

SUR LA TRANSMISSION PAR HÉRÉDITÉ DANS LES ESPÈCES HÉTÉROMORPHES

PAR

C. RAUNKIÆR

EN L'ABSENCE DE L'AUTEUR, RETENU AUX ANTILLES PAR DES ÉTUDES BOTANIQUES,
CETTE NOTE A ÉTÉ PRÉSENTÉE PAR M. E. WARMING DANS LA SÉANCE
DU 1^{ER} DÉCEMBRE 1905

J'entends ici par hétéromorphisme le développement d'individus de forme différente nés par la voie de la reproduction sexuelle des mêmes parents et par conséquent dans une même espèce (sensu strictissimo), dans les cas où la diversité des individus n'est pas déterminée directement par des causes extérieures, mais due à des causes internes. Citons, à titre d'exemples, la production d'individus mâles ou femelles dans des espèces dioïques, d'individus femelles ou hermaphrodites dans des espèces gyno-dioïques, d'individus à styles longs ou courts dans les espèces hétérostylées etc. L'hétéromorphisme ainsi entendu n'a donc rien de commun avec les variations transmissibles par hérédité que l'on connaît dans certaines espèces admises comme telles; il n'a rien à voir non plus avec les différences qui se produisent d'une génération à une autre dans les plantes qui présentent une alternance régulière de générations.

Il y a plusieurs années, j'ai entrepris, dans la nature, une série de recherches sur l'hétéromorphisme tel que je viens de le définir, en vue d'établir le rapport numérique des différentes formes que présentent les espèces hétéromorphes. Mes recherches ont été interrompues à diverses reprises.

Je me suis proposé d'abord de déterminer si les différentes formes des plantes dioïques, gyno-dioïques, espèces hétérostylées, etc. sont ou non déterminées par le milieu ambiant.

Dans ce but je me suis efforcé d'établir, pour les diverses espèces, les nombres proportionnels de leurs formes, observées dans des localités aussi différentes que possible. Il semble résulter des recherches en question que la diversité des formes n'est pas provoquée par les conditions extérieures.

Toutefois j'ai continué cette recherche statistique afin de réunir des données sur lesquelles je puisse baser des essais de culture en vue de découvrir les causes, directes ou indirectes, qui déterminent la forme de chaque individu. Les expériences entreprises par moi dans ce but sur des plantes dioïques¹, n'ont pas donné de résultats positifs, non plus que celles entreprises par d'autres naturalistes, surtout par M. STRASBURGER².

J'ai ensuite essayé de déterminer à l'aide d'autres essais de culture dans quelle mesure les différences qui caractérisent les diverses formes des espèces hétéromorphes sont héréditairement transmissibles, si par exemple dans les gyno-dioïques le rapport numérique entre les individus hermaphrodites et les individus femelles est le même dans les individus nés d'individus femelles fécondés par le pollen d'individus hermaphrodites que dans ceux qui sont issus d'individus hermaphrodites, et si les descendants d'individus dolichostylés pollinisés par d'autres individus dolichostylés présentent la même proportion de dolichostylés et de brachystylés que les descendants d'individus dolichostylés pollinisés par des individus brachystylés, etc.

Je vais donner ici le résultat de trois essais, les seuls que j'aie pu jusqu'ici mener à bien.

I. Plantes hétérostylées.

Des recherches faites dans la nature sur le rapport numérique entre individus dolichostylés et brachystylés dans les espèces hétérostylées croissant en Danemark ont donné le résultat suivant :

¹ Voir Botanisk Tidsskrift. Bd. 26, 1905, p. LXXXVI.

² Biolog. Centralbl., 1900.

		Nombre des individus	Dolichostylés %	Brachystylés %
<i>Primula officinalis</i>	Séeland	934	46.4	53.6
" <i>elatior</i>	"	3465	50	50
" <i>farinosa</i>	"	320	50.9	49.1
<i>Menyanthes trifoliata</i>	Fanø; environs de Varde	2500	50	50*
<i>Pulmonaria officinalis</i> var. <i>obscura</i>	Séeland	1447	53.8	46.2
<i>Polygonum fagopyrum</i>	Environs de Varde	1078	51.8	48.2

Le tableau ci-dessus montre qu'en somme les deux catégories d'individus ont été sensiblement égales et que leur proportion ne varie pas d'une manière appréciable d'une contrée à l'autre.

Essai sur *Primula officinalis*. Quelques individus mis en pots et placés dans une serre en 1901, ont été pollinisés artificiellement, en 1902, des trois manières suivantes:

- a, des individus brachystylés ont été pollinisés par des individus brachystylés;
- b, des individus brachystylés ont été pollinisés par des individus dolichostylés;
- c, des individus dolichostylés ont été pollinisés par d'autres dolichostylés.

Les graines obtenues de ces plantes n'ont été semées qu'en 1903; elles ont fleuri en 1905. Voici le résultat obtenu:

Combinaison des formes	Individus obtenus	Nombre absolu des individus		Proportion pour cent	
		dolichost.	brachyst.	dolichost.	brachyst.
a. brachyst. poll. par brachyst.	8	3	5	37.5	62.5
b. brachyst. " " dolichost.	67	30	37	44.8	55.2
c. dolichost. " " dolichost.	23	22	1	95.7	4.3

Le nombre des individus appartenant à la catégorie a est trop faible pour qu'on en puisse tirer des conclusions. Les expériences comprises sous b et c montrent que le rapport numérique des dolichostylés et des brachystylés n'est pas constant; il dépend de la combinaison des formes, puisque

* On a compris dans ce nombre proportionnel 31 individus dont les étamines étaient courtes aussi bien que les styles.

les unions légitimes, c'est-à-dire les individus brachystylés fécondés par des individus dolichostylés (*b*), (et probablement aussi les dolichostylés fécondés par les brachystylés) donnent une postérité où les deux formes sont représentées par des nombres d'individus à peu près égaux, ce qui est d'ailleurs le rapport constaté dans la nature. Les individus dolichostylés fécondés par d'autres individus dolichostylés (expérience *c*) produisent des plantes presque exclusivement dolichostylées. De même on obtiendrait probablement, d'individus brachystylés fécondés par d'autres brachystylés, une majorité de plantes brachystylées.

Ce petit essai sur *Primula officinalis* aboutit donc au même résultat qu'avait obtenu M. HILDEBRAND¹, en 1864, par des expériences semblables sur *Primula sinensis*; je suppose que toutes les espèces hétérostylées se comportent de même sous ce rapport, mais il serait à désirer qu'on connût les résultats d'un plus grand nombre d'essais, et surtout d'essais faits sur des espèces appartenant à d'autres genres.

II. Essai sur des plantes gyno-dioïques.

Mes recherches sur les espèces hétérostylées du Danemark ont donné ce résultat que le rapport numérique entre les individus dolichostylés et les individus brachystylés d'une même espèce est essentiellement le même partout; l'explication nous en est donnée par les expériences ci-dessus. La proportion des deux catégories est déterminée, non par des conditions du milieu extérieur, mais par la combinaison sexuelle des individus des deux formes différentes; les unions légitimes donnent, en somme, un nombre égal d'individus des deux catégories et les résultats des deux sortes d'unions illégitimes se balancent à peu près, de sorte que nous obtenons un total d'individus également répartis entre les deux formes.

¹ HILDEBRAND, F.: Experimente über den Dimorphismus von *Linum perenne* und *Primula sinensis*. Bot. Zeit., 1864, p. 1—5.

Il en est autrement si nous considérons les plantes au point de vue de la gyno-diœcie. — Des recherches statistiques, faites dans la nature, sur le rapport numérique des individus hermaphrodites et des individus femelles des diverses espèces montrent qu'en règle générale les individus hermaphrodites l'emportent de beaucoup sur les individus femelles; elles nous montrent également que ce rapport varie avec les espèces¹ et dans une même espèce, avec les localités où nous la rencontrons. Sur 1292 individus de *Knautia arvensis* observés dans le Jutland occidental il ne s'en est trouvé que 11 pour 100 qui fussent femelles, tandis que sur 200 individus observés dans un champ voisin de la forêt de JONSTRUP VANG (île de Séeland) la proportion des femelles s'est élevée à 34 pour 100. A l'encontre d'une opinion que je crois assez répandue, les observations recueillies par moi dans la nature ne semblaient pas indiquer une relation de cause à effet entre les conditions extérieures et les différences que je viens de signaler; il résulte des essais, dont je vais rendre compte, que la prépondérance numérique de l'une des deux formes sur l'autre est déterminée par des causes héréditaires et qu'elle dépend du mode de la combinaison sexuelle.

A. Essai sur *Thymus vulgaris*. Pour savoir si la combinaison des individus hermaphrodites fécondés par hermaphrodites ou femelles fécondées par hermaphrodites exerce quelque influence sur le nombre proportionnel d'individus hermaphrodites ou femelles qui en naissent, j'avais commencé en 1903 une série d'expériences sur des plantes gyno-dioïques. Je semai séparément des graines provenant d'individus hermaphrodites et d'individus femelles du *Thymus vulgaris*; 53 individus fleurirent en 1904 et bien que l'essai ne fût pas encore achevé, j'ai publié, à propos d'un mémoire de M. CORRENS²,

¹ RAUNKJER, C.: Botan. Tidsskrift. Bd. 26, 1905, p. LXXXVIII.

² CORRENS: Experimentelle Untersuchungen über Gynodioëcie; Ber. deuts. bot. Ges. 1904, p. 506.

qui traitait de recherches semblables sur la gyno-diœcie dans *Satureia hortensis* et *Silene inflata*, un compte-rendu succinct du résultat tel qu'il se manifestait à ce moment¹. En 1905 les individus en expérience fleurirent tous; les matériaux acquis par l'essai en question se trouvent par conséquent augmentés.

Le *Thymus vulgaris* présente plusieurs formes différant entre elles par la taille des fleurs et le degré de développement atteint par les étamines. Comme c'est ordinairement le cas, la corolle est plus développée dans les fleurs hermaphrodites que dans les fleurs femelles où elle atteint d'ailleurs des dimensions très variées; quant au développement des étamines, il varie beaucoup dans les fleurs femelles. Je distinguerai dans les matériaux recueillis par moi les formes suivantes:

- A. Individus à fleurs hermaphrodites: corolles bien développées; étamines fertiles, dépassant la gorge de la fleur.
- B. Individus femelles à corolles plus petites, variables suivant les individus; étamines stériles, souvent rudimentaires. Nous distinguerons trois subdivisions:
 - a. Les anthères ne dépassent pas la gorge de la corolle; elles sont relativement grandes, blanches.
 - b. Les anthères ne dépassent pas la gorge; elles sont très petites.
 - c. Les anthères sont nulles ou rudimentaires, à filet très court, et ne dépassent pas la partie inférieure du tube de la corolle.

Les lettres par lesquelles nous venons de désigner les divers groupes de fleurs sont employées avec la même signification dans le tableau ci-dessous qui donne le résultat de l'essai. D'après ce tableau, la presque totalité (95,4 %) des individus produits par des individus femelles est femelle, tandis que les individus provenant d'individus hermaphrodites sont,

¹ Voir Bot. Tidsskrift, Bd. 26, 1905, p. LXXXVIII.

Plantes mères	Plantes obtenues							
	Nombre des individus	A ♂	B ♀			Total B ♀	% ₀	
			a	b	c		♂	♀
♂	60	21	10	4	25	39	35	65
♀	44	2	7	28	7	42	4.6	95.4

soit hermaphrodites (35 %), soit femelles (65 %); cette prédominance des individus femelles est assez curieuse.

Il faudrait constater par de nouvelles expériences si les plantes femelles dont les mères, grand-mères, etc. étaient également femelles ont une plus forte proportion de descendantes femelles que les plantes nées de mères, grand-mères, etc. hermaphrodites, et réciproquement, si les plantes hermaphrodites issues d'une ascendance exclusivement hermaphrodite auront une postérité plus riche en individus hermaphrodites que ne le sera celle des plantes hermaphrodites qui descendent en ligne directe de plantes femelles. En cas de réponse affirmative, il faudrait rechercher si le nombre des générations comprises dans une pareille ascendance maternelle, femelle ou hermaphrodite, a quelque importance pour le caractère respectivement hermaphrodite ou femelle des descendants.

B. Essai sur *Knautia arvensis*. Les graines de 10 individus divers de cette espèce (dont 4 hermaphrodites et 6 femelles; voir les nos 1—4 et 5—10 du tableau ci-dessous) ont été récoltées, en 1904, et semées séparément dans des pots à fleurs, de sorte que chaque pot ne contient que les graines produites par une seule plante mère. Les jeunes plantes provenant des graines en question furent mises de même dans des compartiments de plate-bande séparés; 352 de ces plantes fleurirent en 1905 et donnèrent le résultat suivant:

Plantes mères		Plantes obtenues			
Nos	Sexe	Individus ayant fleuri	♂ ♀	♀	Formes inter- médiaires gyno- monoïques
1	♂ ♀	41	36	5	
2	"	17	16	1	
3	"	8	8		
4	"	14	13	1	
	au total	80	73	7	
	%		91.25	8.75	
5	♀	47	18	17	12
6	"	82	5	73	4
7	"	79	16	49	14
8	"	26	1	24	1
9	"	32	3	29	
10	"	6	1	5	
	au total	272	44	197	31
	%		16.2	72.4	11.4

Nous voyons donc que dans cette espèce les individus nés de plantes mères hermaphrodites sont presque toujours hermaphrodites, tandis que, des individus provenant de plantes femelles fécondées par des plantes hermaphrodites, la plupart sont femelles, quelques-unes (16 % environ) hermaphrodites et un certain nombre (11 % environ) gyno-monoïques. Ces derniers représentent par les dimensions de leur corolle et par le développement atteint par les étamines des stades variés, intermédiaires entre la forme hermaphrodite et la forme femelle. En rapportant ces individus gyno-monoïques à la forme hermaphrodite avec laquelle elles ont le plus de ressemblance, nous obtenons pour les individus nés de plantes femelles une proportion de $\frac{1}{4}$ environ d'hermaphrodites sur $\frac{3}{4}$ de femelles.

D'après le même tableau, le rapport numérique entre les

individus hermaphrodites et les individus femelles nés d'une seule et même plante femelle varie beaucoup d'une plante à l'autre; les numéros 5 et 7 ont donné par exemple, respectivement 36 et 62 p. 100 de femelles, tandis que le numéro 6 en a donné 89 p. 100; il faudrait rechercher si cet écart est dû à l'intervention d'aïeux hermaphrodites ou femelles, respectivement, dans la ou les générations précédentes.

Par des essais où toute pollinisation avait été supprimée, je me suis assuré que nous n'avons pas affaire ici à des cas d'apogamie; les inflorescences isolées sont toutes demeurées stériles.