des variations à l'intérieur d'une même espèce : Rocén a trouvé un *Gypsophila perfoliata* à trois styles et à ovaire triloculaire et nous avons observé nous-même dans *Lychnis cognata* un ovaire à six carpelles et à six cavités et dans *Gypsophila pacifica* un ovaire à trois carpelles et trois loges dont deux grandes contenant des ovules sur deux rangs et une petite avec ovules sur un rang. Peut-être y a-t-il convergence entre *Saponaria* et *Agrostemma*, et ce dernier genre a-t-il tout de même pour ancêtre un genre à cinq carpelles comme *Lychnis*? Il y aurait également convergence entre *Drypis* et *Dianthus* et *Drypis* aurait pour ancêtre un genre à trois carpelles comme *Silene*. Nous sommes assez disposé à le croire. *Le genre Velezia* est considéré en général comme très voisin de *Dianthus*. Toutefois le nombre de ses chromosomes le rapproche également de *Saponaria* ( $n = 14$ ). Entre *Velezia* et *Saponaria*, il y a évidemment des traits morphologiques communs : absence d'écaillles calicinales et présence de languette sur les pétales. Ici, les données caryologiques ne fournissent pas de solution décisive, car si le nombre des chromosomes rapproche *Velezia* de *Saponaria*, la structure du noyau et la taille des chromosomes parlent en faveur d'une parenté avec *Dianthus*. De nouveau ici nous pensons qu'il peut y avoir eu convergence.

Enfin, nos recherches établissent une étroite parenté entre *Lychnis* et *Cucubalus*. Nous nous demandons si ce genre monotypique et d'allure assez étrange n'est pas l'ancêtre de toutes les Silénoidées. Si vraiment l'on peut faire dériver les Caryophyllacées des Phytolaccacées, comme le

suggère Tischler (1928) d'après les résultats des travaux sérologiques de l'école de Koenigsberg et d'après les données caryologiques, la baie du *Cucubalus* serait alors un rappel du fruit de *Phytolacca*.

Sans nous dissimuler la très forte part d'hypothèse que contient un tel essai (comme d'ailleurs tout ce qui a trait à la phylogénie), nous donnons ci-dessous un arbre généalogique des Silénoïdées établi sur la base des données caryologiques et plus particulièrement des résultats que nous avons exposés dans les chapitres précédents; les genres qui nous paraissent présenter des phénomènes de convergence sont placés à la même hauteur.

Si nous plaçons les Lychnidées à la base, c'est que l'évolution dans la sous-famille des Silénoïdées paraît bien s'être faite dans le sens d'une diminution du nombre des carpelles et d'une réduction de la taille des



chromosomes. Rohwedel (1934) admet chez les *Dianthus* que le progrès s'accompagne toujours d'une diminution de taille des chromosomes. Cette diminution déterminerait d'autre part le passage du type euréticulé au type semi-réticulé et presque euchromocentrique. Ceci nous met en désaccord avec Mlle Delaix (1940) qui a mis en évidence le type réticulé dans des groupes de Légumineuses considérés comme évolués

(Viciées, Hedysarées, Lotées et le type euchromocentrique au contraire, dans des groupes tenus pour primitifs (Mimosoïdées et Césalpiniées). Il est vrai que l'auteur n'a pas examiné en détail les chromosomes et qu'il s'agit dans son cas d'une famille beaucoup plus vaste.

Quant aux relations phylogénétiques entre Alsinoïdées et Silénoïdées, elles sont difficiles à préciser. R o c é n reconnaît dans son mémoire de 1927 : « Die systematischen Verhältnisse der Caryophyllaceen sind sehr unklar. » Si l'on admet le point de vue de cet auteur, les Alsinoïdées seraient primitives et non les Silénoïdées. Comme les premières sont plus rapprochées des Dianthées que des Lychnidées, il en résultera évidemment que ces dernières seraient les plus évoluées. Nous préférons penser avec P a x et E i c h l e r , et jusqu'à preuve du contraire, que les Lychnidées constituent un groupe primitif. La rareté de la polyploïdie chez les Lychnidées, sa fréquence chez les Dianthées, l'augmentation du nombre haploïde des chromosomes qui évoque des fragmentations, nous semblent parler en faveur de cette manière de voir. Peut-être l'étude caryologique des Alsinoïdées pour laquelle nous avons réuni un important matériel fixé, nous permettra-t-elle de jeter quelque lumière sur la question, dans un avenir pas trop éloigné<sup>1</sup>.

## Chapitre VIII.

### La méiose chez les Silénoïdées.

Comme les phénomènes qui se déroulent pendant la prophase hétérotypique sont encore sujets à de nombreuses controverses, nous les décrirons en premier et ferons suivre l'exposé de nos observations d'une brève discussion dans laquelle nous essayerons de les interpréter à la lumière des théories existantes. Il suffira ensuite d'indiquer brièvement comment s'achève la microsporogénèse. Un dernier paragraphe contiendra quelques observations isolées sur la macrosporogénèse et sur la paroi de l'anthere.

#### a) Prophase hétérotypique.

##### Observations personnelles.

La prophase hétérotypique présente une assez grande uniformité dans les Silénoïdées. Toutefois, elle s'accomplit d'une manière un peu différente dans les Lychnidées qui ont presque toutes un noyau réticulé et dans les Dianthées dont le noyau est porteur de chromocentres. Nous

<sup>1</sup> Voir aussi dans le chapitre X, les conclusions relatives aux phénomènes d'endomitoses que nous avons observés dans plusieurs espèces. Ces fait permettent un rapprochement intéressant entre Caryophyllacées et d'autres familles de Centrospermes (Chénopodiacées et Aizoacées).

n'avons pu, dans chaque espèce, suivre toutes les étapes de la méiose, mais en considérant plusieurs objets voisins, on finit par avoir de nombreux stades passant graduellement de l'un à l'autre. Certaines espèces d'ailleurs nous ont fourni un matériel très riche pour la méiose. Nous décrirons le type de prophase des Lychnidées dans *Cucubalus baccifer*, celui des *Dianthus* dans *Gypsophila repens*. Pour éviter d'intervertir l'ordre naturel de succession des stades, nous nous sommes toujours basé sur les phénomènes nucléaires qui se passent dans l'assise nourricière (voir chapitre suivant). Ceux-ci sont particulièrement clairs sur les préparations au Feulgen.

*Cucubalus baccifer*. Les noyaux des cellules mères primordiales ont tout d'abord un réseau homogène et uniformément teinté. Puis une dissymétrie se manifeste dans la chromaticité: certaines mailles périphériques se colorent davantage et paraissent se rapprocher, tandis qu'ailleurs la trame s'affaisse. Il en résulte des noyaux présentant plusieurs amas de chromatine réunis par des filaments du réseau, quelque peu allongés (planche 17, figure 19). L'aspect de contraction s'accentue de plus en plus et toute la chromatine se rassemble en un gros peloton situé le plus souvent contre la paroi nucléaire et englobant parfois le nucléole. Ce peloton est d'abord très compact et d'aspect grumeleux, puis il s'en échappe des filaments minces qui ne sont pas manifestement disposés par deux (planche 17, figure 20), en outre la structure du peloton lui-même devient nettement filamentuse. Pendant ce temps, les cellules de l'assise nourricière ne montrent qu'un seul noyau, attestant ainsi la précocité de ce stade dans lequel il est difficile de ne pas voir un *synizesis*. Le peloton devient progressivement plus lâche et prend l'allure d'un *spirème*, c'est-à-dire d'un long filament entortillé sur lui-même et offrant plus ou moins l'aspect d'une toile d'araignée. Ce spirème ne s'étale guère dans la cavité nucléaire et l'affaissement qui atteint son point culminant au synizesis paraît dépasser de beaucoup ce stade. Un peu plus tard, une seconde contraction rassemble les anses du spirème au centre du noyau. Certaines d'entre elles forment un nœud serré, tandis que les autres rayonnent dans toutes les directions. L'ensemble de la figure a l'allure d'un faisceau. C'est alors que les anses se rapprochent et qu'une dualité apparaît pour la première fois. A ce moment, en général, l'assise nourricière a des cellules binucléées. Souvent même, les mitoses simultanées s'y sont déjà produites.

Les filaments qui, à ce stade, apparaissent par deux ne sont pas d'emblée très rapprochés et ne se touchent qu'en un ou deux points. On dirait les deux cordons d'une boucle étroite du spirème disposés parallèlement ou lâchement enroulés l'un sur l'autre. Parfois, cet enroulement est un peu plus serré, mais les intervalles séparant les deux filaments sont bien trop grands pour avoir vraiment l'allure d'une boutonnière s'ouvrant dans un cordon indivis, et la plupart du temps, nous le répé-

tons, les filaments qui s'accouplent se trouvent à une certaine distance l'un de l'autre (planche 17, figure 22). Tôt après, la figure se détend progressivement et les bivalents qui s'étaient peu à peu épaissis pendant le stade précédent s'éparpillent dans le noyau. La plupart d'entre eux restent toutefois réunis par de minces filaments colorés en rouge par la réaction nucléale et en noir par l'hématoxyline (planche 17, figure 23) et longtemps encore quelques bivalents gardent l'aspect en faisceau. Même lorsqu'à la diacinèse, les gemini sont complètement isolés les uns des autres et placés à la périphérie du noyau, les tractus chromatiques qui les joignent sont encore visibles (planche 18, figures 1 et 2). Ajoutons que les couples diacinetiques ne présentent plus d'entortillement.

Dans *Lychnis cognata*, la prophase suit une marche tout à fait analogue, mais le spirème s'étale beaucoup dans le noyau (planche 17, figure 21). Jamais celui-ci ne présente la moindre trace de dualité. Il est relativement mince et si on le compare aux filaments accouplés du stade suivant, il paraît impossible que ces derniers se soient constitués par fissuration des anses du spirème. Toutes les Lychnidées examinées présentent les mêmes phénomènes. La seconde contraction n'est pas absolument générale. Nous ne l'avons pas décelée dans *Viscaria alpina*, ni dans certains *Silene*. Quand elle ne se produit pas, le spirème, largement étalé dans le noyau et formant des boucles bien visibles, se fragmente au niveau de ces anses dont les deux parties s'accouplent de différentes manières: tantôt elles se disposent parallèlement, tantôt se croisent en un ou deux points, tantôt enfin s'entortillent plus ou moins l'une autour de l'autre. Ces différentes modalités se retrouvent peu avant la diacinèse dans les gemini qui procèdent par simple épaississement des boucles du spirème.

Généralement le spirème est mince, guère plus épais que les filaments qu'on voit tout au début de la prophase pendant le synizesis. C'est seulement sur une série de coupes dans *Viscaria alpina* (fixation au Helly) que nous avons observé un spirème épais et méritant le nom de pachynema. Mais là encore, le spirème d'abord mince s'épaississait graduellement, sans changer de forme ni de position, et dans d'autres anthères, il se découvrait au niveau des boucles, comme d'habitude avant de s'être fortement épaisse. On a donc l'impression dans cette espèce que l'épaississement des filaments chromatiniens qui atteint son apogée à la diacinèse tardive peut débuter à un moment quelque peu variable: avant ou après la rupture des boucles et la formation d'anses géminées. Nous nous demandons d'ailleurs si ce phénomène est normal, car il n'était pas aussi accentué sur d'autres préparations de la même espèce et les boutons floraux où nous l'avons observé, d'ailleurs bien fixés, contenaient de nombreux noyaux fortement pycnotiques. La fixation au Helly, de son côté, épaisse toujours un peu les structures pendant la méiose (spirème, chromosomes diacinetiques et métaphasiques).

*Gypsophila repens*. Les noyaux des cellules-mères des tétraspores montrent d'abord un réseau pâle et des chromocentres de taille un peu inégale. Puis le réseau paraît s'organiser en filaments très grêles qui relient les chromocentres les uns aux autres (planche 19, figure 13). Ces filaments s'épaissent progressivement, cependant que les chromocentres s'allongent et s'amenuisent (figure 14). La contraction survient et le peloton synizesique est le plus souvent assez lâche (figures 15 et 16). On décèle encore sur les filaments des nœuds ou « ventres » fusiformes. Puis le peloton se détend en un spirème qui s'étale largement dans la cavité nucléaire. Les chromocentres ont à peu près disparu (figure 17). L'épaisseur des filaments n'est pas beaucoup plus grande qu'au moment du synizesis. En tous cas, elle n'atteint jamais le double. Les stades suivants sont empruntés à la méiose de *Saponaria ocymoides*. Une seconde contraction rapproche les anses du spirème et la dualité apparaît entre les filaments qui s'échappent du faisceau ou du nœud central. De nouveau ici nous avons l'impression que ceux-ci, d'abord assez éloignés, se rapprochent et prennent contact deux à deux de différentes manières, parfois en se croisant ou s'entortillant, parfois en se maintenant parallèles, comme les deux cordons d'une boucle, les chiasmatas étant limités aux deux extrémités. La rupture du spirème en divers points s'accomplice en même temps que l'épaissement des gemini (figure 18) et l'on passe de ce stade à la diacinèse (planche 18, figure 7), par raccourcissement des couples de chromosomes et détorsion de ceux qui étaient plus ou moins entortillés l'un autour de l'autre. La méiose suit un cours semblable dans *Drypis spinosa*, *Tunica prolifera*, *Dianthus Simonkaianus*.

Comme le stade diacinèse ne peut donner lieu à des contestations, nous en parlerons en exposant la suite de la microsporogénèse.

#### Interprétation des résultats.

*Prophase du type Cucubalus*. Dans toutes les espèces, la contraction synizesique est extrêmement précoce et paraît s'accomplir immédiatement après la phase de repos du noyau des cellules mères. Elle dure longtemps, puisque deux mitoses successives se déroulent dans l'assise nourricière avant que le stade synizesis ne soit complètement achevé. Enfin les noyaux à ce stade sont très fréquents dans les préparations. L'organisation du réseau en filaments se fait au cours de la contraction, le peloton d'abord grumeleux devient de plus en plus filamenteux. Aucun appariement de filaments minces (zygoténie) n'est visible pendant cette période. Il est vrai que la contraction rend une telle mise en évidence assez délicate. Quoi qu'il en soit, l'aboutissement du synizesis est un spirème dont l'épaisseur est bien rarement double de celle des anses du leptoneema. Ce spirème est même si mince qu'on ne

peut le concevoir formé par accouplement latéral (zygoténie) de deux filaments et que pendant longtemps nous l'avons pris pour le leptonéma lui-même. Toutefois, la confrontation de nos images avec celles classiques de Grégoire (1910) et l'impression de former un cordon continu que donne le plus souvent la chromatine à ce stade nous ont convaincu qu'il s'agissait du spirème. En effet, supposons que ce soit le leptonéma, suivi d'un zygonéma passant au strepsinema; où se placerait alors le stade spirématisque dont Grégoire fait le stade central de la prophase hétérotypique, reconnu sans discussion par tous les auteurs? Sans doute, le spirème n'est pas épais et mérite peu le nom de pachynéma. Nous lui conserverons toutefois cette dénomination parce qu'elle représente un stade défini de la méiose. Il est difficile de dire si le spirème est continu ou s'il est formé d'un paquet de filaments. En effet, les extrémités soi-disant libres peuvent fort bien être occasionnées par la coupe. Nous ne pouvons affirmer toutefois qu'elles manquent absolument<sup>1</sup>. Aux stades suivants, *notre matériel nous a toujours donné la conviction que les jeunes anses strepsitènes se formaient par rapprochement des deux cordons d'une boucle, et non par la fissuration en boutonnière d'un filament plus ou moins indivis.* Nous nous basons avant tout pour l'affirmer sur la distance qu'il y a dès le début entre les deux éléments d'une paire et sur le fait que les anses strepsitènes sont bien épaisses (même au début de ce stade) pour venir de la fissuration d'un spirème qu'on hésite à appeler pachytène. Bien plus, au début de nos recherches, nous pensions qu'il s'agissait du stade zygotène, tant les anses géminées nous paraissaient minces. Mais de nouveau la confrontation avec les figures de Grégoire nous a convaincu qu'il ne s'agissait pas de ce stade. D'autre part, un zygotène suivi de strepsitène suppose l'absence totale de pachynéma et nous venons de dire qu'une telle supposition était hautement improbable. *En résumé, nous devons conclure que notre matériel nous donne des exemples nets de télosynapsis.* En ce qui regarde la seconde contraction, nous ajouterons que nous ne l'avons pas trouvée dans toutes les espèces. Elle manque vraisemblablement dans *Silene ayachica*, *ciliata* et *dubia*. Mais nous pensons qu'elle n'est pas nécessaire pour expliquer la télosynapsis. En effet, point n'est besoin d'un véritable « repliement du spirème » pour expliquer que les deux côtés d'une boucle se rapprochent. Très souvent, nous avons noté dans un spirème étalé que certaines boucles devenues étroites et très chromophiles n'avaient plus qu'à se rompre en deux points pour constituer une paire strepsinématique. Bien entendu lors-

<sup>1</sup> Jensen (1940) s'est basé sur la continuité du spirème dans *Melandrium* pour nier la persistance des chromosomes sexuels. Or, nos observations sur les plaques équatoriales des grains de pollen (voir chapitre VI) prouvent sans doute possible que l'individualité des chromosomes X et Y ne se perd pas pendant la méiose.

qu'il y a une seconde contraction ou que le spirème ne s'étale pas complètement dans la cavité nucléaire, il est clair que la constitution des gemini strepsinématiques a lieu d'autant plus facilement.

En résumé la prophase des Lychnidées peut être caractérisée par les points suivants :

- 1<sup>o</sup> Grande précocité du synizesis.
- 2<sup>o</sup> Absence de tout zygotène visible.
- 3<sup>o</sup> Epaississement progressif des filaments du leptonema en un spirème jamais bien épais (« pachynema »).
- 4<sup>o</sup> Constitution des gemini strepsinématiques par rupture des boucles du spirème avec ou sans seconde contraction.

#### Prophase du type *Gypsophila-Saponaria*.

Dans l'ensemble, les phénomènes se passent comme dans les Lychnidées. Les seules différences concernent le moment d'apparition du synizesis qui est ici moins précoce, et la présence de chromocentres au début de la prophase. La contraction dans ces espèces débute lorsque des filaments allongés se sont formés d'un chromocentre à l'autre. Quelle valeur faut-il donner à ces filaments ? S'agit-il d'un leptonema ? Cela est probable, mais constatons ici encore que les filaments ne sont pas bien individualisés et que l'ensemble a déjà une allure de spirème. Jamais nous n'avons observé l'arrangement des chromocentres par paires relevé par plusieurs auteurs dans des objets du type euchromocentrique. Ceci est à rapprocher de l'absence de tout zygonema dans les Silénoïdées à noyau réticulé.

#### Discussion.

La prophase hétérotypique dans les Silénoïdées a été étudiée par Miss Blackburn (1924) qui ne donne d'ailleurs de description détaillée que pour le genre *Lychnis* ou plus exactement pour les *Melandrium dioïques*. D'une manière générale, nos figures concordent avec celles de l'auteur anglais dont nous n'avons pu nous procurer le travail qu'au moment de rédiger ces lignes. L'interprétation de Miss Blackburn est également très proche de la nôtre et elle conclut comme nous à une télosynapsis (« the reduction is thus typically telosynaptic and there is no trace of a split thread at any stage »). Par contre, nous ne pouvons souscrire à la description, d'ailleurs assez sommaire, de Breslauwetz (1929) (*Melandrium album*) qui place le synizesis après le leptotène et le pachytène. Manifestement l'auteur a pris pour ce stade la seconde contraction. Rohwedel (1934) décrit la prophase du genre *Dianthus* à peu près comme nous l'avons fait en exposant le type *Gypsophila-Saponaria* : « Im Leptonema sieht man das Chromatin auf einem langen, die Kerne durchziehenden Faden körnelig aufgereiht.

*Mitunter liegen einige Chromozentren gesondert. Anfang und Ende lepsitener Fäden waren nie zu erkennen.* Eine parallele Lagerung von Fäden, die als Geminibildung gedeutet werden konnte, sah ich in diesem Stadium nicht. » L'auteur cependant ne prend pas position dans le débat sur le mode de syndèse.

On pouvait se demander si la prophase des noyaux du type semi-réticulé se rapprochait de celle, encore incomplètement connue, des végétaux à euchromocentres. Il nous a paru intéressant de comparer à ce sujet nos données avec les résultats récents de M<sup>lle</sup> M. J o u v e n e l - M a r c i l l a c (1939 et 1942). Les figures de son mémoire sur *Brassica campestris* présentent bien des analogies avec les nôtres (planche 17, figures 13 à 18). Comme on pouvait s'y attendre cependant, les euchromocentres persistent beaucoup plus longtemps à la prophase hétérotypique que les chromocentres de nos espèces. Quant à l'interprétation de l'auteur, elle diffère assez de la nôtre. M<sup>lle</sup> J o u v e n e l voit un zygotène dans notre stade strepsitène et elle admet que ce stade peut suivre le synizesis et même la seconde contraction ... Elle ne parle pas du spirème et décrit comme pachytène un stade où les chromosomes sont groupés deux par deux. Nous nous garderons bien de parler d'un objet que nous ne connaissons pas, toutefois il serait curieux qu'une telle similitude des images recouvrît un processus méiotique totalement différent.

Nos recherches nous paraissent donc établir que la méiose des Silénoïdées se déroule suivant un processus essentiellement télosynaptique. Si sur ce point, nous sommes en accord avec les deux seuls auteurs qui aient étudié les mêmes objets que nous, nous avons le regret d'être en opposition avec Grégoire (1910), qui pensait possible d'étendre sa théorie du parasynapsis par zygoténie à tous les végétaux. L'argumentation de l'illustre cytologiste belge est d'ailleurs si solide qu'elle emporte la conviction pour un grand nombre d'objets.

Toutefois, nous nous demandons si le processus de la méiose ne peut pas dépendre dans une assez large mesure du type de structure nucléaire et si les modes parasynaptique et télosynaptique ne peuvent se réaliser tous deux mais dans des végétaux différents : à ce propos, nous croyons établi par les travaux de C l e l a n d que chez les Oenothera c'est le télosynapsis qui a lieu. Or, dans plusieurs Silénoïdées, comme l'ont aussi vu Miss Blackburn et B r e s l a w e t z , les gemini diacinetiques restent longtemps unis par des filaments chromatiques. Cela nous paraît un fait de nature à expliquer l'arrangement « end to end » des chromosomes dans un spirème qui va s'épaississant du stade leptotène au stade pachytène.

### Suite de la microsporogénèse.

#### Du stade diacinèse à la formation des noyaux reproducteurs.

Dans une même espèce, les bivalents n'ont pas tous la même forme ni la même disposition, à la *diacinèse*. Là où les chromosomes sont assez grands pour qu'on puisse apprécier facilement les différences, on trouve que les éléments d'une paire se touchent tantôt par les deux extrémités, ce qui donne aux bivalents la forme d'un anneau, tantôt par une seule extrémité et ils sont alors placés dans le prolongement l'un de l'autre ou divergent en forme de V plus ou moins ouvert. Tantôt enfin, ils ne se touchent pas, mais sont placés parallèlement l'un à l'autre. Ces dispositions diverses sont visibles sur la planche 18, figures 1 à 13. Lorsque les chromosomes deviennent plus petits, comme cela arrive surtout chez les Dianthées, les *gemini* sont formés d'éléments ovoïdes placés l'un à côté de l'autre sans qu'il soit possible de dire si de tels chromosomes présentent un ou deux points de contact (planche 18, figures 4, 11 et 13). Miss Blackburn ayant insisté sur la forme en anneau des chromosomes de la plupart des Lychnidées, Rohwedel (1929), qui observe dans les *Dianthus* des bivalents en forme de sphéroïdes un peu aplatis, pense qu'il y aurait pour cette raison une différence caryologique entre *Dianthus* et *Silene*. Nous ne sommes pas de cet avis et estimons que seule la taille des chromosomes est responsable de ce changement d'allure des *gemini*. C'est ainsi qu'*Heliosperma pudibundum* (figure 4) si voisin de *Silene* montre une diacinèse comparable à celle d'un *Dianthus* (figure 13). En se raccourcissant les chromosomes d'une paire en anneau prennent une forme ovoïde (déjà visible dans certains *Silene*, où plusieurs couples ont de ce fait l'allure d'un stomate ouvert : cf. figure 5) et l'échancrure tend à disparaître. Il y aurait donc chez un *Dianthus* comme chez un *Silene* des chromosomes à un chiasma et deux chiasmatas, mais ces derniers seraient difficiles à distinguer des premiers. Contrairement à l'opinion de Miss Blackburn, qui trouve que les bivalents en anneau ont à peu près tous la même taille dans une espèce donnée, nous avons observé entre les *gemini* des différences de grandeur assez sensibles. Elles correspondent à celles que nous avons mises en évidence dans les plaques équatoriales des racines, mais sont moins faciles à voir puisque les chromosomes sont plus petits. Dans la plupart des Dianthées, elles deviennent imperceptibles. Sur les métaphases hétérotypiques vues de profil (planche 17, figures 2 à 9 ainsi que 11 et 12), on retrouve d'une part la présence simultanée de chromosomes à un chiasma et à deux chiasmatas, d'autre part les différences de longueur dont nous venons de parler. Remarquons une fois de plus l'analogie entre le comportement des chromosomes sexuels de *Melandrium* (figure 3) et celui des chromosomes les plus grands de *Cucubalus* (figure 2) ou *Lychnis cognata* (figure 6). Ces derniers toutefois forment un groupe symétrique.

Jamais dans les polyploïdes nous n'avons vu de multivalents, pas même dans *Silene ciliata* (cf. planche 16, figure 3, et 18, figure 9), bien que Miss Blackburn en ait décrit dans cette dernière espèce.

Le clivage n'est visible qu'à la fin de l'anaphase, il devient alors extrêmement net et les deux chromatides peuvent aller jusqu'à se séparer complètement (*Cucubalus baccifer*, planche 17, figure 1)<sup>1</sup>. Le plus souvent, elles restent unies en un point (centromère ?), tandis que leurs extrémités divergent (planche 16, figure 30). Pendant l'intercinèse, dans les espèces à noyau réticulé, les chromosomes clivés s'estompent et parviennent parfois à reconstituer un faible réseau, sur lequel on aperçoit autant de chromocentres vaguement géminés qu'il y a de chromosomes. Dans les espèces à noyau semi-réticulé nous n'avons pas observé de réseau, et les noyaux en interphase paraissent porteurs d'euchromocentres plus ou moins nettement dédoublés. Cette observation confirme ce que nous avons avancé au chapitre II sur la formation du réseau par désagrégation des chromocentres, ce phénomène ne se produisant pas au même degré si l'interphase est courte.

Dans la très grande majorité des espèces étudiées, la tétradogénèse a lieu par le procédé que les auteurs allemands appellent « Furchungstypus » (Furrowing process des Anglais)<sup>2</sup>. Nous n'avons pas observé de fuseaux secondaires, si ce n'est dans les *Dianthus deltoides* et *sinensis*. La séparation des cellules se fait par un sillon progressant de l'extérieur à l'intérieur, après la division homéotypique (type simultané). *Silene ciliata* constitue à ce sujet une exception intéressante. A la télophase hétérotypique, on observe nettement un phragmoplaste, mais il ne se forme pas de membrane; il apparaît bien plutôt une fente en forme de boutonnière qui s'élargit progressivement vers l'extérieur; au moment où commence la division homéotypique, la séparation n'est généralement pas achevée et les deux cellules se tiennent encore par deux isthmes étroits situés tout au bord de la région équatoriale. C'est également par un sillon parti de l'intérieur que se séparent les cellules filles après la division homéotypique. Ce procédé très curieux est donc intermédiaire entre le type « successif et simultané » et il est suggestif de voir que, dans un même genre, on peut trouver des modes différents de formation des tétrades.

En ce qui concerne la membrane des microspores, il nous a été possible de faire une observation qui nous paraît présenter un certain intérêt. Alors que ces membranes sont toujours Feulgen-négatives (sauf

<sup>1</sup> Miss Blackburn (1924) a fait la même observation sur *Melandrium* et elle compare cette fissuration au clivage des chromosomes somatiques. Nous devons dire que nous n'avons jamais vu de clivage prophasique aussi accentué dans aucune Silénoïdée. Ne s'agirait-il pas d'une double fissuration? (cf. chap. 10).

<sup>2</sup> Il a été signalé dans *Melandrium album* par Schürhoff (1925) et dans *Dianthus barbatus* par Sugiyura (1931).

immédiatement après la formation des tétrades où les quatre cellules, avant de se séparer, baignent parfois dans un magma rose=mucilage ?), sur des lames-témoins, non hydrolysées, la membrane des jeunes grains de pollen à un stade qui suit d'assez près les tétrades, présente une coloration d'abord rose puis d'un rouge intense. Les plaquettes qu'on voit sur les membranes des cellules du tapis offrent d'ailleurs le même phénomène. Puis la réaction positive disparaît et la membrane se colore en jaune. Sur les lames hydrolysées, jamais cette coloration n'apparaît. Ajoutons que les membranes cutinisées des pièces florales se colorent en rose par le réactif de Schiff avec ou sans hydrolyse. Madame Hurel-Py (1932), qui a étudié les réactions microchimiques des plaquettes de l'assise nourricière, a observé que ces dernières ne se coloraient pas par le réactif de Schiff, donc ne contenaient pas de substances aldéhydiques. Si nous avons toujours obtenu une réaction positive, cela pourrait être dû à une action légèrement oxydante du fixateur de Nawaschine, qui transformerait des groupes alcools en groupes aldéhydiques. Ou bien Madame Hurel n'a-t-elle observé les plaquettes qu'à un stade où celles-ci n'offrent plus la réaction que nous avons signalée ? Quoi qu'il en soit, notre observation fournit un moyen de plus pour différencier de la cutine la substance constitutive des membranes des microspores et des plaquettes du tapis.

Dans plusieurs espèces (voir tableau I) nous avons pu suivre la division du noyau de la microspore en noyau végétatif et noyau reproducteur. Nous n'avons jamais observé de membrane entre les deux énergides ainsi constituées. Cette observation négative, qui s'oppose à celle de Schürrhoff (1921) sur *Melandrium*, n'est pas déterminante et nous reconnaissons avec Wulff (1933) et Schnarf (1937) que les techniques de fixation et d'inclusion habituelles ne sont peut-être pas très favorables à la mise en évidence du plasma propre des noyaux spermatiques. Dans *Silene densiflora* et *S. ciliata*, nous avons pu observer la division en deux du noyau reproducteur qui s'accomplice avant la germination du grain de pollen. Cette observation concorde avec celles faites sur diverses Alsinoïdées et Silénoïdées par plusieurs auteurs (cf. Schnarf, 1937)<sup>1</sup>.

#### Observations diverses sur les boutons floraux.

Dans toutes les espèces étudiées, la paroi de l'anthere comprend cinq assises : l'épiderme, l'assise mécanique, deux assises transitoires et l'assise nourricière. L'assise mécanique offre des cadres lignifiés, au mo-

<sup>1</sup> Des tétrades anormales ont été relevées assez fréquemment chez *Silene aychica*. Peut-être l'espèce en question souffrait-elle d'être cultivée dans des conditions bien différentes de son milieu naturel ?

ment où les grains de pollen achèvent leur développement. Ces cadres prennent une belle coloration rose par la méthode de Feulgen (lignine).

La macrosporogénèse a été suivie dans quelques espèces. Deux cas nouveaux de pluralité des cellules mères du sac embryonnaire ont pu être mis en évidence. Chez *Cucubalus baccifer*, il y a deux ou trois archespores seulement. Les recherches de Perotti (1913) et de Rocén (1927) ont montré des conditions semblables dans un certain nombre d'autres Silénoïdées : *Agrostemma*, *Silene Cucubalus*, *Silene nutans*, etc.

Mais c'est *Silene ciliata* qui présente les phénomènes les plus intéressants. Il peut y avoir dans un ovule jusqu'à huit archespores (nombre remarquablement élevé). Celles-ci offrent toutes à la fois le stade du spirème, ou bien se trouvent à des stades différents de la méiose; par exemple, dans un ovule, nous avons relevé trois noyaux au stade pachytène, un noyau à la diacinèse, deux enfin à la métaphase hétérotypique.

Il peut y avoir côté à côté deux et peut-être même trois sacs embryonnaires. On voit par là que le caractère de la pluralité des archespores ne paraît pas avoir une grande valeur taxonomique, les autres espèces du genre *Silene* n'ayant en général qu'une archespore. Peut-être est-il en relation avec une certaine richesse en chromatine (*Cucubalus*, *Silene ciliata* très fortement polyplioïde).

## Chapitre IX.

### Les phénomènes nucléaires dans le tapis des microspores.

Ceux-ci n'ont pas été étudiés jusqu'ici dans les Silénoïdées. Nous n'avons relevé dans la bibliographie qu'une observation — qui nous paraît assez superficielle — de Breslawetz sur le tapis de *Melandrium album*; ces phénomènes présentent une grande uniformité et d'une manière générale se passent conformément au schéma que nous avons indiqué pour *Silene ayachica* et *Drypis spinosa* (1943 : a et b). Toutefois, on y rencontre aussi des endomitoses et de très curieuses prophases à chromosomes épais et fortement clivés. Nous parlerons de ces anomalies dans le chapitre suivant.

A un stade très jeune du développement de l'anthere, les noyaux des cellules nourricières sont en général un peu plus grands que ceux des assises externes et un peu plus petits que ceux des cellules mères. Leur cytoplasme est toujours plus dense que dans les assises externes et ressemble à celui des archespores. Lorsque ces dernières sont au début du stade synizezis, les noyaux du tapis grandissent. Très souvent ils grandissent beaucoup plus du côté interne de l'anthere, c'est-à-dire là où le tissu conducteur leur apporte une abondante nourriture. Puis leur noyau se divise, présentant de fort belles figures de mitose. Aucune membrane ne se formant, la cellule devient binucléée. Lorsque les deux noyaux

ont atteint une certaine taille, ils se divisent simultanément. Parfois les mitoses simultanées sont normales et donnent naissance à quatre noyaux. Mais la plupart du temps, les deux fuseaux de caryocinèse n'ayant pas la place de se développer séparément dans une cellule qui n'a pas beaucoup grandi entrent en contact et il en résulte une métaphase commune plus ou moins irrégulière. Il arrive que les deux plaques équatoriales soient situées dans un même plan, elles se juxtaposent alors si exactement qu'on dirait une plaque unique tétraploïde. Nous avons représenté une image de ce genre dans *Saponaria ocymoides* (planche 16, figure 29), où l'on compte exactement  $4n = 56$ . Mais, ordinairement, les plans des deux métaphases ne coïncident pas entièrement et, vues de profil, celles-ci dessinent une sorte d'Y très caractéristique. Ces métaphases irrégulières aboutissent en général à la constitution de deux noyaux allongés plus ou moins tétraploïdes et plus ou moins confondus, qui contiennent de nombreux nucléoles. La répartition irrégulière des chromosomes explique, à notre avis, les adhérances qui subsistent à l'état de repos entre les noyaux filles et la forme parfois lobée que gardent ceux-ci jusqu'au moment où ils dégénèrent. Les mitoses simultanées s'accomplissent vers le milieu de la prophase, c'est-à-dire au stade du spirème; un peu plus tard dans certaines espèces. Elles devancent en général la métaphase hétérotypique et au moment où celle-ci se produit, les cellules du tapis contiennent déjà deux grands noyaux au repos, quelquefois confondus en un seul. Nous n'avons jamais observé que de tels noyaux se divisaient encore une fois; des images de prophases à très nombreux chromosomes font penser qu'une mitose peut être amorcée, mais les choses ne vont pas plus loin. *Les deux noyaux des cellules du tapis sont donc des syncarions se formant au cours de la mitose simultanée, et leur forme irrégulière s'explique par une distribution irrégulière des chromosomes pendant cette cinèse anormale.* Nous ne pensons donc pas qu'il y ait des phénomènes d'amitose dans le tapis et notre interprétation concorde avec celle qu'à donnée Bonnet en 1911 pour plusieurs objets appartenant à des familles diverses. Sans doute on peut se demander si des caryogamies ne peuvent se produire par un autre procédé qu'une métaphase simultanée. Dans *Silene dichotoma*, nous avons observé nettement que les deux noyaux issus de la première mitose étaient déjà confondus au début de la prophase et peut-être à la phase de repos; dans plusieurs espèces, ils sont si rapprochés que leurs membranes se touchent. D'autre part, lorsque les deux métaphases sont dans un même plan, elles sont si intimement confondues qu'on ne peut distinguer les chromosomes appartenant à l'un ou à l'autre des deux noyaux et que l'image se présente comme produite par un noyau unique. Il y a donc très probablement dans le tapis des Silenoïdées des caryogamies qui s'accomplissent avant la mitose simultanée, mais, dans la plupart des cas, c'est au cours de cette mitose que ces phénomènes se produisent. Dans les espèces à

petits chromosomes (*Gypsophila*, *Velezia*, *Dianthus*), tous les stades de la mitose sont caractérisés par la grande brièveté et l'aspect contracté des chromosomes (cf. pour la métaphase, la figure 24 de la planche 16, qui concerne *Dianthus deltoides*). Il n'est pas facile alors de distinguer les prochases normales des prophases anormales dont nous parlerons au chapitre suivant.

Après le stade des tétrades, lorsque les grains de pollen s'individualisent et commencent à épaisser leur membrane, on observe sur les faces interne et latérales (parfois aussi sur la face externe, dans certains *Dianthus*) des plaquettes ou écailles jaunâtres qui présentent d'après Madame Hurel (1932) les mêmes réactions microchimiques que l'exine (voir chapitre précédent). Nous les avons observées dans toutes les Silénoïdées et on les retrouve à un stade très tardif lorsque le noyau de la microspore commence à se diviser. Les cellules de l'assise mécanique se montrent alors bordées vers l'intérieur de la cavité par un liseré jaune très réfringent qui ne peut venir que du tapis désorganisé sur place. Entre temps, les cellules nourricières se sont aplatis et leurs noyaux qui, depuis le stade des tétrades, étaient devenus très chromatiques et parfois grumeleux, ont diminué de taille. Le tapis des Silénoïdées répond donc à la définition des tapis secrétateurs, puisqu'il se désorganise sur place. Dans toutes les espèces étudiées, certaines anthères montrent à la fin de la microsporogénèse une image différente. Les cellules du tapis quittent leur place et s'insinuent entre les grains de pollen. Leurs noyaux apparaissent alors comme des filaments d'un rouge foncé dépourvus de nucléole qui viennent ramper à la surface des microspores. Sur les lames-témoins, les filaments en question ne sont pas colorés par le réactif de Schiff. Ce sont donc très vraisemblablement des noyaux. Il s'agit évidemment d'aspects de dégénérescence et non d'un périplasmodium<sup>1</sup>. D'ailleurs, on peut rencontrer dans une demi anthère, des aspects de ce genre, tandis que la cavité voisine montre les bandes jaunes contre l'assise mécanique qui attestent la désorganisation sur place du tapis.

## Chapitre X.

### Anomalies de la mitose.

Dans presque toutes les Silénoïdées étudiées, nous avons observé des anomalies de la mitose qui, sans être fréquentes, sont pourtant assez constantes pour qu'on ne puisse les considérer comme dues à l'action fortuite de quelque facteur externe. Si un facteur externe agit sur l'expression de ce caractère, il faut tout de même admettre que le noyau

<sup>1</sup> L'opinion que nous avions avancée dans nos deux notes de 1943 est donc insoutenable et la lecture du mémoire de Tischler (1915) nous a convaincu que nous n'avions pas affaire à un vrai périplasmodium.

des Caryophyllacées possède une forte tendance à présenter certaines anomalies mitotiques, et cela même nous paraît fort intéressant. Les anomalies se rattachent plus ou moins à deux types :

- a) des endomitoses;
- b) des prophases à chromosomes courts, contractés et fortement clivés.

Nous commencerons par décrire les premières parce qu'elles appartiennent à un genre fréquemment décrit de phénomènes nucléaires.

#### a. Les endomitoses.

Elles se présentent soit dans les cellules du tapis, soit dans le périblème des racines. Elles atteignent un grand développement et offrent des images parfaitement claires dans un petit nombre d'espèces. Ailleurs, on observe incidemment des aspects moins nets, qui représentent selon toute vraisemblance une propension moins forte du noyau à évoluer suivant le schéma endomitotique.

##### *Endomitoses dans le tapis.*

Dans *Lychnis cognata*, pendant le stade synizesis et tandis que certains noyaux des cellules nourricières offrent leur première mitose normale, d'autres se distinguent au repos déjà par un aspect hyperchromatique. Lorsqu'il entrent en prophase, celle-ci est également plus fortement chromatique qu'une prophase ordinaire et au premier coup d'œil on voit que les chromosomes se sont dédoublés, les deux moitiés étant lâchement enroulées l'une autour de l'autre à la manière d'une paire strepsinématique. Il ne peut être question d'un clivage prophasique banal. Celui-ci est toujours beaucoup plus discret et jamais les chromatides ne montrent entre elles un tel écartement. D'ailleurs la métaphase qui suit montre bien de quoi il s'agit. Elle comporte 24 paires de chromosomes rangées plus ou moins régulièrement en plaque équatoriale. Les images n'ont pas toujours dans cette espèce une grande régularité et la plupart du temps les paires de chromosomes métaphasiques sont quelque peu tassées. Les phénomènes observés sont cependant bien assez clairs pour qu'on puisse les rattacher au type décrit pour la première fois par de L it a r d i è r e (1923) chez *Spinacia* et observé depuis par nombre d'auteurs (par exemple : Langlet, Wulff, Geitler, Breslauwetz, Gentschhoff et Gustafsson). Dans *Silene nemoralis* (= *italica*) les choses se passent exactement comme dans *Lychnis cognata*. Ici les images de métaphases sont assez nombreuses pour qu'il soit possible de remarquer qu'elles ne sont que rarement dans un plan.

Dans *Silene dubia* (= *nutans*) enfin, les images sont d'une grande beauté. A côté de noyaux présentant une prophase normale, d'autres offrent la prophase du type *Spinacia*. La métaphase qui suit est ici tout

à fait régulière et les paires de chromosomes placées dans un plan peuvent être comptées avec la plus grande facilité (planche 19, figure 3). Ce qui est plus intéressant, c'est qu'on peut observer dans cette espèce des figures d'anaphases et de télophases montrant un dédoublement très net, ce qui permet de supposer que l'attraction subsiste au delà de la métaphase entre les deux chromosomes d'une paire. Ceux-ci pourtant ne se touchent pas à la métaphase; ils sont disposés parallèlement, ou bien sont plus rapprochés l'un de l'autre dans la région centrale (centromère) tandis que leurs extrémités divergent. Il faut remarquer aussi combien les éléments des paires sont contractés (cf. la figure 3, planche 19 avec la figure 3, planche 14). Ce raccourcissement devient encore plus net à l'anaphase. On sait que les étonnantes figures d'appariement des chromosomes dans les tissus somatiques ont été expliquées parfois par des caryogamies. Or, précisément nous venons de voir que celles-ci ont toujours lieu dans le tapis des Silénoïdées. Toutefois, une étude attentive du moment où apparaissent les prophases et métaphases à chromosomes dédoublés nous a convaincu que ces phénomènes débutaient en même temps que la première mitose dans les cellules du tapis. Elles se placent donc dans le temps avant les caryogamies. D'autre part, lorsqu'il y a des caryogamies avant la prophase simultanée (*Silene dichotoma*), celle-ci n'en est pas moins tout à fait normale. Les phénomènes d'appariement ne peuvent donc s'expliquer que par une « double fissuration » des chromosomes, au sens de Litardière, et les expériences de G e n t s c h e f f et G u s t a f s s o n (1939) paraissent apporter des preuves en faveur de deux clivages successifs non séparés par un cycle mitotique.

A notre connaissance, des endomitoses n'ont été que rarement décrites dans les cellules du tapis. Nous avons attiré l'attention sur les phénomènes se passant dans les anthères de *Silene dubia* dès 1944. Depuis lors, nous savons qu'un travail de W i t k u s<sup>1</sup> a décrit des endomitoses dans le tapis de *Spinacia*, mais nous n'avons pu nous le procurer. Quoi qu'il en soit, le rapprochement à ce sujet entre Chénopodiacées et Caryophyllacées s'impose et nous verrons tout à l'heure que les phénomènes offerts par les racines confirment cette opinion.

*Endomitoses dans les racines.* Celles-ci se passent presque exclusivement dans le périblème, le plus souvent dans la première assise dont les cellules sont allongées tangentiellement.

*Dianthus Carthusianorum.* Dans plusieurs racines on observe, dans la 1<sup>re</sup> et la 2<sup>me</sup> assise du périblème, des métaphases à chromosomes très régulièrement accouplés (planche 19, figure 11). Le nombre des couples est facile à déterminer, il atteint  $2n = 30$ . L'appariement remonte à la jeune prophase qui ressemble à celle de *Spinacia*, sauf que les éléments d'un couple sont plus souvent croisés qu'enroulés l'un autour de l'autre.

<sup>1</sup> « Endomitotic tapetal cell-division in *Spinacia*.» Am. Journ. of Bot. 32, 1945.

La figure 17 (planche 18) donne une idée de la prophase tardive dans cette espèce. Nous avons déjà dit plus haut (chapitre III) combien cette observation était intéressante, parce que de nature à élucider la poly-ploïdie de cette espèce de *Dianthus* (autopolyploïdie). Des aspects vaguement semblables ont été relevés chez *Dianthus Caryophyllus*. Nous ne pouvons affirmer qu'il y ait là des endomitoses, mais la chose est très probable.

*Silene Saxifraga*. Dans les cellules de la coiffe et dans celles de la 1<sup>re</sup> assise du périblème, nous avons vu sur plusieurs racines des prophases à chromosomes appariés (planche 18, figure 16) dans le genre de celles de *Dianthus Carthusianorum*. On trouve aussi des prométaphases à chromosomes plus longs, les éléments d'une même paire étant séparés par un intervalle plus grand. En outre, il y a dans les mêmes régions des prochases anormales d'un type très spécial que nous décrirons sous b.

Bien que l'étude des Alsinoïdées ne figure pas dans le cadre de ce travail, mentionnons que nous avons pu mettre en évidence des phénomènes caractéristiques d'endomitose dans le périblème de *Spergula arvensis*. Ceux-ci apparaissent avec la même fréquence, semble-t-il, que dans *Spinacia*. Comme dans cette espèce, on trouve des plaques diploïdes ( $2n = 18$ ), des plaques tétraploïdes à chromosomes plus ou moins appariés, et des plaques tétraploïdes à 36 chromosomes non appariés. La figure 7 (planche 19) représente une prométaphase incomplète où l'on peut compter environ 16 couples (cf. avec la figure 8: plaque diploïde).

*Saponaria officinalis*. Dans la 1<sup>re</sup> assise du périblème, nous avons observé deux belles métaphases à chromosomes appariés. La caractéristique de ces images est la très faible distance qui sépare ici les éléments des paires (planche 19, figure 12) et l'absence de contraction dans les chromosomes qui ont la même longueur que sur les plaques normales (cf. planche 13, figure 14). D'autres figures mitotiques anormales présentées par des racines différentes seront analysées plus loin.

*Vaccaria pyramidata*. C'est dans cette espèce que les phénomènes sont les plus beaux et les plus fréquents. Ils intéressent la première ou la deuxième assise du périblème. A côté de mitoses normales, il y a des prophases à chromosomes appariés, du type *Spinacia* (planche 19, figures 1 et 6), des métaphases tétraploïdes d'une admirable régularité avec  $2n = 30$  couples (planche 19, figures 2 et 4) et des métaphases tétraploïdes à chromosomes non appariés au nombre de  $4n = 60$  (figure 5). Il est intéressant de voir que les éléments des paires sont parfois très peu contractés (figure 2), parfois au contraire très raccourcis (figure 4).

Si l'on se souvient des difficultés que nous avons eues pour faire germer *Saponaria officinalis* et *Vaccaria* (chapitre I), on peut se demander si les plantules dont le tégument avait été fendu n'avaient pas subi quelque dommage, de nature à provoquer des anomalies mitotiques.

Toutefois, nous sommes en mesure d'affirmer que ce n'est pas le cas. D'une part, l'aspect cytologique des coupes faites dans les racines présentant des endomitoses était parfaitement normal, d'autre part, plusieurs des espèces dont les graines avaient eu leur tégument fendu ne montraient aucun phénomène de ce genre (*Saponaria ocymoides* et *S. pulvinaris*). Enfin, les graines de *Dianthus Carthusianorum*, *Silene Saxifraga* et *Spergula arvensis* avaient germé sans aucune intervention. On sait que des endomitoses ont été constatées par nombre d'auteurs dans les Chénopodiacées et par Wulff dans les Aizoacées. Le déterminisme de ces phénomènes est encore très obscur, car s'il paraît vraisemblable (cf. L ev a n , 1939) que la double fissuration réponde à une augmentation préalable du volume cellulaire, on ne comprend toujours par pourquoi la mitose n'a pas lieu. Quoi qu'il en soit, les conclusions qui se dégagent de ce paragraphe sont :

- 1<sup>o</sup> qu'il existe des analogies assez frappantes entre la première assise du périblème et les cellules du tapis de diverses Silénoïdées. Il serait très intéressant de compléter cette comparaison par une étude du chondriome, par exemple;
- 2<sup>o</sup> que les racines de diverses Silénoïdées se comportent exactement comme nombre de Chénopodiacées et Aizoacées, ce qui montre une fois de plus la cohésion du groupe des Centrospermes.

**b) Prophases anormales à chromosomes courts et fortement clivés.**

Dans presque toutes les espèces étudiées, le tapis renferme pendant la prophase hétérotypique des noyaux d'un type très curieux. Ils sont en prophase (apparemment une prophase tardive) et ont des chromosomes courts et droits, fortement contractés et épaissis, et si nettement clivés que la plupart du temps les deux chromatides sont placées parallèlement, à quelque distance l'une de l'autre (planche 18, figures 14 et 18). La différence avec le clivage prophasique ordinaire est telle en général qu'on ne peut hésiter sur le caractère anormal de ces images, mais l'aspect contracté des chromosomes paraît les caractériser également. Parfois, c'est un unique noyau qui offre la prophase anormale, mais la plupart du temps, le phénomène atteint les deux noyaux d'une cellule binucléée, tandis que les cellules voisines ont déjà des noyaux hyperdiploïdes et plus ou moins confondus. En général, ces prophases offrent, dans chaque noyau, le nombre diploïde de chromosomes, mais nous avons aussi relevé des nombres plus grands, ce qui prouve que le phénomène peut atteindre également les noyaux tétraploïdes.

Les prophases anormales sont rares, ce qui en rend l'étude difficile, mais dans chaque espèce nous en avons observé quelques-unes et elles sont assez nombreuses dans certaines anthères (*Viscaria alpina*, par exemple). Lorsque les chromosomes des prophases normales du tapis

sont courts (*Dianthus* et *Gypsophila*), il devient difficile de distinguer ces dernières des prophases anormales. On trouve alors des images à chromosomes punctiformes (planche 18, figure 20) dont il est très peu aisé de définir le caractère.

Ici et là, à côté des prophases anormales, on voit dans le tapis des métaphases à chromosomes agglomérés et non situés dans un plan offrant une certaine ressemblance avec des stathmocinèses. Dans *Gypsophila repens*, ces stades paraissent suivis de pseudo-anaphases (cf. Mangenot, 1942) à chromosomes très contractés, mais non clivés, ce qui paraît prouver que les deux chromatides se sont séparées, comme au cours d'une métaphase ordinaire. Comme le phénomène se passe en même temps dans les deux noyaux d'une cellule, le résultat obtenu est la formation de deux noyaux tétraploïdes, comme s'il y avait eu une mitose simultanée ordinaire.

Enfin, dans les racines de quelques espèces (*Silene nemoralis*, *Silene Saxifraga*, *Saponaria officinalis*), des images absolument identiques ont été relevées dans la coiffe, et même dans le périblème ou le plérome (cf. *Saponaria*).

Quelle est l'évolution des noyaux offrant la prophase à chromosomes contractés et quelle relation y a-t-il entre ce phénomène et les endomitoses ? Il est très difficile de répondre à ces deux questions. Dans certains cas (anthères de *Gypsophila repens*) nous avons cru entrevoir la réponse à la première en constatant des pseudo-métagénèses et pseudo-anaphases ayant l'allure d'une stathmocinèse, avec cette différence que les chromosomes étaient très contractés. Toutefois, il ne peut être question de stathmocinèses proprement dites, puisque dans celles-ci la prophase n'est jamais que normale (voir à ce sujet l'étude remarquablement précise de Mangenot sur la racine d'*Allium Cepa*), c'est pourquoi nous nous contenterons de dire qu'il s'agit d'un processus apparenté à la stathmocinèse. Quant à la deuxième question, elle est encore plus difficile à résoudre. Nous pouvons cependant écarter l'idée d'une filiation directe entre les deux ordres de phénomènes puisqu'ils peuvent se présenter indépendamment l'un de l'autre, les endomitoses étant d'ailleurs moins répandues dans la sous-famille que les prophases anormales. Toutefois, leur présence dans les mêmes régions (cellules du tapis ou méristèmes radiculaires) suggère qu'ils peuvent être causés par des conditions ambiantes analogues. Il est curieux de constater que dans le tapis un même résultat, à savoir la formation de deux noyaux tétraploïdes, peut être amené de trois manières différentes :

- 1<sup>o</sup> par des mitoses simultanées normales;
- 2<sup>o</sup> par une endomitose suivie d'exomitose;
- 3<sup>o</sup> par une mitose apparentée aux stathmocinèses, atteignant les deux noyaux en même temps.

Comme nous pensions que les prophases tout au moins étaient dues à une inhibition de la mitose, nous avions adopté comme hypothèse de travail l'idée que les cellules du tapis à un certain moment de leur évolution secrétaient des substances mito-inhibitrices. En effet, nous avons souvent constaté que les noyaux en prophase anormale paraissaient en retard par rapport à ceux des autres cellules. Aussi avons-nous traité à la colchicine les racines d'espèces où nous avions observé des prophases anormales (*Silene nemoralis* par ex.). Le traitement<sup>1</sup> par cet agent mitoclasique n'amène pas de trouble dans les prophases. Il nous a cependant fourni une donnée très intéressante: les chromosomes des pseudo-métaphases (planche 19, figure 14) et pseudo-anaphases (planche 18, figure 15) sont extrêmement contractés. Ils ressemblent sous ce rapport aux images obtenues par Mangenot (1942) par un traitement mixte colchicine-hétéroauxine sur les racines d'*Allium Cepa* ou par la colchicine seule sur les noyaux des cellules *apicales* des méristèmes radiculaires. Cette extrême contraction est jusqu'ici le seul point commun que nous ayons trouvé entre les métaphases et anaphases obtenues par la colchicine et les endomitoses et prophases anormales<sup>2</sup>.

Nous voudrions faire observer que les prophases anormales que nous avons relevées si souvent dans le tapis ne sont pas sans analogie avec les images obtenues par divers auteurs dans les tentacules de *Drosera*, sous l'influence d'une excitation. Or, les cellules du tapis montrent aussi le phénomène de pulvérisation des vacuoles appelé agrégation (cf. M<sup>me</sup> Hurel 1932, p. 48/49). Il serait à notre avis très intéressant de reprendre l'étude des phénomènes nucléaires des tentacules de *Drosera* et de toutes les cellules sécrétrices en général, pour les comparer avec ceux que nous avons mis en évidence dans le tapis des Silénoïdées.

Enfin, dans quelques racines vraisemblablement traumatisées de *Saponaria officinalis*, où les mitoses normales manquaient tout à fait, nous avons relevé des images très singulières : métaphases à chromosomes extrêmement courts et ramassés d'aspect méiotique (planche 19, figures 9 et 10), métaphases à chromosomes contractés et géminés tenant le milieu entre la métaphase suivant une endomitose et une pseudo-métaphase. Enfin, les racines en question montraient dans certaines cellules des formations ergastoplasmiques comme Mangenot en a décrit après le traitement mixte dont nous parlions plus haut.

<sup>1</sup> Nous avions d'abord admis (1944) que les prophases pouvaient être modifiées par la colchicine, mais la confrontation de nos préparations avec les figures de l'important mémoire de Mangenot (1942) nous a convaincu que les stades pris par nous pour des prophases étaient en réalité des pseudo-anaphases.

<sup>2</sup> Les chromosomes des pseudo-métaphases offrent ainsi un vif contraste avec ceux des plaques tétraploïdes (pl. 19, fig. 13) qu'on observe lorsque la fixation a lieu longtemps après le traitement à la colchicine.

Peut-être ces faits sont-ils à rapprocher d'une observation de B r e s - l a w e t z qui décrit chez *Melandrium album* des chromosomes d'aspect méiotique dans les racines.

### Résumé.

1<sup>o</sup> Dans la sous-famille des Silénoïdées, divers types de noyaux interphasiques ont été observés :

- a) le type euréticulé,
- b) le type réticulé,
- c) le type semi-réticulé.

Les deux premiers prédominent dans la tribu Lychnidées, le troisième dans celle des Dianthées. Des genres voisins ont en général la même structure et l'étude du noyau quiescent paraît avoir une importance taxonomique.

2<sup>o</sup> Le type semi-réticulé se présente sous des modalités diverses qui sont reliées les unes aux autres par des transitions graduelles. Celles-ci intéressent le nombre et la taille des chromocentres ainsi que le développement plus ou moins grand du réseau. Dans les espèces à noyau semi-réticulé, les chromocentres représentent une portion des chromosomes non régressée à la télophase. Pendant l'état de repos, ces chromocentres se désagrègent plus ou moins et forment un réseau lâche en prenant contact les uns avec les autres. Ils peuvent aussi former des chromocentres composés (*Drypis*). On a l'impression que la structure réticulée passe peu à peu à une structure voisine du type euchromocentrique par la voie suivante : les chromocentres se désagrègent de moins en moins pendant la phase de repos, demeurent sphériques et nets, leur nombre se rapproche de celui des chromosomes et le réseau est de moins en moins indiqué.

3<sup>o</sup> La prophase des noyaux du type intermédiaire s'effectue tantôt suivant le type réticulé, lorsque les chromocentres se désagrègent avant la prophase (stade d'homogénéisation), tantôt suivant le type euchromocentrique, au cas où les chromocentres subsistent durant toute la phase de repos.

4<sup>o</sup> Le nombre chromosomique a été déterminé dans une cinquantaine d'espèces. Seize de ces nombres sont nouveaux (voir tableau I). Le nombre chromosomique de *Gypsophila repens* est  $2n = 34$  et non 35—36 comme l'avait admis H e i t z .

5<sup>o</sup> La taille moyenne des chromosomes va en diminuant régulièrement de *Cucubalus* à *Dianthus*. Il existe une relation très nette entre la taille des chromosomes et la structure du noyau quiescent. Des

variations de taille des chromosomes dans une même espèce, suivant les cellules, ont été observées.

- 6<sup>o</sup> La taille du noyau *dans un même genre* paraît proportionnelle à la taille des chromosomes. D'un genre à l'autre, dans la mesure où la comparaison est valable, on observe que la grandeur du noyau atteint son maximum dans les espèces à chromosomes longs (*Cucubalus*), et diminue un peu lorsque les chromosomes sont plus petits (sauf chez les polyploïdes). Mais la diminution de taille du noyau est beaucoup plus faible que celle de la masse totale des chromosomes.
- 7<sup>o</sup> La taille du nucléole est toujours plus petite dans les tissus différenciés que dans les méristèmes. Chose intéressante, elle est également très réduite dans la région des initiales (cellules apicales de *Mangnott*).
- 8<sup>o</sup> Un nouveau cas d'adhérence du nucléole à la chromatine thymonucléique a été constaté pendant la prophase hétérotypique du *Drypis*. Des phénomènes de bourgeonnement du nucléole ont lieu au même stade dans divers *Dianthus*.
- 9<sup>o</sup> Sur la base des résultats exposés sous 1, 2, 4 et 5, nous avons pu envisager la phylogénie et la taxonomie des Silénoïdées. Des suggestions ont été faites sur la place des genres *Drypis*, *Velezia*, *Agrostemma*.
- 10<sup>o</sup> Dans *Melandrium*, le chromosome Y du mâle est le plus grand des hétérochromosomes. La persistance des chromosomes sexuels au travers de la méiose a été prouvée par la mise en évidence des deux types de plaques équatoriales dans les microspores.
- 11<sup>o</sup> Les Silènes dioïques de la section *Otiteæ* ont des hétérochromosomes sexuels X et Y peu différents des plus grands autosomes.
- 12<sup>o</sup> Une hypothèse a été faite sur l'origine possible de *Melandrium* sur la base d'une comparaison morphologique entre chromosomes.
- 13<sup>o</sup> La méiose des Silénoïdées fournit des exemples très nets de télosynapsis. Dans les espèces à chromocentres, ces derniers persistent jusqu'au milieu du stade synizesis.
- 14<sup>o</sup> La tétradogénèse se fait par un procédé spécial dans *Silene ciliata*. Cette espèce fortement polyploïde possède jusqu'à huit archespores par ovule.
- 15<sup>o</sup> Les phénomènes nucléaires du tapis des microspores comportent une mitose simultanée, au cours de laquelle se passent des caryogamies. Celles-ci peuvent parfois précéder la mitose simultanée.
- 16<sup>o</sup> Des endomitoses ont été constatées dans le tapis et les racines de certaines espèces. Elles permettent d'interpréter la polyploidie des Silénoïdées comme une autopolyploidie. Elles établissent une

parenté entre Caryophyllacées d'une part, Chenopodiacees et Aizoacées d'autre part.

- 17° Des prophases à chromosomes courts et fortement clivés ont été observées dans le tapis et parfois dans les racines. L'aspect contracté des chromosomes ressemble à celui que prennent ces éléments dans les stathmocinèses causées par l'action de la colchicine. Il est permis de penser que ces prophases évoluent suivant un mode apparenté aux stathmocinèses bien que celles-ci comportent une prophase normale.

### Bibliographie.

- Abele, K.: Untersuchungen über die Nukleolen. *Protoplasma* 10, 1930.  
Akerlund, E.: Ein Melandrium-Hermaphrodit mit weiblichem Chromosomenbestand. *Hereditas* 10, 1927.  
Archambault, G.: Pour assurer la pénétration rapide du fixateur. *Rev. de Cyt et de Cytophysiolog. végét.*, 1, 1935.  
Arwidsson, T.: Einige neue Gesichtspunkte zu den Chromosomenzahl-Bestimmungen. *Svensk Bot. Tidskr.* 32, 1938.  
Baranov, P.: Das Verhalten des Nukleolus von Galtonia candidans während der Reduktionsteilung. *Ber. deutsch. Bot. Ges.* 43, 1925.  
Belar, K.: Der Chromosomenbestand der Melandrium Zwitter. *Zeit. für indukt. Abstam. und Vererb.* 39, 1925.  
Blackburn, K. B.: Sex Chromosomes in Plants. *Nature* 112, 1923.  
— The Cytological Aspects of the Determination of Sex in the Dioecious Forms of Lychnis. *Brit. Journal of Exper. Biology*. 1, 1924.  
— Chromosome Number in Silene and the neighbouring Genera. *Vhdl. 5. Int. Kongr. Vererbungswiss.* 1928.  
— On the occurrence of sex Chromosomes in flowering Plants with some suggestions as to their origin. *Proc. Int. Congr. Plant. Sci. Ithaca*. 1, 1929.  
— Polyploidy within the Species. *Fifth. Inter. Botan Congr. Cambridge*, 1930 (a).  
— Notes on the Chromosomes of the Duckweeds (Lemnaceae) introducing the question of Chromosomes size. *Proceed. of the Univ. of Durham Philosoph. Society*. 9. 2. 1930 (b).  
— On the relation between geographic races and polyploidy in Silene ciliata Pourr. *Genetica*. 15, 1933.  
Blackburn, K. B. et Boult, J. J.: The Status of the Genus Saponaria and its near allies considered in the light of their Cytology. *Proceed. of the Univ. of Durham Philosoph. Society*. 8, 1933.  
Blakeslee, A. F., and Avery, B. T.: Methods of inducing doubling of chromosomes in plants by treatment with colchicine. *Journal of Heredity*, 28, 1937.  
— Dédoublement du nombre des chromosomes chez les plantes par traitement chimique. *C. R. Acad. Sci. Paris* 205, 1937.  
Bonnet, J.: Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes. *Archiv. für Zellforsch.*, Bd. 7, 1912.

- Breslawetz, L.: Zytologische Studien über Melandrium album. *Planta* 7, 1929.
- Polyploide Mitosen bei Cannabis sativa. *L. Ber. deutsch. Bot. Ges.* 44, 1926.
- Dangeard, P.: Sur la structure et l'évolution des noyaux à chromocentres. *C. R. Acad. Sc.* 199, 1934.
- Sur la structure de quelques noyaux quiescents. *C. R. Acad. Sc.* 200, 1935.
- Interprétation de la structure dans les noyaux euchromocentriques. *C. R. Soc. Biol.* 136, 1942.
- Delauvay, L. N.: Kern und Art. Typische Chromosomenformen. *Planta* 7, 1929.
- Delay, C.: Sur la fixation des noyaux réticulés. *C. R. de la Soc. de Biol.* t. 133, 1940 (a).
- Recherches sur le noyau des Légumineuses. *Rev. Cyt. et Cytophys. végétales*. 4, 1940 (b).
- Nouvel essai de classification des différents types de structure nucléaire. *C. R. Acad. des Sc.* t. 219, pp. 76-78, 1944 (a).
- Répartition des différentes structures nucléaires chez les Dicotylédones. *C. R. Acad. des Sc.* t. 219, p. 95-97, 1944 (b).
- Dermen, H.: A cytological analysis of polyploidy induced by colchicine and by extremes of temperature. *Journal of Heredity*, 29, 1938.
- Doulat, E.: Le noyau et l'élément chromosomique chez les Spermatophytes. Thèse Grenoble, 1943.
- La structure du noyau et des chromosomes somatiques chez *Le Phœnix dactylifera* L. *Rev de Cyt. et de Cytophys. végétales*. t. 7, 1944.
- Doutreligne (Sœur J.): Chromosomes et nucléoles dans les noyaux du type euchromocentrique. *La Cellule*. 42, 1933.
- Les divers types de structure nucléaire et de mitose somatique chez les Phanérogames. *La Cellule*. 48, 1939.
- Eichhorn, A.: Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes et les Gymnospermes. Thèse, Paris, 1931.
- Nouvelle contribution à l'étude des végétaux à prochromosomes et à chromocentres. *Rev. de Cyt. et Cytophys. vég.* 1, 1935.
- Eichhorn, A., et Franquet, R.: A propos de la réaction nucléale de Feulgen. *C. R. Soc. Biol.* 117, 1934 (a).
- A propos du polymorphisme nucléaire. *C. R. Soc. Biol.* 117, 1934 (b).
- Favarger, C.: Etude caryologique sur une espèce tétraploïde du genre *Silene*. *Bull. Soc. bot. suisse*. t. 53, p. 210-218, 1943 (a).
- Le noyau du *Drypis spinosa* L. *Bull. Soc. bot. suisse*. t. 53, p. 383-388, 1943 (b).
- Sur quelques phénomènes de pseudo-appariement des chromosomes dans les tissus somatiques. *Bull. Soc. bot. suisse*. t. 54, 1944.
- Fyfe, J. L.: The external forces acting on chromosomes. *Nature*, 138, 1936.
- Gaisser, L. C.: Chromosome numbers in Angiosperms. II. *Bibliogr. Genetica*. 6, 1930.
- Gavaudan, P.: Sur les adhérences de la chromatine thymonucléique à l'appareil nucléolaire chez *Scilla peruviana*. *C. R. Soc. Biol.* 121, 1936.
- Sur le devenir du nucléole pendant la caryocinèse et sur ses rapports généraux avec la chromatine thymonucléique. *C. R. Acad. Sc. T.* 204, 1937.
- Essai d'explication du mécanisme de rotation de l'axe de caryocinèse et du plan de cytotidérèse dans la cellule végétale soumise à l'action des substances modificatrices de la caryocinèse. *C. R. Soc. Biol.* 136, 1942.
- Gavaudan, P., et Pelletier, M.: Sur deux nouveaux cas d'adhérence de la chromatine thymonucléique au nucléole dans les noyaux d'*Aesculus Hippocastanum* et *Helleborus foetidus*. *C. R. Soc. Biol.* 121, 1936.

- Gazet du Chatelier, G.: Un nouveau type de noyau interphasique. Bull. Soc. bot. France, 83, 1936.
- Sur des particularités cytologiques des Sterculiacées. Rev. Cyt. et Cytophys. vég. 4, 1939.
- Geitler, L.: Die Polyploidie der Dauergewebe höherer Pflanzen. Ber. deutsch. Bot. Ges., Bd. 58, 1940.
- Gentschoeff, G.: Zytologische und Embryologische Studien über einige Hieracium-Arten. Planta 27, 1938.
- Experimental and caryological investigation of the relationships among the species of the genus Dianthus. Thèse, Sofia, 1937.
- Gentschoeff, G. et Gustafsson, A.: The double chromosome reproduction in Spinacia and its causes. I. Normal Behaviour. Hereditas 25, 1939 (a.).
- The double chromosome reproduction in Spinacia and its causes. II. An X Ray experiment. Hereditas 25, 1939 (b).
- Gregoire, V.: Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne. Les chromosomes : individualité, etc. Ann. Soc. Zool. et Malacol. de Belgique, 42, 1907.
- Les Cinèses de maturation dans les deux règnes. La Cellule, 26, 1910.
- Griesinger, R.: Über hypo- und hyperdiploide Formen von Petunia, Hyoscyamus, Lamium und einige andere Chromosomenzählungen. Ber. der deutsch. Bot. Ges., 55, 1937.
- Guilliermond, A.: Quelques remarques sur les noyaux porteurs de prochromosomes: Le noyau de la racine de courge et processus de sa division. Travaux de la station zoologique de Wimereux. Volume jubilaire Maurice Caullery, 1938.
- Guilliermond, A., et Gautheret, R.: Contribution à l'étude de la structure du noyau dans les cellules végétales: Noyaux à réticulum chromatique et noyaux à prochromosomes.
- Guilliermond, A., Mangenot, G., et Plantefol, L.: Traité de Cytologie végétale. Paris, 1933.
- Gustafsson, A.: The interrelation of meiosis and mitosis. I. The mechanism of Agamospermy. Hereditas 25, 1938.
- Hagerup, O.: Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. Hereditas 16, 1932.
- Hegi, G.: Illustr. Flora von Mitteleuropa. München, Lehmann, p. 271-437.
- Heitz, E.: Beitrag zur Zytologie von Melandrium. Archiv für wissenschaftliche Botanik. 1, 1925 (a.).
- Unregelmässigkeiten bei der Reduktionsteilung von Melandrium album. Ber. der deutsch. Bot. Ges. 43, 1925 (b).
- Das Heterochromatin der Moose. Jb. für wiss. Bot. 69, 1928.
- Heterochromatin, Chromozentren, Chromomeren. Ber. deutsch. Bot. Ges. T. 47, 1929.
- Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nukleolen. Planta 12, 1931 (a).
- Nukleolen und Chromosomen in der Gattung Vicia. Planta 15, 1931 (b).
- Die Herkunft der Chromozentren. Planta 18, 1932.
- Hurel-Py, M<sup>me</sup> G.: Recherches cytologiques sur l'assise nourricière des microspores et les microspores des plantes vasculaires. Thèse, Sorbonne, Paris, 1932.
- Le nucléole des végétaux supérieurs et la réaction de Feulgen. C. R. Soc. Biol. 121, 1936.

- Jensen, H. W.: On the origin of sex chromosomes in higher plants. *La Cellule* 48, 1939.
- On the questionable existence of sex chromosomes in the Angiosperms. *The American Naturalist*. 74, 1940.
- Jouvenel-Marcillac, M<sup>me</sup>: Recherches sur le noyau. Structure du noyau quiescent, mitose somatique et mitose réductrice chez *Brassica campestris*. Diplôme d'études supérieures. Paris, 1939.
- La méiose chez *Raphanus sativus*. *C. R. Acad. Sc.* 208, 1939.
- Evolution du noyau de la microspore chez les Crucifères. *C. R. Acad. des Sc.* 212, 1941.
- La cytomixie chez les Papavéracées. *C. R. Soc. Biol.* 136, 1942.
- Kuhn, E.: Die Beziehung der Chromozentren zur Chromosomenbildung. *Ber. deutsch. Bot. Ges.* 47, 1929.
- Langlet, O.: Zur Kenntnis der polysomatischen Zellkerne in Wurzelmeristem. *Svensk. bot. Tidskr.* 21, 1927.
- Levan, A.: The effect of colchicine on root mitoses in *Allium*. *Hereditas* 24, 1938.
- Cytological phenomena connected with the root swelling caused by growth substances. *Hereditas* 25, 1939.
- Lindsay, R. H.: The chromosomes of some Dioecious Angiosperms. *Proceed Nat. Acad. Sci. Washington* 15, 1929.
- de Litardière, R.: Anomalies de la caryocinèse somatique du *Spinacia oleacea*. *Rev. gén. de Bot.* T. 35, 1923.
- Observations relatives au cycle du nucléole dans la caryocinèse somatique. *C. R. Acad. des Sc.* 200, 1935.
- Löve, D.: Some studies on sex determination in *Melandrium rubrum*. *Svensk. Bot. Tidskr.* 34, 1940.
- Mangenot, G.: Recherches sur l'action des substances mitoclasiques. Action de la colchicine sur les racines d'*Allium Cepa*. Paris, Hermann, 1942.
- Matthey, R.: Les spirales chromosomiques. *Bull. Soc. suisse de Génétique* 1, 1941.
- Maximov: Plant Physiology. 1938.
- Meurman, O.: The chromosome behaviour of some Dioecious plants and their relatives with special reference to the sex chromosomes. *Soc. Scientiar. Fennica commentat. Biolog.* T. 2, 3, 1925.
- Molisch, A.: Pflanzen-Physiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena 1921.
- Munting, A.: The evolutionary significance of autoploidy. *Hereditas* 21, 1936.
- Nebel, B. R. and Ruttle, M. L.: The cytological and genetical significance of colchicine. *Journal of Heredity*, 29, 1938.
- Ono, T.: Polyploidy and sex determination in *Melandrium*, Tokio. *Bot. Mag.* 53, 1939 (en japonais avec résumé en anglais).
- Perotti, Rosa: Contributo all'embriologia delle Dianthaceae. *Annali di Botanica*, 11, 1913.
- Reilhes, R.: Influence du tégument sur la germination des graines de Ricin. *C. R. Soc. Biol.* 136, 1942.
- Rizet, G.: Sur le comportement des hétérochromosomes à la méiose chez les mâles tétraploïdes de *Melandrium album*. *C. R. Acad. des Sc.* T. 220, 1945.
- Rocén, T.: Nagra drag ur Caryophyllaceernas embryologi. *Svensk. Bot.; Tidskr.* 20, 1926.
- Zur Embryologie der Zentrospermen. Thèse, Upsal, 1927.

- Rohrbach, P.: Monographie der Gattung *Silene*. Leipzig, 1868.
- Rohweder, H.: Über Kernuntersuchungen an *Dianthus* Arten. Ber. deutsch. Bot. Ges. 47, 1929.
- Beiträge zur Systematik und Phylogenie des Genus *Dianthus* unter Berücksichtigung der karyologischen Verhältnisse. Englers Bot. Jahrb. 66, 1934.
  - Beziehungen zwischen Chromosomengröße und Vitalität innerhalb der Gattung *Dianthus*. Planta 27, 1937.
- Rosenberg, O.: Zur Kenntnis der präsynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung. Svensk. Bot. Tidskr. 1, 1907.
- Schnarf, K.: Über die systematische Bedeutung der Merkmale der reifen Pollenkörner. Planta 27, 1937.
- Variation im Bau des Pollenkernes der Angiospermen. Tab. Biol. 27, 1939.
- Schopfer, W.: Recherches sur la phénologie de *Melandrium album* parasité par *Ustilago violacea*. (Pers) Fuck. C. R. Acad. Sc. T. 210, 1940.
- Recherches sur l'hérédité de l'hermaphroditisme mâle chez *Melandrium*. Actes Soc. Helv. Sc. nat. 1940.
  - Recherches sur les greffes sexuelles chez *Melandrium* entre espèces hermaphrodites et dioïques. Boissiera, 8, 1943.
- Schopfer, W. et Blumer, S.: Recherches sur les greffes sexuelles homo et hétéroplastiques chez *Melandrium album*. Actes Soc. Helv. Sc. nat. 1939.
- Schurhoff, P. N.: Über die Teilung des generativen Kerns vor der Keimung des Pollenkorns. Arch. für Zellforsch. 15, 1921.
- Das Geschlecht der Pflanze. Arch. der Pharmazie und Ber. der deutschen Pharmazeut. Ges. 1925 (a).
  - Zur Zytologie von *Melandrium* Zwittern. Ber. deutsch. Bot. Ges. 43, 1925 (b).
  - Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart, 1926.
- Shull, G. H.: Inheritance of sex in *Lychnis*. Bot. Gaz. 49, 1910.
- Straub, J.: Wege zur Polyploidie. Berlin, Bornträger, 1941.
- Sugiura, T.: A list of chromosome numbers in Angiospermous plants. I. Tokyo Bot. Mag. 45, 1931.
- A list of chromosome numbers in Angiospermous plants. III. Tokyo Bot. Mag. 51, 1937.
- Tischler, G.: Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monocotylen. Jahrb. wiss. Bot. 55, 1915.
- Allgemeine Pflanzenkaryologie. Berlin, Bornträger, 1921.
  - Ein Beitrag zum Verständnis des Certationsproblems bei *Melandrium*. Planta, Bd. 1, 1925.
  - Pflanzliche Chromosomenzahlen. Tab. Biol. 4, 1927.
  - Über die Verwendung der Chromosomenzahl für phylogenetische Probleme bei den Angiospermen. Biol. Zentralblatt, 48, 1928.
  - Verknüpfungsversuche von Zytologie und Systematik bei den Blütenpflanzen. Ber. deutsch. Bot. Ges. 47, 1929.
  - Pflanzliche Chromosomenzahlen, Nachtrag N. 1. Tab. Biol. 7, 1931.
  - Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. Englers Bot. Jahrb. 67, 1935.
  - Pflanzliche Chromosomenzahlen, Nachtrag N. 2. Teil I. Tab. Biol. 11, 1935. Teil II. Tab. Biol. 12, 1936.
  - Pflanzliche Chromosomenzahlen, Nachtrag Nro. 3. Tab. Biol. 16, 1938.

- W a r m k e , H. et Blakeslee, A. F.: Sex mechanism in polyploids of Melandrium. *Science* 89, 1939.
- Polyploidy and the sex mechanism in Melandrium. *Genetics*, 25, 1940.
- A dioecious 4 n race in Melandrium deficient for two sex chromosomes. *Genetics*, 28, 1941.
- W e s t e r g a a r d , M.: Induced tetraploidy in Melandrium album. *Nature*, 142, 1938.
- Studies on cytology and sex determination in polyploid forms of Melandrium album. *Dansk Bot. Arkiv*. 10, 1940.
- W i n g e , O.: On sex chromosomes, sex determination and preponderance of females in some dioecious plants. *C. R. Labor. Carlsberg*. 15, 1923.
- v o n W e t t s t e i n , F.: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. I. *Zeit. für indukt. Abstam. und Vererb.* 74, 1937.
- Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. II. Bericht der deutsch. Bot. Ges. 58, 1940.
- W u l f f , H. D.: Beiträge zur Kenntnis des männlichen Gametophyten der Angiospermen. *Planta* 21, 1933.
- Die Polysomatik der Chenopodiaceen. *Planta* 26, 1936.
- Karyologische Untersuchung an der Halophytenflora. Schleswig-Holsteins. *Jahrb. für wiss. Botanik*, 84, 1937 (a).
- Chromosomenstudien an der schleswig-holsteinischen Angiospermen-Flora I. *Ber. der deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 55, 1937 (b).
- Chromosomenstudien an der schleswig-holsteinischen Angiospermen-Flora II. *Ber. der deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 56, 1938.
- Chromosomenstudien an der schleswig-holsteinischen Angiospermen-Flora III. *Ber. der deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 57, 1939.
- Die Polysomatik des Wurzelperblems der Aizoaceen. *Ber. der deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 58, 1940.

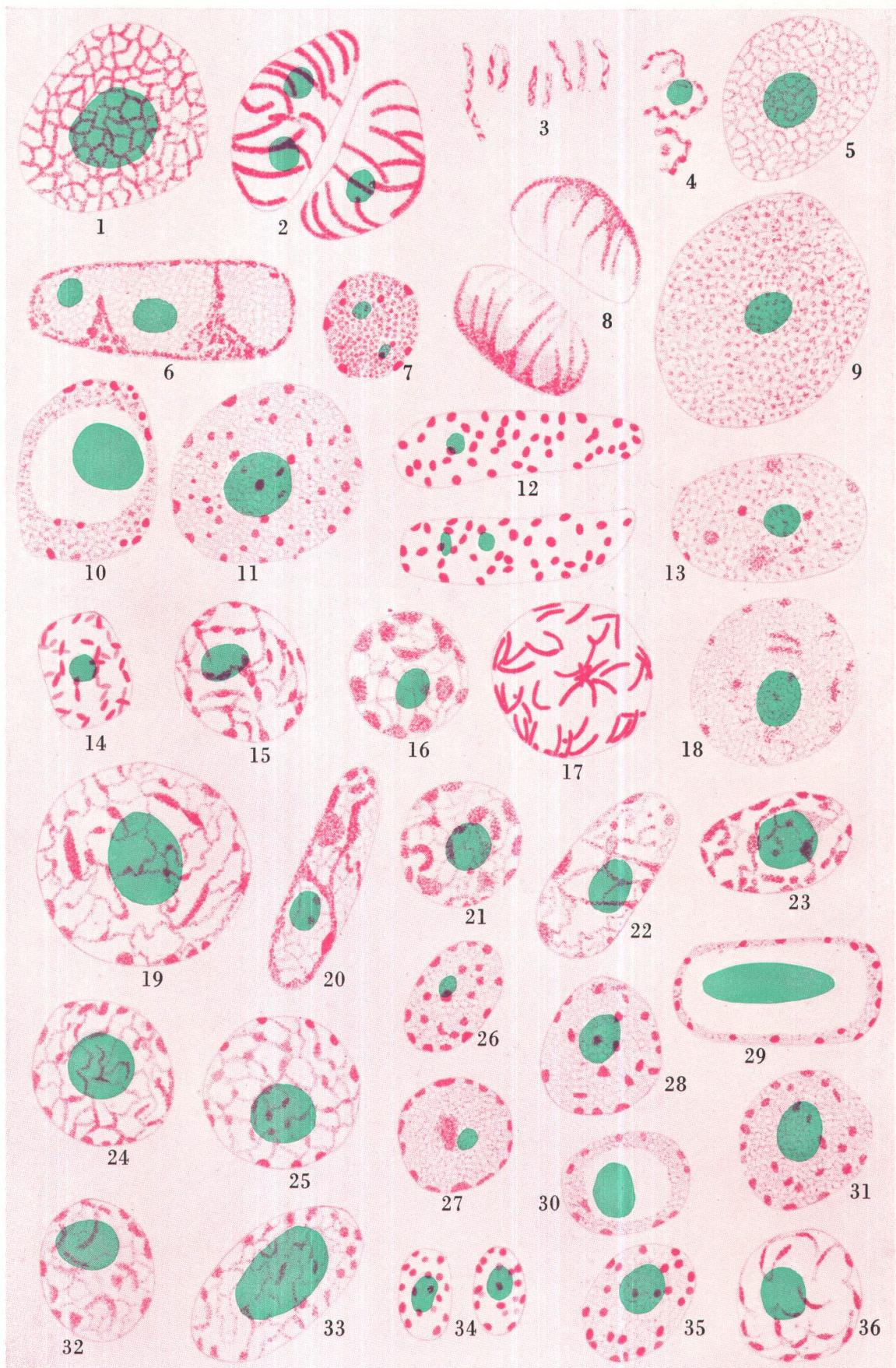
## Planche 12

### Structure du noyau au repos.

(Toutes les figures agrandies env. 2500 fois.)

- |         |                               |   |
|---------|-------------------------------|---|
| Fig. 1  | <i>Cucubalus baccifer:</i>    | noyau interphasique.  |
| Fig. 2  | <i>Cucubalus baccifer:</i>    | télophase.  |
| Fig. 3  | <i>Cucubalus baccifer:</i>    | télophase, aspect de quelques chromosomes.                          |
| Fig. 4  |                               |   |
| Fig. 5  | <i>Silene Sendtneri:</i>      | noyau interphasique.  |
| Fig. 6  | <i>Silene ayachica:</i>       | noyau du plérome.   |
| Fig. 7  | <i>Silene ayachica:</i>       | noyau de la coiffe.   |
| Fig. 8  | <i>Lychnis cognata:</i>       | télophase à polarité chromatique.                                   |
| Fig. 9  | <i>Silene ayachica:</i>       | noyau des « initiales ».  |
| Fig. 10 | <i>Silene ayachica:</i>       | noyau de la 1 <sup>re</sup> assise du périblème.                    |
| Fig. 11 | <i>Silene ciliata:</i>        | noyau interphasique.  |
| Fig. 12 | <i>Silene ciliata:</i>        | télophase.  |
| Fig. 13 | <i>Drypis spinosa:</i>        | noyau des « initiales ».  |
| Fig. 14 | <i>Drypis spinosa:</i>        | télophase.  |
| Fig. 15 | <i>Drypis spinosa:</i>        | télophase (stade plus tardif).                                      |
| Fig. 16 | <i>Drypis spinosa:</i>        | noyau interphasique.  |
| Fig. 17 | <i>Drypis spinosa:</i>        | prophase.   |
| Fig. 18 | <i>Drypis spinosa:</i>        | très jeune prophase (stade d'homogénéisation).                      |
| Fig. 19 | <i>Saponaria ocymoides:</i>   | noyau de la 1 <sup>re</sup> assise du périblème (coupe transvers.). |
| Fig. 20 | <i>Saponaria ocymoides:</i>   | noyau du plérome.   |
| Fig. 21 | <i>Saponaria ocymoides:</i>   | noyau du dermatogène.   |
| Fig. 22 | <i>Saponaria ocymoides:</i>   | noyau de la 1 <sup>re</sup> assise du périblème (coupe longitud.).  |
| Fig. 23 | <i>Vaccaria pyramidata:</i>   | noyaux du dermatogène.  |
| Fig. 24 | <i>Agrostemma Githago:</i>    | noyaux du dermatogène.  |
| Fig. 25 |                               |   |
| Fig. 26 | <i>Agrostemma Githago:</i>    | noyaux du méristème des pièces florales.                            |
| Fig. 27 |                               |   |
| Fig. 28 | <i>Gypsophila repens:</i>     | noyau interphasique.  |
| Fig. 29 | <i>Agrostemma Githago:</i>    | noyau de la 1 <sup>re</sup> assise du périblème.                    |
| Fig. 30 | <i>Tunica prolifera:</i>      | noyau interphasique.  |
| Fig. 31 | <i>Gypsophila pacifica:</i>   | noyau interphasique.  |
| Fig. 32 | <i>Dianthus barbatus:</i>     | noyau interphasique.  |
| Fig. 33 | <i>Dianthus Simonkaianus:</i> | noyau interphasique.  |
| Fig. 34 | <i>Dianthus deltoides:</i>    | télophase.  |
| Fig. 35 | <i>Dianthus Armeria:</i>      | noyau interphasique.  |
| Fig. 36 | <i>Dianthus deltoides:</i>    | jeune prophase.   |

## Planche 12



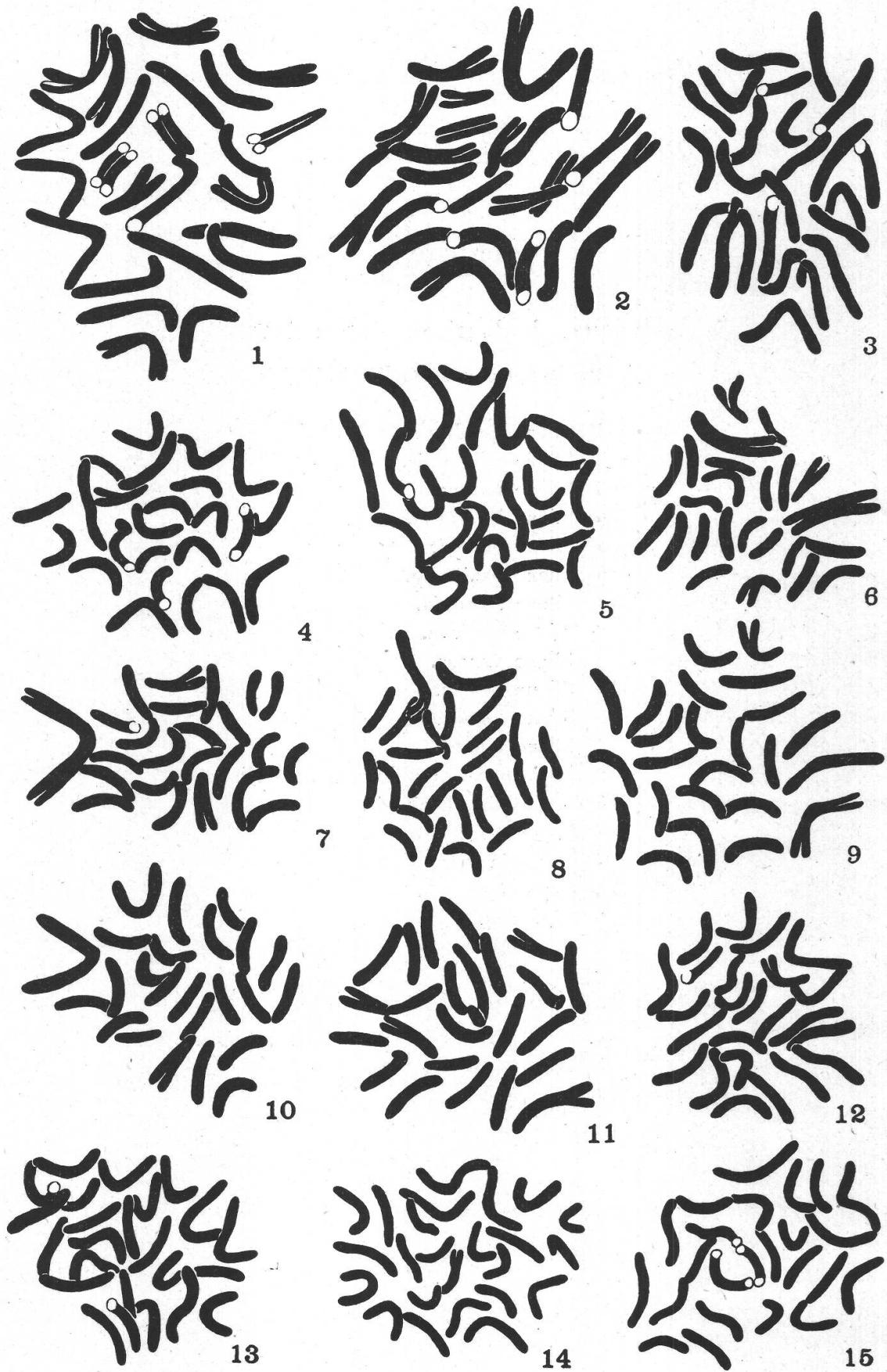
## Planche 13

### Plaques équatoriales des racines.

(Toutes les figures agrandies 2700 fois.)

- 1 *Cucubalus baccifer.*
- 2 *Lychnis cognata.*
- 3 *Lychnis coronaria.*
- 4 *Lychnis flos Jovis.*
- 5 *Lychnis flos euculi.*
- 6 *Melandrium album* (femelle : X X).
- 7 *Melandrium album* (mâle : X Y).
- 8 *Melandrium album* (X. X 2n = 26).
- 9 *Melandrium dioecum* (femelle X X).
- 10 *Melandrium dioecum* (mâle X Y).
- 11 *Melandrium album x rubrum* (femelle X X).
- 12 *Viscaria alpina.*
- 13 *Viscaria Sartorii.*
- 14 *Silene densiflora.*
- 15 *Silene Otites.*

**Planche 13**



## Planche 14

### Plaques équatoriales des racines.

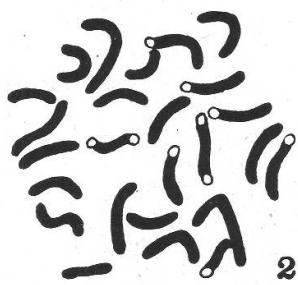
(Toutes les figures agrandies 2700 fois.)

- 1 *Silene Sendtneri.*
- 2 *Silene nemoralis.*
- 3 *Silene nutans.*
- 4 *Silene Reeseana.*
- 5 *Silene Martyi.*
- 6 *Silene Saxifraga.*
- 7 *Silene Armeria.*
- 8 *Silene disticha.*
- 9 *Silene venosa.*
- 10 *Silene gallica.*
- 11 *Silene dichotoma.*
- 12 *Silene ciliata.*
- 13 *Heliosperma pudibundum.*
- 14 *Saponaria officinalis.*
- 15 *Saponaria pulvinaris.*
- 16 *Vaccaria pyramidata.*
- 17 *Silene ayachica.*
- 18 *Saponaria ocyoides.*

Planche 14



1



2



3



4



5



6



7



8

10



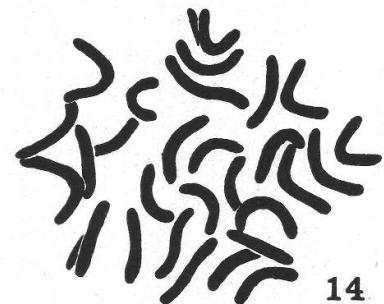
11



12



13



14



15



16



17



18

## Planche 15

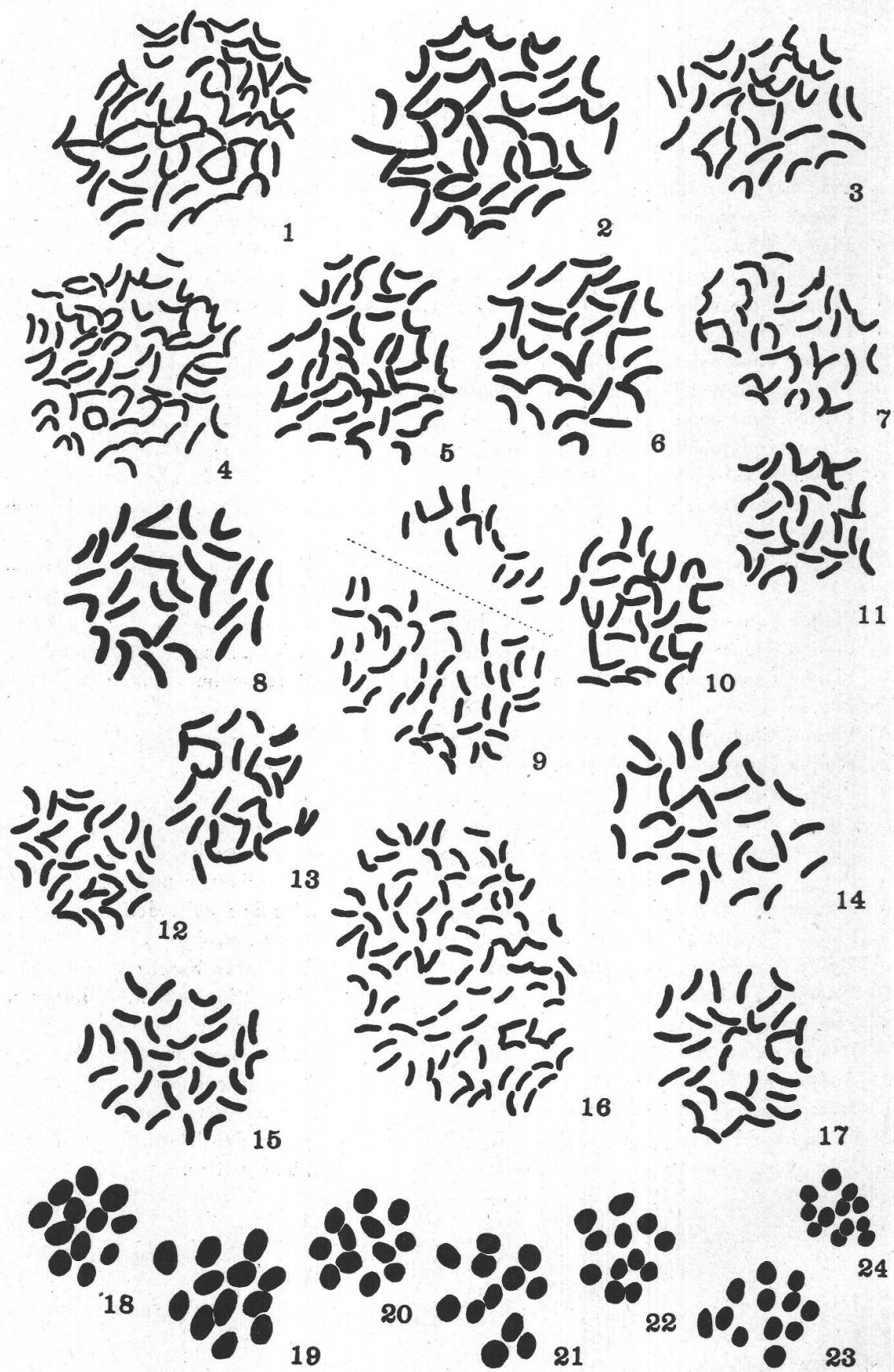
### Plaques équatoriales des racines et de la division hétérotypique.

- 1 *Drypis spinosa.*
- 2 *Agrostemma Githago.*
- 3 *Gypsophila repens.*
- 4 *Gypsophila pacifica.*
- 5 *Gypsophila arenaria triploïde.*
- 6 *Gypsophila arenaria diploïde.*
- 7 *Gypsophila aretioides.*
- 8 *Dianthus kiusianus.*
- 9 *Tunica Saxifraga.*
- 10 *Dianthus deltoides.*
- 11 *Velezia rigida.*
- 12 *Tunica prolifera.*
- 13 *Dianthus Armeria.*
- 14 *Dianthus barbatus.*
- 15 *Dianthus Caryophyllus.*
- 16 *Dianthus Simonkaianus.*
- 17 *Dianthus Carthusianorum.*

### Métaphase hétérotypique.

- 18 *Silene Otites.*
- 19 *Silene nemoralis.*
- 20 *Silene dubia.*
- 21 *Silene Saxifraga.*
- 22 *Silene Armeria.*
- 23 *Silene venosa.*
- 24 *Heliosperma pudibundum.*

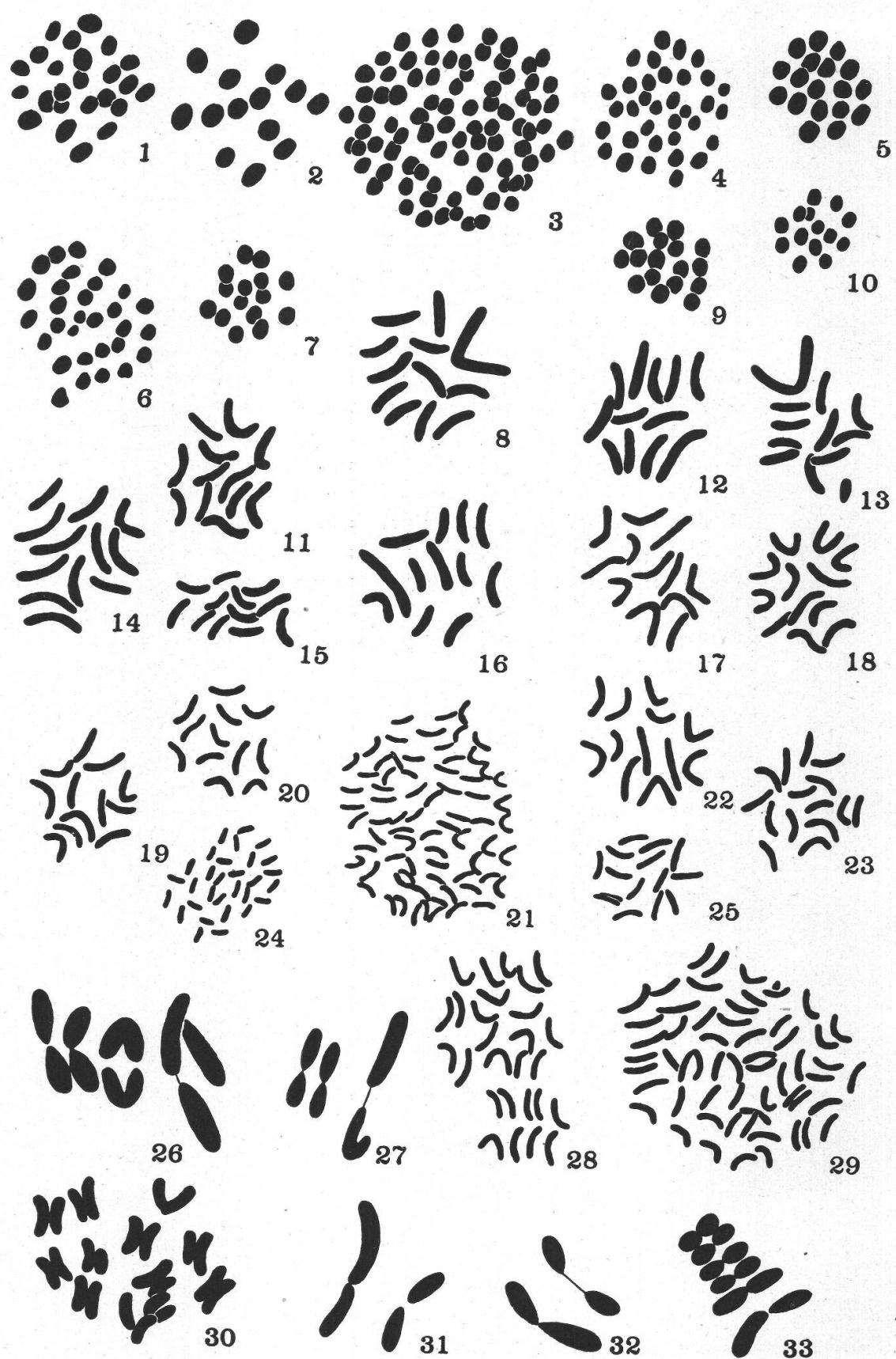
Planche 15



## Planche 16

- |    |   |                                    |
|----|---|------------------------------------|
| 1  | Plaque équatoriale de la métaphase hétérotypique: | Silene ayachica.                   |
| 2  | Plaque équatoriale de la métaphase hétérotypique: | Saponaria ocymoides.               |
| 3  | Plaque équatoriale de la métaphase hétérotypique: | Silene ciliata n = 84.             |
| 4  | Plaque équatoriale de la métaphase hétérotypique: | Gypsophila pacifica.               |
| 5  | Plaque équatoriale de la métaphase hétérotypique: | Gypsophila libanotica.             |
| 6  | Plaque équatoriale de la métaphase hétérotypique: | Drypis spinosa.                    |
| 7  | Plaque équatoriale de la métaphase hétérotypique: | Dianthus sinensis.                 |
| 8  | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Melandrium album (Y).              |
| 9  | Plaque équatoriale de la métaphase hétérotypique: | Gypsophila repens.                 |
| 10 | Plaque équatoriale de la métaphase hétérotypique: | Velezia rigida.                    |
| 11 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Heliosperma alpestre.              |
| 12 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Melandrium album x dioecum<br>(X). |
| 13 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Melandrium album x dioecum<br>(Y). |
| 14 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Viscaria alpina.                   |
| 15 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Heliosperma pudibundum.            |
| 16 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Melandrium album (X).              |
| 17 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Silene Otites (Y).                 |
| 18 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Silene Otites (X).                 |
| 19 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Silene Martyi.                     |
| 20 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Silene gallica.                    |
| 21 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Silene ciliata.                    |
| 22 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Silene Sendtneri.                  |
| 23 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Vaccaria pyramidata.               |
| 24 | Plaque équatoriale d'une cellule du tapis:        | Dianthus deltoides.                |
| 25 | Plaque équatoriale d'un grain de pollen:          | Tunica prolifera.                  |
| 26 | Métaphase hétérotypique de profil:                | Cucubalus baccifer.                |
| 27 | Métaphase hétérotypique de profil:                | Melandrium album x dioecum.        |
| 28 | Plaque équatoriale d'une cellule du tapis:        | Saponaria ocymoides.               |
| 29 | Plaque équatoriale d'une cellule du tapis:        | (4n) Saponaria ocymoides.          |
| 30 | Anaphase hétérotypique:                           | Lychnis cognata.                   |
| 31 | Métaphase hétérotypique de profil:                | Melandrium album.                  |
| 32 | Métaphase hétérotypique de profil:                | Silene densiflora.                 |
| 33 | Métaphase hétérotypique de profil:                | Silene Otites.                     |

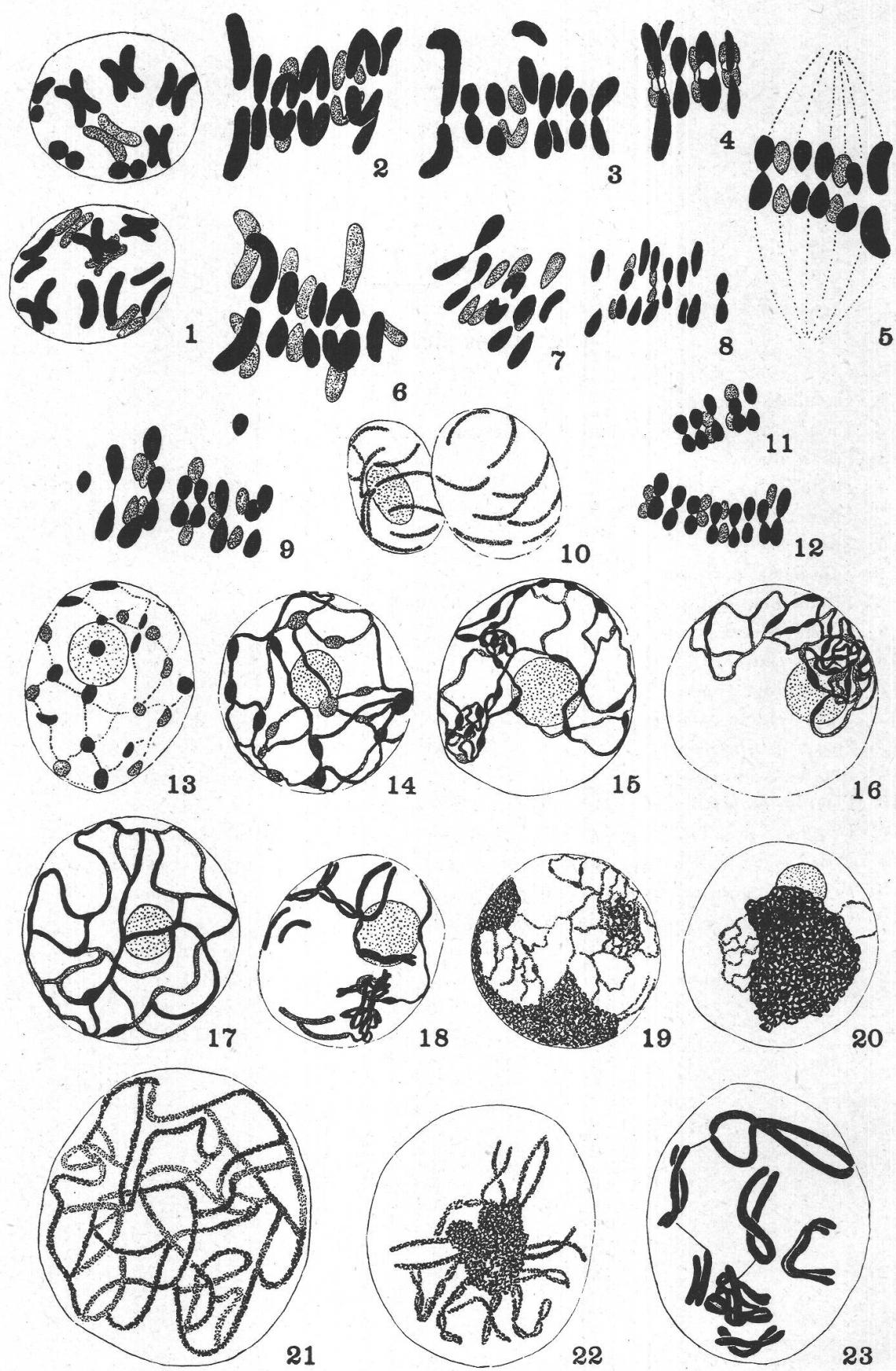
Planche 16



## Planche 17

- |    |                                    |                      |
|----|------------------------------------|----------------------|
| 1  | Interphase:                        | Cucubalus baccifer.  |
| 2  | Métaphase hétérotypique de profil: | Cucubalus baccifer.  |
| 3  | Métaphase hétérotypique de profil: | Melandrium album.    |
| 4  | Métaphase hétérotypique de profil: | Silene densiflora.   |
| 5  | Métaphase hétérotypique de profil: | Silene dubia.        |
| 6  | Métaphase hétérotypique de profil: | Lychnis cognata.     |
| 7  | Métaphase hétérotypique de profil: | Silene Saxifraga.    |
| 8  | Métaphase hétérotypique de profil: | Silene venosa.       |
| 9  | Métaphase hétérotypique de profil: | Saponaria ocymoides. |
| 10 | Télophase dans un grain de pollen: | Silene Sendtneri.    |
| 11 | Métaphase hétérotypique de profil: | Dianthus chinensis.  |
| 12 | Métaphase hétérotypique de profil: | Agrostemma Githago.  |
| 13 | Proleptotène:                      | Gypsophila repens.   |
| 14 | Leptotène:                         | Gypsophila repens.   |
| 15 | 16 } 2 stades de synizesis:        | Gypsophila repens.   |
| 17 | Spirème (pachytène):               | Gypsophila repens.   |
| 18 | Strepsitène:                       | Saponaria ocymoides. |
| 19 | Début de la prophase:              | Cucubalus baccifer.  |
| 20 | Synizesis:                         | Cucubalus baccifer.  |
| 21 | Spirème (pachytène):               | Lychnis cognata.     |
| 22 | Début du Strepsitène:              | Cucubalus baccifer.  |
| 23 | Strepsitène:                       | Cucubalus baccifer.  |

## Planche 17

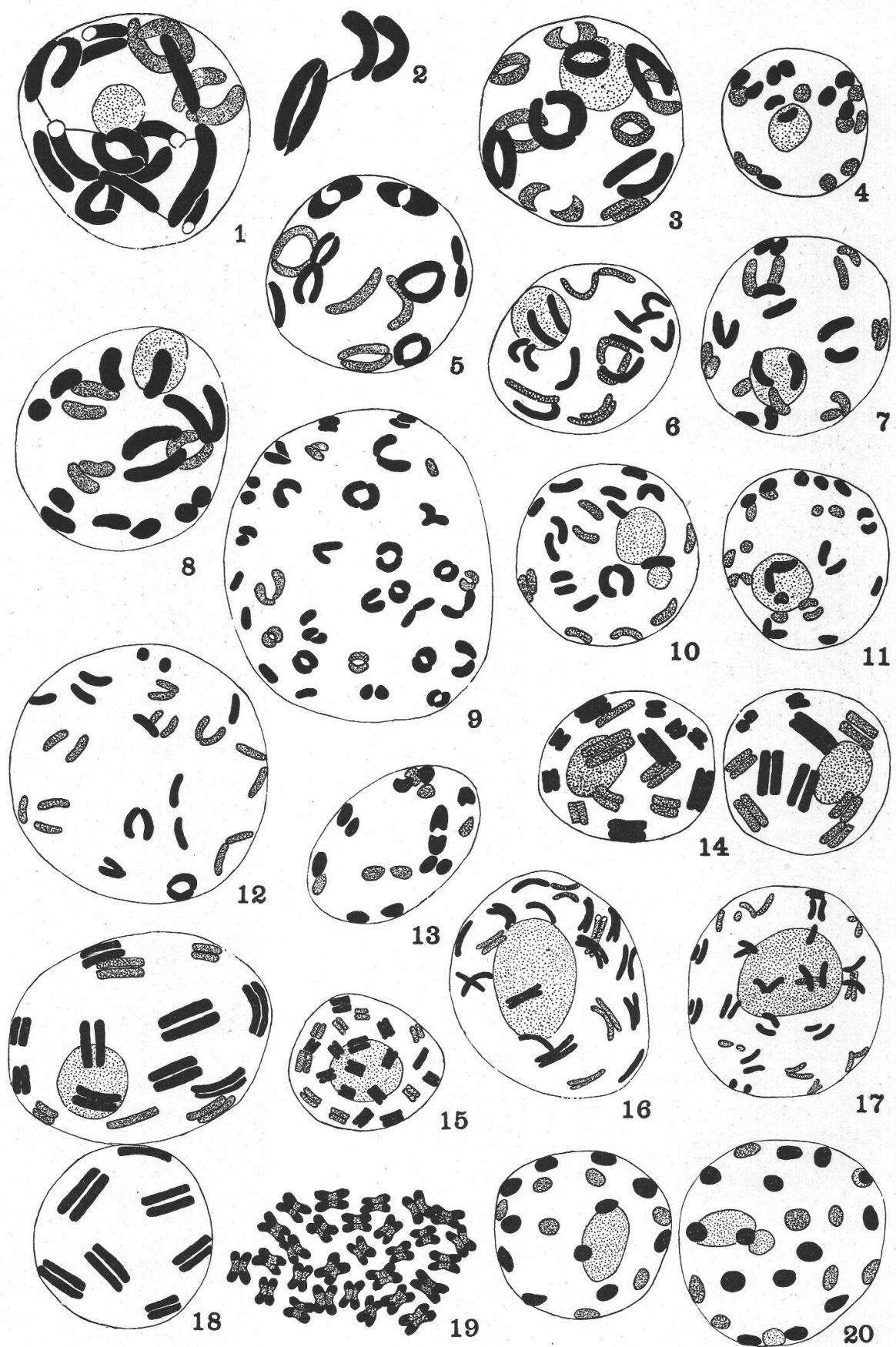


## Planche 18

### Diacinèses de 1 à 13.

- 1 *Cucubalus baccifer.*
- 2 *Cucubalus baccifer:* 2 gemini réunis par un tractus.
- 3 *Silene dubia.*
- 4 *Heliosperma pudibundum.*
- 5 *Silene densiflora.*
- 6 *Silene Saxifraga.*
- 7 *Saponaria ocymoides.*
- 8 *Silene nemoralis.*
- 9 *Silene ciliata.*
- 10 *Drypis spinosa.*
- 11 *Gypsophila repens.*
- 12 *Agrostemma Githago.*
- 13 *Dianthus sinensis.*
- 14 Prophase anormale dans le tapis: *Viscaria alpina.*
- 15 Pseudo-télophase dans une racine traitée à la colchicine: *Silene spec.*
- 16 Prophase d'endomitose dans le périblème: *Silene Saxifraga.*
- 17 Prophase d'endomitose dans le périblème: *Dianthus Carthusianorum.*
- 18 Prophase anormale dans le tapis: *Viscaria alpina.*
- 19 Curieuse métaphase à chromosomes contractés dans une racine: *Saponaria officinalis.*
- 20 Prophase à chromosomes très contractés dans le tapis: *Gypsophila repens.*

## Planche 18



### Planche 19

- |    |   |                          |
|----|---|--------------------------|
| 1  | Prophase endomitotique dans la 1 <sup>re</sup> assise du périblème:           | Vaccaria pyramidalis.    |
| 2  | Métagamie à chromosomes appariés 1 <sup>re</sup> assise du périblème:         | Vaccaria pyramidalis.    |
| 3  | Métagamie à chromosomes appariés dans le tapis de:                            | Silene dubia.            |
| 4  | Métagamie à chromosomes appariés dans la 1 <sup>re</sup> assise du périblème: | Vaccaria pyramidalis.    |
| 5  | Métagamie tétraploïde, 1 <sup>re</sup> assise du périblème:                   | Vaccaria pyramidalis.    |
| 6  | Prophase endomitotique dans la 1 <sup>re</sup> assise du périblème:           | Vaccaria pyramidalis.    |
| 7  | Pro métaphase dans le périblème de:   | Spergula arvensis.       |
| 8  | Métagamie normale:  | Spergula arvensis.       |
| 9  | Métagamies à chromosomes très contractés dans                                 | Saponaria officinalis.   |
| 10 | Métagamie à chromosomes appariés dans le périblème:                           | Dianthus Carthusianorum. |
| 11 | Métagamie à chromosomes appariés dans le périblème:                           | Saponaria officinalis.   |
| 12 | Plaque tétraploïde dans racine traitée à la colchicine:                       | Silene nemoralis.        |
| 13 | Pseudo-métagamie dans racine traitée à la colchicine:                         | Silene spec.             |

Planche 19

