Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Band: 104 (1981)

Artikel: Notes sur la phylogénie des avoines vivaces (genres Avenula Dumort. et Helictotrichon Bess.) à la lumière d'hybridations récentes

Autor: Gervais, Camille

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-89171

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: 14.12.2025

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

SERVICE DE RECHERCHE EN DÉFENSE DES CULTURES
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE, DES PÊCHERIES ET DE L'ALIMENTATION, QUÉBEC, CANADA

NOTES SUR LA PHYLOGÉNIE DES AVOINES VIVACES (GENRES *AVENULA* DUMORT. ET *HELICTOTRICHON* BESS.) A LA LUMIÈRE D'HYBRIDATIONS RÉCENTES[1]

par
CAMILLE GERVAIS[2]

AVEC 11 FIGURES ET 1 TABLEAU

INTRODUCTION

L'étude cytogénétique des nombreux taxons que comprennent les genre *Avenula* Dumort. (=*Avenochloa* Holub) et *Helictotrichon* Bess., que nous poursuivons déjà depuis quelques années (GERVAIS 1966, 1968 *a, b,* 1972, 1973 *a, b,* 1977), s'avère au fur et à mesure de sa progression, une tâche très délicate. Ces plantes, connues également sous le nom d'«avoines vivaces» (elles étaient classées auparavant dans le grand genre *Avena* L.), semblent s'être diversifiées, à partir de souches ancestrales, tantôt par spéciation lente, en conservant leur statut de diploïdes, tantôt par sauts brusques et hybridations, en formant d'étonnants réseaux de polyploïdes dont l'histoire reste extrêmement difficile à reconstituer.

Pourtant, il ne paraît pas impossible de refaire et de comprendre ce que la nature a construit, en essayant d'établir, par des essais d'hybridations et par l'observation du comportement des chromosomes méiotiques, les affinités ou les discordances qui affectent les éléments des séries évolutives étudiées. Les résultats présentés ici sont un pas de plus dans cette direction; ils se rapportent à des croisements effectués à Québec dans les serres du Ministère de l'agriculture, de janvier 1976 à janvier 1980, impliquant plusieurs espèces vivaces et quatre espèces annuelles (genre *Avena* L., *s. str.*). Seuls les résultats concernant les croisements entre espèces vivaces sont rapportés dans cette note, les autres faisant l'objet d'une publication séparée, en préparation.

[1] Contribution N° 286 de la Direction de la recherche, Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation du Québec.

[2] Service de recherche en défense des cultures, Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation. Complexe scientifique, Sainte-Foy, Canada GIP 3W8.

Si l'intérêt théorique de l'étude phylogénique des avoines vivaces est suffisant en soi pour la justifier, ces recherches peuvent contribuer aussi à la connaissance des espèces annuelles (y compris les cultivées) en permettant de découvrir éventuellement le point d'insertion et les précurseurs du rameau des annuelles. A ce sujet, on peut évoquer ici les hypothèses de HSÜ et *al.* (1977) qui, exposant leur théorie de la dessication de la Méditerranée à la fin du Miocène « Messinian salinity crisis », pensent que cet événement a pu précipiter l'évolution des animaux et des plantes de cette région. Ces dernières, d'après LESINS (*in* HSÜ *loc. cit.*), seraient passées de formes pérennes à des formes annuelles, pour résister à des sécheresses prolongées, et du statut d'organismes à fécondation croisée à celui d'autogames, parce que les insectes n'auraient pas suivi les plantes dans leur nouvel habitat chaud et sec. Les avoines annuelles ont peut-être pris naissance ainsi, à partir des vivaces, à cette époque, sans que le rameau vivace n'ait été détruit pour autant et sans que leur autogamie ne relève de l'absence d'insectes. Il est permis de le penser.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les croisements ont été effectués à partir d'une collection de plantes vivantes récoltées en grande partie par le Dr P. Küpfer, il y a quelques années, et que nous avions introduite au Canada en la complétant depuis lors par des échanges et des semis. Les plantes sont gardées à l'extérieur, dans des pots enterrés au ras du sol, jusqu'aux premières neiges (mi-novembre à décembre); elles fleurissent en serres à la fin de décembre, habituellement. Les espèces les plus rustiques peuvent être laissées sous la neige et elles fleurissent en juin.

Pour les croisements, les individus utilisés comme parents femelles sont émasculés délicatement avec des brucelles fines, et le pollen est secoué sur les stigmates à partir d'étamines prélevées sur les plantes servant de mâles. Si les graines d'un hybride sont anormales, flasques et déformées, elles sont mises à germer dans des tubes d'agar (Orchid agar) après avoir été passées à l'alcool (60 % / 1 mn), stérilisées au chlorure mercurique (0,1 % / 1,5 mn) et lavées dans de l'eau stérile. Pour plus de détails sur ces questions voir GERVAIS (1973 *a*, 1977).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les résultats des hybridations, présentés d'abord sous forme schématique (tableau I), sont commentés ensuite un à un ou par groupes de croisements analogues ou complémentaires. Par commodité, ils ont été numérotés de 1 à 16, mais chacun de ces chiffres peut réunir divers croisements faits à des moments différents. Ainsi le croisement 4 en regroupe trois (C-77-4, C-80-19, C-80-20), dont aucun n'a donné de graines, ce qui renforce de fait son caractère négatif. Les nombres chromosomiques de quelques-uns des individus utilisés comme parents mâles n'ont pas été effectivement déterminés mais sont pris pour acquis lorsque la plante provient d'une graine d'un lot qui a servi à d'autres comptages; le nombre

des B, en particulier, peut varier dans ce cas. Pour cette raison et pour plus de clarté, il n'est pas tenu compte des chromosomes B dans le tableau. Un des *A. pratensis* du tableau (Croisement 11) est un aneuploïde avec $2n$ = c. 102 chromosomes provenant d'Espagne (Aragues del Puerto, 1000 m).

TABLEAU I

Croisements effectués et résultats

	Espèces hybridées				Résultats			
N° du croi-sement	Parent femelle	$2n$	Parent(s) mâle(s)	$2n$	ovaires non déve-loppés	graines +/– déve-loppées	graines germées	$2n$
1	*H. sarracenorum*	14	*H. cantabricum*	84	197	21	0	–
2	*H. sarracenorum*	28	*H. cantabricum*	84	73	6	0	–
3	*H. cantabricum*	84	*H. filifolium*	98	108	3	3	91
4	*H. convolutum*	14	*H. cantabricum*	84	71	0	0	–
5	*H. sarracenorum*	14	*H. convolutum*	14	119	4	4	14
6	*H. sarracenorum*	28	*H. convolutum*	14	20	0	0	–
7	*H. convolutum*	14	*H. sarracenorum* *H. sarracenorum* *H. cantabricum*	14 28 84	150	0	0	–
8	*A. sulcata*	14	*A. pratensis*	126	114	0	0	–
9	*A. sulcata*	14	*A. pratensis* *A. sativa*	112 42	10	7	0	–
10	*A. albinervis*	28	*A. pratensis* *A. sativa*	126 42	32	16	0	–
11	*A. albinervis*	28	*A. pratensis*	102	58	10	0	–
12	*A. albinervis*	28	*A. pratensis*	98	61	9	0	–
13	*A. sulcata*	14	*A. bromoides*	14	38	21	21	14
14	*A. bromoides*	14	*A. albinervis*	28	16	73	31	21
15	*A. Schelliana*	14	*A. compressa*	14	219	22	17	14
16	*A. compressa*	14	*A. bromoides*	14	44	34	8	14

I. Croisements interspécifiques chez les Helictotrichon

Comme on peut le constater par l'examen du tableau I, sept croisements différents (l'un d'eux impliquant une triple pollinisation) ont été effectués entre cinq espèces ou races chromosomiques du genre *Helictotrichon.*

Ces hybridations ont été entreprises pour vérifier l'hypothèse selon laquelle l'espèce polyploïde *H. cantabricum* (Lag.) Gervais, du nord de la péninsule ibérique, serait plus proche parent du taxon de la Méditerranée centrale *H. convolutum* (Presl) Henr. que de ses voisins immédiats du SE espagnol, *H. serracenorum* (Gdgr) Holub et *H. filifolium* (Lag.) Henr., ceci sur la foi de ressemblances anatomiques des feuilles et des gaines (GERVAIS 1973 *a,* 1977).

Croisements 1 et 2 : *H. sarracenorum* ($2n = 14$ et $2n = 28$) × *H. cantabricum* (race pyrénéenne à $2n = 84$). Ces hybridations ont donné naissance à un certain nombre de graines anormales, plus ou moins flasques et courtes, dont une seule, sur agar stérile, a montré une velléité de germination, sans plus. On peut penser, en conclusion, qu'une parenté réelle, mais très lointaine, existe entre les deux espèces croisées, ces premiers résultats ne contredisant pas entièrement l'hypothèse de départ.

Croisement 3 : *H. cantabricum* ($2n = 84$) × *H. filifolium* ($2n = 98$). Trois bonnes graines, d'apparence normale, ont été obtenues de ce croisement. Elles ont germé facilement en boîte de Pétri, laissant croire qu'elles résultaient d'autofécondations accidentelles ! Toutefois, l'examen de coupes transversales des feuilles des trois plantes (fig. 1) révéla plus tard qu'elles avaient des côtes généralement arrondies au sommet et couvertes de poils courts, caractères ne pouvant provenir que du parent mâle, *H. filifolium,* de même que la coloration brune observable chez les gaines foliaires. Chez *H. cantabricum,* au contraire, les côtes des feuilles sont denticulées, possèdent des sommets légèrement concaves, ou sont triangulaires ; les gaines sont blanchâtres. Quoi qu'il en soit, la détermination du nombre chromosomique d'une des plantes hybrides montra très exactement la valence intermédiaire ($2n = 91 + 1B$, fig. 2) entre celles des parents.

Les résultats positifs de ce croisement indiquent que nous avions probablement tort de considérer les *H. cantabricum* et *filifolium* comme phylogéniquement éloignés. De plus, comme l'*H. filifolium* peut s'hybrider avec son voisin *H. sarracenorum* (GERVAIS 1977), on peut imaginer que cette dernière espèce soit l'ancêtre à la fois d'*H. filifolium* et d'*H. cantabricum,* malgré les dissemblances morphologiques signalées. L'insuccès relatif des croisements 1 et 2 et les bons résultats obtenus du troisième démontreraient que l'hybridation ne peut se produire que si l'écart entre les nombres chromosomiques des parents n'est pas trop grand. On pourrait approfondir cette question en introduisant des *H. sarracenorum* décaploïdes ($2n = 70$) dans des hybridations futures.

Croisement 4 : *H. convolutum* ($2n = 14$) × *H. cantabricum* ($2n = 84$). Ce croisement avait pour but de vérifier directement l'hypothèse de la parenté de ces deux espèces géographiquement éloignées mais voisines par leur

anatomie foliaire. Les résultats négatifs obtenus peuvent être regardés comme une preuve additionnelle que les ancêtres d'*H. cantabricum* doivent être recherchés du côté du complexe *sarracenorum-filifolium.* D'autres essais, impliquant plus de fleurs, seraient cependant utiles pour s'assurer de l'existence d'une barrière génétique *convolutum-cantabricum.*

Croisements 5 et 6: *H. sarracenorum* ($2n = 14$ et $2n = 28$) × *H. convolutum* ($2n = 14$). Des résultats négatifs étaient attendus de ces croisements, parce qu'ils mettaient en présence des espèces distantes autant par leur distribution géographique (l'*H. sarracenorum* est espagnol et l'*H. convolutum* venait de Grèce, Mont-Olympe) que par leurs caractères morphologiques. L'un d'eux pourtant (le N° 5) donna quatre graines d'apparence normale dont l'origine par autofécondation accidentelle semblait à exclure, aucun oubli d'émasculation n'ayant été noté.

Les quatre graines ont donné naissance à des individus vigoureux dont la nature hybride paraît se vérifier tant par la présence de caractères intermédiaires dans l'anatomie des feuilles que par la grande hétérogénéité des chromosomes somatiques (l'examen de la méiose n'est pas possible pour le moment, ces plantes pouvant mettre quelques années avant de fleurir !).

Les feuilles d'*H. convolutum* (fig. 4*b*), comme celles d'*H. cantabricum,* possèdent des côtes aplaties, denticulées, légèrement concaves sur le dessus ou triangulaires. Les feuilles d'*H. sarracenorum,* quant à elles (fig. 4*a*), ressemblent beaucoup à celles d'*H. filifolium* avec leurs côtes arrondies convexes, mais elles sont plus larges et munies de poils plus longs; la face inférieure aussi est souvent très pubescente. Chez l'hybride, les côtes sont légèrement concaves et s'ornent de poils courts (fig. 4*c*). Du côté des chromosomes somatiques, au nombre de 14 comme chez les parents (fig. 3), il s'avéra pratiquement impossible de les grouper par paires après les avoir soigneusement mesurés. On remarquera, en particulier, un chromosome submétacentrique plus long que tous les autres (4,8 μm dans les cellules examinées) et un autre, à bras inégaux, plus petit que tous les autres (2,9 μm dans les cellules examinées); les chromosomes B viennent du parent femelle. Faute de connaissances très précises des génomes d'*H. sarracenorum* et d'*H. convolutum,* on ne peut dire duquel des deux parents proviennent le chromosome long et le chromosome court, mais cette variabilité et l'impossibilité de reconstituer les sept paires habituelles indiquent que le croisement a réellement eu lieu.

L'aspect normal des graines hybrides et la facilité avec laquelle elles ont germé sont assez étonnants et paraissent indiquer, entre les espèces croisées, une parenté insoupçonnée que seule l'étude de la méiose permettra de mesurer. Ce cas rappelle celui des *Avenula sulcata, compressa* et *Schelliana,* dont il est fait mention plus loin, qui montre que des espèces géographiquement isolées les unes des autres peuvent encore s'hybrider et dérivent vraisemblablement d'une même souche ancestrale.

Croisement 7: *H. convolutum* ($2n = 14$) × *H. sarracenorum* $2n = 14$ et $2n = 28$) et *H. cantabricum* ($2n = 84$).

Ce croisement n'a donné aucun résultat, peut-être parce que le pollen, dont il a fallu rechercher trois sources différentes, n'était pas assez abon-

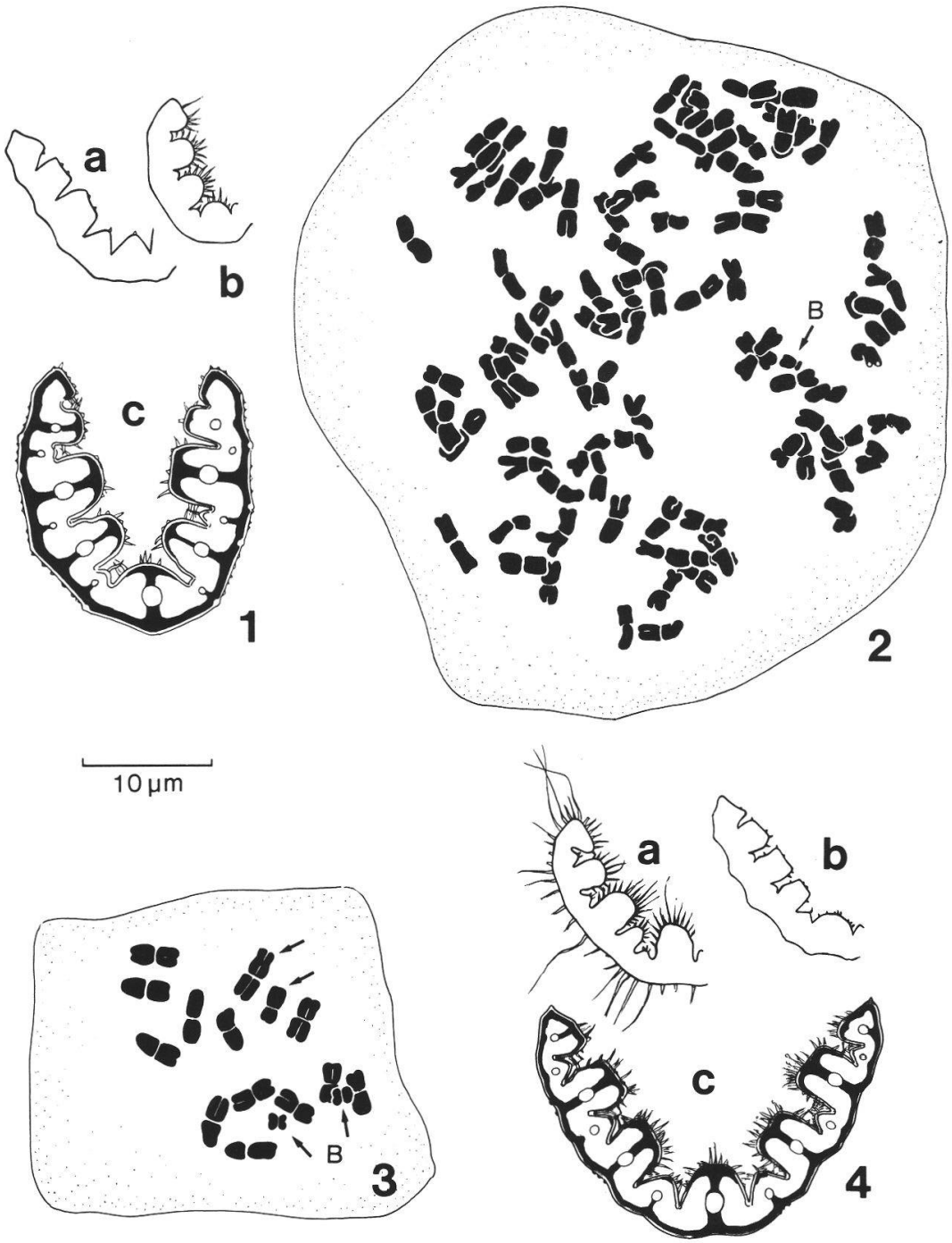


Fig. 1. Coupes transversales de feuilles: a) *Helictotrichon cantabricum,* b) *H. filifolium,* c) hybride *H. cantabricum* × *H. filifolium,* à plus grande échelle que les parents.

Fig. 2. Mitose de racine, $2n = 91 + 1B$ (flèche), chez l'hybride *H. cantabricum* × *H. filifolium.*

Fig. 3. Mitose de racine, $2n = 14 + 2B$, chez l'hybride *H. sarracenorum* × *H. convolutum.* Les flèches indiquent un petit et un grand chromosome dont on ne peut trouver de correspondants et les B.

Fig. 4. Coupes transversales de feuilles: a) *H. sarracenorum,* b) *H. convolutum,* c) hybride *H. sarracenorum* × *H. convolutum,* à plus grande échelle que les parents.

L'échelle de 10 microns concerne uniquement les dessins de chromosomes.

dant. Il est possible aussi qu'aucune des trois combinaisons ne soit viable, y compris celle d'*H. convolutum* × *H. sarracenorum* diploïde dont le croisement réciproque a très bien fonctionné.

II. Croisements interspécifiques chez les Avenula

Les neuf croisements qui concernent les *Avenula* et qui sont rapportés dans le tableau I impliquent les espèces suivantes: *A. sulcata* (Gay) Dumort. et son partenaire tétraploïde *A. albinervis* (Boiss.) Lainz, différentes races chromosomiques d'*A. pratensis* (L.) Dumort. *s.l.*, *A. bromoides* (Gouan) Scholz, *A. compressa* (Heuffel) Sauer et Chmel. et *A. Schelliana* (Hack.) Sauer et Chmel. Notons que les *A. pratensis* à 98 et à c. 102 chromosomes pourraient être considérés comme appartenant à une espèce distincte: *Avenula vasconica* (Sennen ex St-Yves) Gervais, *comb. nov.* basé sur *Avena pratensis* L. *subsp. iberica* St-Yves *var. vasconica* Sennen *ex* ST-YVES (1931, p. 456). Type: Sennen, Plantes d'Espagne, 1928, N° 6711. Alava, Lagran, La Rosa de la Cruz, 1300 m, *leg.* M. Losa. Les raisons de l'emploi de l'épithète « *vasconica* » ont été exposées antérieurement (GERVAIS 1973 *a*, p. 95).

Le pollen d'une espèce annuelle, *Avena sativa* L., a été utilisé également dans deux croisements en combinaison avec du pollen d'*A. pratensis*. L'ensemble des neuf hybridations sera subdivisé en trois catégories, chacune comprenant un groupe particulier d'espèces entre lesquelles on a recheché des affinités.

Croisements 8 à 12: *A. sulcata* ($2n = 14$) ou *A. albinervis* ($2n = 28$) × différents taxons du complexe *pratensis* ($2n = 98, 102, 112, 126$) et *Avena sativa*.

Comme nous l'avions mentionné dans un travail antérieur (GERVAIS 1973 *a*, p. 92), certains individus à $2n = 84$ ou $2n = 98$ chromosomes, appartenant au groupe *pratensis* (ou plus précisément à l'*A. vasconica*), possédaient des lemmas dont la moitié inférieure était d'un beau brun comme chez l'*A. sulcata*. Cette coloration brune indiquant peut-être des affinités *sulcata-pratensis*, il devenait intéressant de croiser des individus des deux groupes, ce que nous avons fait.

Quatre des croisements effectués devaient conduire à la production de graines plus ou moins anormales chez une forte proportion des fleurs fécondées; malheureusement aucune de ces graines n'a été capable de germer. Ces résultats démontrent malgré tout des affinités génétiques probables entre les espèces hybridées et peuvent prêter à différentes interprétations: 1) l'*A. sulcata* aurait joué un rôle aussi important (ou presque) que l'*A. bromoides* dans la genèse de l'*A. pratensis* (GERVAIS 1973*a*, p. 111-113), et ce dernier serait clairement un allopolyploïde; 2) l'*A. bromoides* aurait présidé à la naissance des hauts polyploïdes à lemmas jaunâtres du complexe *pratensis*, tandis qu'à côté, l'*A. sulcata* aurait engendré lui aussi des polyploïdes élevés, mais à lemmas bruns, différents des espèces du groupe *pratensis*, et auxquels il conviendrait de donner des noms botaniques.

Il semble bien que la première hypothèse soit la plus probable parce que d'une part, dans les cinq croisements effectués, l'*A. albinervis* a produit des graines aussi bien avec les plantes à lemmas jaunâtres qu'avec celles à lemmas bruns inférieurement, tandis qu'*A. sulcata* en a donné avec des plantes à lemmas jaunâtres. D'autre part, comme nous le verrons plus loin, nous avons réussi avec une facilité étonnante à croiser l'*A. sulcata* (et même l'*A. albinervis*) avec l'*A. bromoides,* ce qui démontre qu'une origine d'*A. pratensis* par allopolyploïdie peut s'appuyer sur des faits très réels. L'apparition d'individus à graines brunes pourrait être une résurgence occasionnelle de caractères ancestraux selon les lois ordinaires de l'hérédité.

Note: Le lecteur pourrait se demander pourquoi nous avons assumé que le pollen d'*A. pratensis,* et non pas celui d'*Avena sativa,* était responsable de la formation de graines dans les croisements 9 et 10. Cette opinion s'appuie sur les résultats d'une quizaine d'essais d'hybridation, non rapportés ici, qui ont été réalisés entre l'*A. sulcata,* ou l'*A. albinervis,* et l'*Avena sativa.* On peut les considérer comme négatifs même si la production de quelques rares graines, courtes et anormales (3 pour 537 fleurs) et la stimulation du développement d'un certain nombre de fleurs peuvent être interprétées comme des indices d'une lointaine parenté entre l'*A. albinervis* et l'*Avena sativa.*

Croisements 13 et 14: *A. sulcata* ($2n = 14$) × *A. bromoides* ($2n = 14$); *A. bromoides* ($2n = 14$) × *A. albinervis* ($2n = 28$).

Le premier de ces deux croisements avait été fait par routine et nous avons cru tout d'abord que les 21 bonnes graines obtenues résultaient d'une fécondation accidentelle des fleurs par du pollen *sulcata.* Ce n'est que plus tard, en examinant par acquit de conscience des coupes de feuilles des plantes obtenues (elles ressemblaient fort à celles d'*A. sulcata* par leur couleur et leur largeur), que nous avons réalisé qu'elles possédaient des caractères paternels hérités d'*A. bromoides.* Ces feuilles en effet (fig. 5*c*) étaient pratiquement dépourvues de travées de sclérenchyme (et de parenchyme incolore) vis-à-vis des faisceaux vasculaires, caractère propre à distinguer l'*A. bromoides* (fig. 5*b*) de l'*A. sulcata,* où le sclérenchyme forme au contraire des travées complètes entre les épidermes, à la hauteur des faisceaux vasculaires (fig. 5*a*). La mitose, avec ses 14 chromosomes de taille et de dimensions semblables, ne nous apprit rien mais, à l'hiver 1980, deux ans après la création de l'hybride, l'examen de la méiose et du pollen venait confirmer ce que les caractères histotaxiques avaient déjà indiqué: nous étions en présence d'un hybride.

Il n'a pas été possible d'étudier la méiose de chacune des plantes obtenues (elles n'ont d'ailleurs pas toutes fleuri), mais de deux d'entre elles seulement. Le déroulement de la microsporogénèse y était anormal, mais à des degrés différents! Chez la première plante (C-78-13 K), on observait surtout, à la diacinèse et à la métaphase I, deux à quatre univalents dans 50 % des cellules; chez la seconde (C-78-13 I), la proportion de cellules visiblement anormales atteignait 95 % avec formation assez fréquente de tri- et de tétravalents (fig. 6).

Environ 30 % des jeunes grains de pollen de la plante I et un peu moins de ceux de la plante K possédaient des micro-noyaux (1, 2, rarement 3) mais le pourcentage des grains anormaux, flasques, peu colorables et déformés, était beaucoup plus grand chez le pollen mature. Il semble que

ces plantes soient pratiquement stériles, ce qui ne peut empêcher la production occasionnelle de graines, source éventuelle de formes nouvelles et d'évolution.

Notons, pour terminer la description de ces hybrides remarquables, que les fleurs ressemblaient à celles d'*A. sulcata* par la forte pubescence des callus et des axes floraux, par la présence de dents assez longues à l'extrémité des lemmas et par la coloration brune de ces derniers au-dessous de l'arête. Dans d'autres cas cependant (plantes C, F, K), la coloration des lemmas était d'un brun progressivement délavé, de la base vers le sommet.

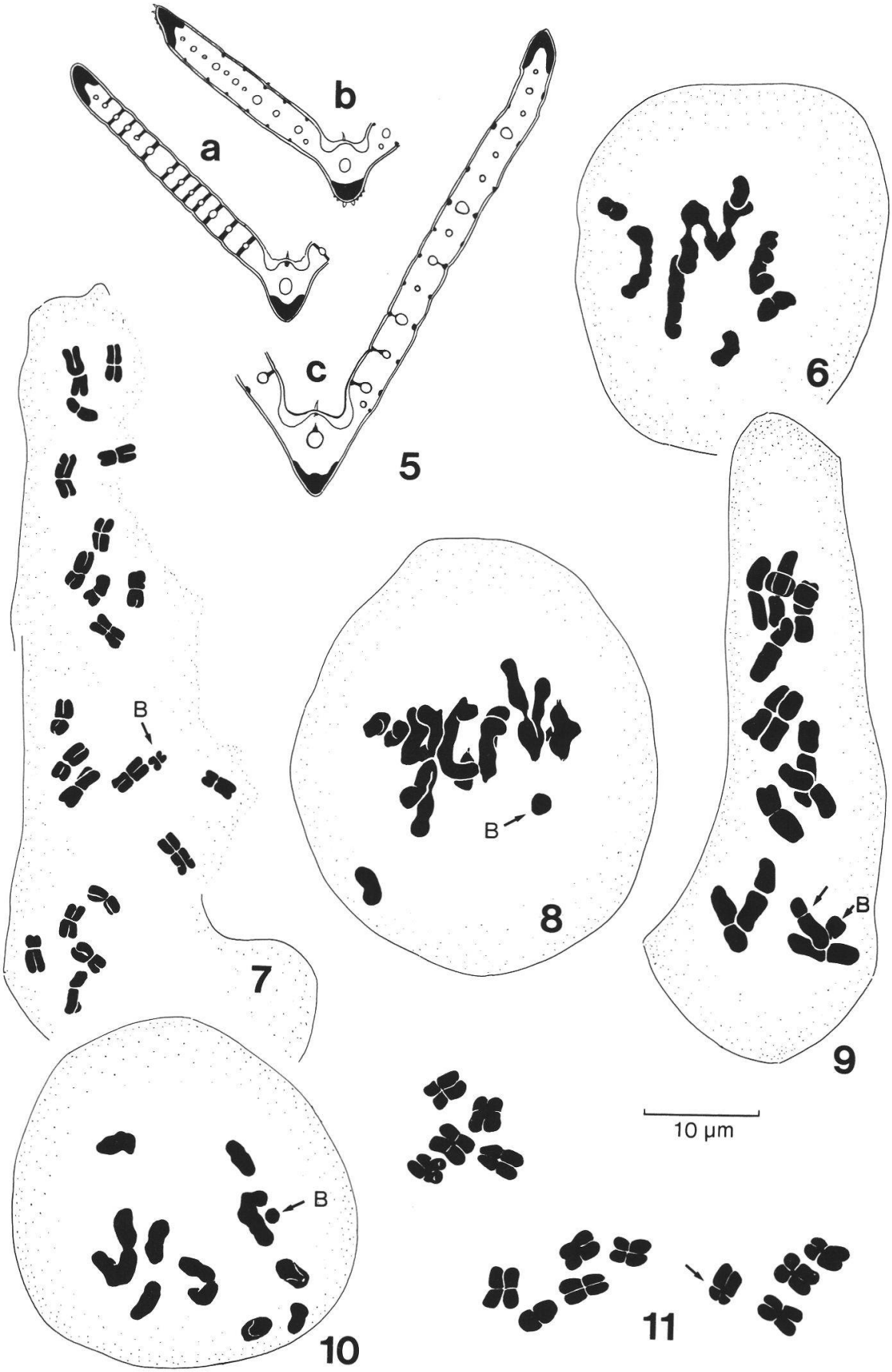
Le second croisement de cette série a été entrepris pour savoir si la parenté d'*A. bromoides* avec l'*A. sulcata* pouvait également se vérifier à un niveau supérieur de polyploïdie et pour connaître, indirectement, la nature du polyploïde utilisé, en l'occurrence l'*A. albinervis* que nous pensions être un autotétraploïde dérivé d'*A. sulcata.* Pour suivre la règle employée déjà avec succès dans les hybridations d'avoines vivaces, la plante avec le nombre chromosomique le plus bas devait être utilisée comme parent femelle, ce rôle échouant à l'*A. bromoides* qui avait servi de parent mâle dans le croisement précédent.

Les résultats obtenus ont été excellents, 73 graines plus ou moins normales étant récoltées des 89 fleurs émasculées, surtout que le croisement impliquait des parents à nombres chromosomiques différents ! La viabilité des graines était toutefois bien inférieure à celle rencontrée dans le croisement précédent, et il a fallu les faire germer sur agar, après stérilisation. Trois seulement des plantes obtenues ont été étudiées (C-79-7 A, C, F) et se sont révélées triploïdes, tel que prévu, avec $2n = 21 + 1$ B chromosomes (fig. 7). L'étude de la méiose de la plante F montre que le nombre des chromosomes associés en bivalents (jusqu'à 10 !) ou en trivalents (jusqu'à 5, fig. 8) est élevé, celui des univalents étant en général de 3 à 7. On peut en conclure que l'*A. albinervis* possède probablement 4 génomes identiques (autotétraploïdie), ayant en plus certaines affinités avec les génomes d'*A. bromoides*. Les configurations méiotiques où le nombre d'univalents est faible ne peuvent s'expliquer autrement à moins que les associations observées ne soient pas dues à des homologies chromosomiques mais à des gènes affectant l'appariement.

Du point de vue de la morphologie, les hybrides, apparemment stériles, ressemblent extérieurement à l'*A. albinervis,* tandis que leur anatomie foliaire est plutôt celle d'*A. bromoides* par l'absence de travées de sclérenchyme (et de parenchyme incolore) bien marquées vis-à-vis des faisceaux vasculaires. Les fleurs ont des axes et des callus munis de poils blanchâtres (non pas roux) et les lemmas, terminés par des dents assez développées, sont bruns dans leur partie inférieure (plante F) ou entièrement jaunâtres (plante A). Ils ne possèdent pas l'indument villeux propre à l'A. *albinervis.*

Croisements 15 et 16: *A. Schelliana* ($2n = 14$) × *A. compressa* ($2n = 14$); *A. compressa* ($2n = 14$) × *A. bromoides* ($2n = 14$).

L'*A. compressa,* espèce est-européenne balkanique, et l'*A. Schelliana,* encore plus orientale (est de l'Ukraine à la Mandchourie), sont des plantes


a
b
c
5
6
7
B
8
B
9
B
10
B
11
10 µm

qui font partie, d'après nous, avec l'*A. sulcata* ouest-méditerranéen, et l'*A. Hookeri* (Scrib.) Holub américain, d'une ceinture intercontinentale d'espèces apparentées dérivant d'une souche ancestrale commune. Cette hypothèse ne pouvant se vérifier que par une série d'hybridations, un premier pas avait été franchi en croisant, avec succès, un *A. sulcata* pyrénéen par un *A. compressa* de Hongrie (GERVAIS 1973 *a*).

Le croisement d'un *A. Schelliana* de Transbaïkalie orientale par un *A. compressa* hongrois, rapporté ici, est un deuxième pas dans la même direction et il a été réalisé avec autant de facilité que le premier, les graines obtenues pouvant même germer en boîte de Pétri, sans stérilisation. Le nombre chromosomique de six hybrides étudiés était de $2n = 14 + 1B$ dont un chromosome hétérobrachial hérité d'*A. compressa* (fig. 9). Une autre plante était apparemment aneuploïde (C-79-6 H), montrant à la méiose un total de 15 chromosomes (et un B) sous forme d'uni-, bi-, ou trivalents. Les individus euploïdes avaient également des méioses anormales avec formation occasionnelle de trivalents (fig. 10) et un nombre d'univalents variant de 0 à 11. Le pollen est très anormal et les hybrides semblent stériles comme ceux qui ont été étudiés ci-dessus. Les feuilles d'*A. Schelliana* paraissent très vulnérables au froid (caractère paradoxal pour une espèce plutôt nordique) et se fanent tôt pour renaître à partir de bourgeons au ras du sol. L'hybride semble avoir hérité de ce caractère qui rend l'espèce difficile à cultiver. Les fleurs d'*A. compressa* et d'*A. Schelliana* ont des lemmas bruns dans leur partie inférieure, mais ce caractère ne se retrouve pas chez tous les hybrides, certains ayant des lemmas plutôt beiges et pâles. C'est peut-être une question de maturité. D'autre part, les axes floraux sont pubescents comme ceux d'*A. Schelliana,* à l'inverse de ceux d'*A. compressa.*

Le second croisement de cette série, celui d'*A. compressa* par *A. bromoides* a été tenté pour savoir si la parenté d'*A. bromoides* avec *A. sulcata,* mise en évidence dans le croisement 13, tiendrait encore si on substituait à l'*A. sulcata* son vicariant est-européen, *A. compressa.* Les résultats de ce croisement ont été très positifs par le nombre surprenant de graines obtenues (34 pour 78 fleurs), mais leur viabilité s'est révélée assez faible. Huit d'entre elles seulement ont germé, sur agar, et trois ont finalement survécu. L'étude cytologique d'une de ces plantes (C-80-26 A) révèle

---

Fig. 5. Coupes transversales de feuilles : a) *Avenula sulcata,* b) *A. bromoides,* c) hybride A. sulcata × *A. bromoides,* à plus grande échelle que les parents.

Fig. 6. Métaphase I chez l'hybride *A. sulcata* × *A. bromoides* (1 IV, 3 II, 4 I).

Fig. 7. Mitose de racine, $2n = 21 + 1B$, chez léhybride *A. bromoides* × *A. albinervis.*

Fig. 8. Métaphase I chez l'hybride *A. bromoides* × *A. albinervis* (5 III, 1 II, 3 I et 1B).

Fig. 9. Mitose de racine, $2n = 14 + 1B$, chez l'hybride *A. Schelliana* × *A. compressa.* Une flèche indique le chromosome hétérobrachial hérité d'*A. compressa,* l'autre un chromosome B.

Fig. 10. Métaphase I chez l'hybride *A. Schelliana* × *A. compressa* (1 III, 2 II, 7 I et 1 B).

Fig. 11. Mitose de racine $2n = 14$, chez l'hybride *A. compressa* × *A. bromoides.* La flèche indique le chromosome hétérobrachial hérité d'*A. compressa.*

L'échelle de 10 microns concerne uniquement les dessins de chromosomes.

qu'elle possède $2n = 14$ chromosomes, tel qu'attendu (fig. 11), dont l'un est hérérobrachial et provient d'*A. compressa.* Le feuillage ressemble extérieurement à celui d'*A. compressa,* mais son anatomie est celle d'*A. bromoides* par absence de travées de sclérenchyme vis-à-vis des faisceaux vasculaires. Aucune des plantes obtenues n'a encore fleuri.

CONCLUSIONS

Les 16 croisements dont les résultats viennent d'être exposés montrent que «l'affaire» des avoines vivaces continue de s'avérer passionnante et instructive par ses rebondissements prévus et imprévus. Du côté des *Helictotrichon,* la mise en évidence de liens de parenté entre l'*H. cantabricum* et le complexe *filifolium-sarracenorum* n'est peut-être pas très surprenante, mais la découverte d'affinités, apparemment plus grandes encore, entre l'*H. sarracenorum* diploïde et l'*H. convolutum* ouvre de vastes perspectives : l'*H. sarracenorum* et l'*H. convolutum* sont-ils les témoins d'une souche primitive ayant donné naissance à une grande partie des *Helictotrichon* actuels ? On peut continuer d'y réfléchir.

Chez les *Avenula,* on en arrive à des conclusions du même genre : les espèces diploïdes *A. bromoides* et *A. sulcata,* qui paraissent s'hybrider avec une facilité étonnante (malgré leurs différences morphologiques), semblent avoir joué un rôle central et capital dans l'évolution des *Avenula* en engendrant chacun une lignée distincte d'autopolyploïdes (races à $2n = 28$, 42 d'*A. bromoides* et d'*A. albinervis*) et en donnant naissance par allopolyploïdie apparemment, à tout le complexe *vasconica-pratensis.* D'autre part, l'*A. sulcata* et l'*A. bromoides* ont des ramifications vers l'est par leurs affinités avec l'*A. compressa,* lui-même apparenté à l'*A. Schelliana* encore plus oriental, comme les croisements effectués l'ont montré. L'*A. Hookeri* ouest-américain est probablement aussi à inclure dans ce complexe tournant autour d'un modèle fondamental qu'on peut appeler type *sulcata, compressa* ou autre.

Notons pour terminer qu'il ne semble pas approprié, vue la complexité de l'ensemble *sulcata-bromoides-pratensis,* d'y décrire de nouveaux taxons, comme on le fait, en s'appuyant sur des spécimens dont on ne connaît pas les caractères cytologiques. Cela compliquera plus tard la situation.

Remerciements.

Ce travail a été rendu possible par la bienveillance des autorités du Ministère de l'agriculture du Québec, que nous remercions. Il n'aurait pas été réalisable non plus sans le concours de ceux qui nous ont donné des plantes vivantes ou des graines, en particulier le Dr Philippe Küpfer envers

qui nous sommes très reconnaissant. D'autre part, nous avons eu l'aide estivale d'étudiantes, Marie-Claude Richer, France Lefebvre, Michèle Moisan et la collaboration occasionnelle de Mme Louise Guay et de Mme Nicole Bédard qui a dactylographié le manuscrit ; nous les remercions sincèrement. M. le professeur Claude Favarger, enfin, nous a toujours encouragé de près ou de loin dans nos travaux et nous lui en gardons beaucoup de gratitude.

Résumé

Ce travail rapporte les résultats de 16 croisements interspécifiques réalisés à l'intérieur des genres *Helictotrichon* et *Avenula.* Quelques-uns se sont révélés négatifs, d'autres ont produit des graines non viables mais 6 d'entre eux ont donné naissance à des hybrides. Chez les *Helictotrichon,* les essais effectués révèlent des liens de parenté inattendus entre l'*H. cantabricum* et le complexe *filifolium-sarracenorum* et surtout entre l'*H. sarracenorum* diploïde et l'*H. convolutum* de la Méditerranée centrale. Chez les *Avenula,* l'hybridation d'*A. sulcata* par *A. bromoides,* d'*A. bromoides* par *A. albinervis* et la mise en lumière de certaines affinités *albinervis-pratensis* et *sulcata-pratensis* s'accordent à indiquer une origine probable d'*A. pratensis* par allopolyploïdie. Ces croisements et ceux qui ont été rapportés antérieurement (GERVAIS 1973*a*) démontrent en effet que les groupes *sulcata* et *bromoides* sont apparentés tout en ayant chacun des liens plus ou moins étroits avec l'*A. pratensis.* D'autre part, le croisement d'un *A. Schelliana* asiatique par un *A. compressa* hongrois (hybridé déjà avec l'*A. sulcata*) montre que ces trois taxons se rattachent à une même souche. L'*A. bromoides* lui-même peut se croiser à l'*A. compressa* (comme aux *A. sulcata* et *albinervis*) et trouve place dans l'ensemble.

Summary

This paper reports the results of 16 interspecific crosses carried out within the genera *Helictotrichon* and *Avenula.* Some were negative, others resulted in seeds which were not viable but 6 of them have given rise to hybrids. In the genus *Helictotrichon,* the hybridizations show unexpected relationships between *H. cantabricum* and the *sarracenorum-filifolium* complex and between the diploid *H. sarracenorum* and the central Mediterranean *H. convolutum.* In the genus *Avenula,* the hybridization of *A. sulcata* by *A. bromoides, A. bromoides* by *A. albinervis* and the detection of remote connections between *A. albinervis* and *A. pratensis, A. sulcata* and *A. pratensis* add up to indicate that *A. pratensis* is probably an allopolyploid. These crosses and those which have been reported before (GERVAIS 1973*a*) demonstrate indeed that the *sulcata* and the *bromoides* groups are connected while they both have more or less close relationships with *A. pratensis.* Furthermore, the hybridization of an asiatic *A. Schelliana* with an *A. compressa* from Hungary (*A. compressa* has been previously crossed also with *A. sulcata*) shows that these three taxa belong to the same lineage. *A. bromoides* can also be crossed to *A. compressa* (as to *A. sulcata* and *A. albinervis*) and is linked with the group.

BIBLIOGRAPHIE

GERVAIS, C. — (1966). Nombres chromosomiques chez quelques graminées alpines. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 89 : 87-100.

— (1968*a*). Notes de cytotaxonomie sur quelques *Avena* vivaces. *Ibid.* 91 : 105-117.

— (1968 *b*). Sur un critère anatomique nouveau utilisable dans la taxinomie des avoines vivaces. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 78 : 369-372.

— (1972). Nouvelles déterminations de nombres chromosomiques chez les avoines vivaces. I. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 95 : 57-61

— (1973 *a*). Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des avoines vivaces (genres *Helictotrichon* Bess. et *Avenochloa* Holub). *Mém. Soc. helv. Sci. nat.* 88 : 1-166, 1-56.

— (1973 *b*). Nouvelles déterminations de nombres chromosomiques chez les avoines vivaces. II. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 96 : 81-87.

— (1977). Essais d'hybridation chez les avoines vivaces espagnoles (genre *Helictotrichon* Bess.) du complexe *filifolium-sarracenorum. Ibid.* 100 : 137-142.

HSÜ, K. J., MONTADERT, L., BERNOULLI, D., CITA, M. B., ERIKSON, A., GARRISON, R. E., KIDD, R.B., MÈLIERÉS, F., MÜLLER, C. and WRIGHT, R. — (1977). History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature* 267 : 399-403.

SAINT-YVES, A. — (1931). Contribution à l'étude des *Avena* sect. *Avenastrum* (Eurasie et région méditerranéenne). *Candollea* 4 : 353-504.