Sur les causes d'une disjonction non typique des hybrides du genre *Aquilegia*.

Par

MARJA SKALIŃSKA.

Les croisements entre les différentes espèces du même genre produisent en général des types nouveaux, qui apparaissent dans la descendance des hybrides à la suite d'une disjonction mendélienne. Plus les plantes parentes diffèrent entre elles, plus de types nouveaux apparaît dans la progéniture des hybrides. Donc, si l'on emploie pour le croisement les plantes qui appartiennent à de différents groupes d'un genre, on a des chances d'obtenir de nombreuses formes nouvelles.

Cependant dans ces cas, où l'on prend pour les croisements des espèces éloignées, on constate souvent que les plantes de la première génération des hybrides sont complètement ou bien partiellement stériles. La disjonction mendélienne, qui a lieu dans la descendance des hybrides partiellement stériles, est difficile à analyser, car on ne peut pas toujours résoudre la question, pourquoi certaines nouvelles combinaisons de caractères n'apparaissent point dans la disjonction. Est-ce la stérilité partielle, qui est la cause de ce phénomène, ou bien existe-t-il une liaison (linkage) entre certains facteurs?

Certaines irrégularités que l'on constate dans la disjonction des hybrides partiellement stériles ne se laissent pas toujours expliquer au moyen du „linkage“. Dans de nombreux cas, on devrait plutôt supposer que les nombres classiques de la disjonction se trouvent troublés à cause d'un processus d'élimination de certaines gamètes ainsi que de zygotes. Dans les plantes partiellement stériles de la F_1 une partie de grains de pollen, ainsi qu'un certain nombre d'ovules subissent une dégénération. On ne peut admettre à priori que

cette dégénération touche au même degré tous les types génétiques. Au contraire, il est bien plus probable que certains d'entre eux sont abortifs justement à cause de leur constitution génétique. Certains botanistes ont constaté pour les différentes plantes partiellement stériles que l'avortement du pollen n'a lieu qu'après la division réductrice, c-à-d. quand la constitution génétique de la microspore est déterminée [Geerts 1909 (8)]. Outre ces cas, on constate aussi parfois que le développement de certaines zygotes déjà formées se trouve interrompu. Donc certains génotypes se trouvent éliminés à divers stades, ce qui contribue à la stérilité partielle des hybrides. Par conséquent, nous ne sommes nullement autorisés à supposer que tous les types sont représentés dans la progéniture d'une plante partiellement stérile, bien que sa fertilité soit moindre. Au contraire, on peut supposer que certains types seront éliminés. Donc lorsqu'on trouve dans les plantes F_2 certains caractères morphologiques toujours réunis, comme dans les types parents, ce phénomène peut avoir sa cause aussi bien dans un „linkage“, que dans l'élimination de types, présentant des combinaisons nouvelles de caractères.

Dans mon travail, je présente les résultats de mes recherches sur les hybrides partiellement stériles entre deux espèces du genre *Aquilegia*, notamment entre *A. vulgaris* L. et *A. chrysantha* A. Gr. La disjonction dans la deuxième génération de ces hybrides présente un phénomène peu répandu et intéressant au point de vue de la génétique: on constate des différences dans la descendance des deux hybrides réciproques. Le but de mon travail était d'élucider les causes de cette disjonction non typique dans la progéniture des plantes qui présentaient un haut degré de stérilité.

Dans les différentes espèces, ainsi que dans les races cultivées de l'*Aquilegia* (5, 17, 18, 23), on observe une certaine corrélation entre la coloration et la forme de la fleur.

Les espèces du genre *Aquilegia* (5) forment deux grands groupes par rapport à la forme des éperons. Le premier groupe présente des pétales à éperons courts, fortement recourbés en hameçon, tandis que le deuxième (*Longicornes*) a des éperons allongés, droits ou bien arqués légèrement au sommet.

Les couleurs des fleurs du premier groupe sont les suivantes: violette (*A. vulgaris* L. — Europe), rouge-violet (*A. atrata* Koch — Europe), bleue (*A. Wittmanniana* — Caucase), rose (*A. vulgaris* L.), blanche (*A. nivea* Bmg. — Europe, *A. flabellata* Sieb. et Zucc. — Japon).

Les fleurs du second groupe sont souvent bicolores et présentent les couleurs suivantes: jaune (*A. chrysantha* Asa Gray — Amérique Centrale), orangé-jaune et rouge-jaune (*A. truncata* Fisch. et Mey, *A. californica*), rouge-vert (*Aq. Skinnerii* Hook. — Guatemala), rouge-carmin (*A. formosa* Fisch.), bleue (*A. coerulea* Jam.), bleu violet (*A. pyrenaica* D. C.), rose (*A. coerulea* fl. roseo hort), blanche (*A. chrysantha* var. *alba*, *A. coerulea* var. *alba* etc.).

On voit que les couleurs bleue, rose, blanche, bleu-violet peuvent être liées aussi bien à un éperon droit que recourbé, tandis que la couleur rouge-violet se trouve toujours réunie à un éperon recourbé; au contraire, les fleurs à couleurs jaune, orangé et écarlate des ancolies américaines présentent toujours des éperons droits, plus ou moins longs. Ces rapports m'ont amenée à analyser, si les caractères des formes et des couleurs sont transmis indépendamment les uns des autres, l'isolation territoriale de ces groupes étant la cause de l'absence de certains types; ou bien s'il existe une corrélation génétique entre la forme et la couleur des fleurs des espèces mentionnées ci-dessus.

Mes études furent inaugurées par des croisements entre les représentants des deux groupes qui diffèrent quant à la forme des éperons. Je présente ici les résultats obtenus par deux croisements réciproques entre *A. vulgaris* à fleurs violettes avec éperons fortement recourbés et *A. chrysantha*, à fleurs jaunes avec des éperons droits et longs. Si les facteurs des couleurs et des formes des fleurs sont transmis indépendamment les uns des autres, il devrait apparaître, dans la disjonction de la deuxième génération d'hybrides, les nouvelles combinaisons, c'est-à-dire des plantes à fleurs jaunes avec des éperons recourbés, ainsi que des plantes à fleurs violettes avec des éperons droits.

Description des types parents.

Aquilegia vulgaris L. a des fleurs violettes (Code de couleurs de Klinksieck et Valette, Nr. 552). Des coupes examinées au microscope permettent de constater que cette coloration est due à la présence d'une anthocyanine dans les cellules de l'épiderme ainsi que du mésophylle. Le plus souvent l'anthocyanine est dissoute dans le suc cellulaire; dans certaines cellules sa couleur est violette, dans d'autres — d'un rouge violet clair; on rencontre aussi, à côté des premières, des cellules sans suc pigmenté. Parfois l'anthocyanine apparaît sous forme de fin résidu bleu violet. Outre l'anthocyanine les fleurs ne contiennent nul autre pigment. Les pétales possèdent

des éperons courts fortement recourbés (Fig. 7 a). La longueur totale de ces pétales comporte 2·8—3·0 cm, la longueur de l'éperon est de 1·8 cm, celle de la lame du pétale 1·2 cm.

Aquilegia chrysantha Asa Gray possède des fleurs jaunes, dont la couleur est due à la présence de nombreux chromoplastes jaunes dans les cellules de l'épiderme de la surface supérieure, ainsi que dans deux couches des cellules du mésophylle. La couche spongieuse et l'épiderme inférieur possèdent aussi des chromoplastes, mais en nombre plus restreint. La pigment jaune des chromoplastes est une sorte de carotène (xanthophylle). Sous l'action de l'acide sulfurique concentré les chromoplastes prennent une coloration bleue. Cette réaction prouve, selon Rother (21), la présence d'un pigment du groupe de carotène. Outre ce pigment, on trouve dans l'épiderme des lames des pétales un autre pigment jaune — peut être l'anthochlore; d'après Molisch (15) l'anthochlore n'apparaît en général que dans l'épiderme des pétales, tandis que la carotène se trouve aussi bien dans l'épiderme que dans le mésophylle; donc ces deux pigments peuvent apparaître dans la même cellule à côté l'un de l'autre, comme on le voit dans l'épiderme d'*Aquilegia chrysantha*. Les éperons de cette espèce sont droits et très longs. La longueur totale du pétale comporte 6·0—6·5 cm; la longueur de l'éperon est de 4·7—5·0 cm, celle de la lame du pétale comporte 1·3—1·5 cm (Fig. 7 b).

Première génération des hybrides.

Les croisements entre les espèces du genre *Aquilegia* réussissent en général, même lorsqu'on croise entre elles les espèces appartenant à deux différents groupes du genre mentionnés ci-dessus. A la suite du croisement d'*Aquilegia vulgaris* avec *A. chrysantha* on obtient des follicules développés normalement avec des semences qui germent facilement.

La première génération des hybrides des deux croisements réciproques représente des plantes plus grandes et plus vigoureuses que les formes parentes. De même le nombre des fleurs se trouve augmenté considérablement. Ce phénomène de l'hétéroïse a été déjà remarqué par Gaertner (7) pour certains hybrides d'*Aquilegia*. Focke (6) a constaté le même phénomène. Les plantes de la première génération des hybrides étaient partiellement stériles. Leur pollen contient de nombreux grains avortés. La présence du pollen abortif chez les hybrides prouve qu'environ 50 p. 100 de microspores subissent une élimination après la division réductrice. Ce fait

parle en faveur de la supposition que la dégénération de ces grains est une conséquence de leur constitution génétique. On trouve de même un nombre considérable d'ovules qui sont incapables de se développer.

Certains auteurs ont constaté des phénomènes analogues pour d'autres plantes. Tischler (22) a étudié le développement et l'avortement du sac embryonnaire des hybrides de *Mirabilis*, tandis que les recherches de Geerts (8) se rapportent à *Oenothera Lamarckiana*. Cet auteur a démontré que certains ovules ne se développaient guère, à cause de l'absence du sac embryonnaire dans le nucelle, et non à cause d'un manque de fécondation. Quant aux hybrides d'*Aquilegia*, dans la plupart de cas, le non-développement des ovules n'a pas sa cause dans un manque de fécondation. Les fleurs des hybrides en question furent pollinisées très soigneusement et dans les conditions les plus favorables pendant quatre saisons (en 1923, 1924, 1925 et 1926); malgré cela les follicules ne contenaient toujours qu'un nombre restreint de semences. Une proportion assez considérable de pollen stérile n'est pas une cause suffisante pour expliquer ce phénomène. Donc la supposition la plus probable est que les ovules, comme les grains de pollen, les macrospores comme les microspores, subissent une élimination aussitôt leur constitution génétique établie. Il est possible que les spores qui présentent la combinaison du plasma de la plante maternelle avec les chromosomes de la plante paternelle subissent une dégénération à cause d'une discordance dans leur constitution.

Afin de pouvoir définir, quelle était la proportion des ovules fertiles dans les ovaires, j'ai étudié les jeunes follicules de la manière suivante: un certain nombre de fleurs des hybrides furent laissées sans isolation et pollinisées par les insectes non seulement avec leur propre pollen, mais aussi avec le pollen normal des plantes parentes. Ensuite les jeunes follicules furent ouverts et examinés à l'aide d'une loupe et le nombre d'ovules fertiles et stériles fut déterminé. Bien que les fleurs eussent été pollinisées avec le pollen fertile des parents, on ne trouva dans les jeunes fruits qu'une proportion restreinte de semences qui se développaient normalement. On trouva aussi des ovules qui commençaient à se développer, mais dont le développement se trouva interrompu par la suite. La plupart d'ovules resta sans se développer. Le nombre total d'ovules, dont le développement est normal et de ceux dont le développement se trouve interrompu, donne approximativement le nombre général d'ovules fertiles. Ce nombre n'est peut-être pas complet, car (outre quelques ovules

non fécondés) il est possible que le développement de certains embryons ait été interrompu et ait subi une dégénération à un stade si jeune, qu'il a été impossible de les distinguer des ovules avortés sans microscope.

Dans les tables I et II on trouve les données qui concernent le nombre d'ovules fertiles et stériles pour deux plantes de deux croisements réciproques. Le nombre d'ovules fertiles varie dans les follicules d'une plante d'*A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha* de 7.3% jusqu'à 20.4% (Table I). Dans le croisement réciproque (*A. chrysantha* $\times$ *A. vulgaris*), la proportion d'ovules fertiles ne comporte que 4.9% à 18.0% (Table II). En examinant les follicules d'*A. vulgaris*, je n'ai trouvé que 2% d'ovules qui restaient sans se développer, tandis que 98% donnaient des semences normales. Pour *A. chrysantha* le nombre de semences normales qui se développent dans les follicules est relativement plus restreint. Il varie entre 50% et 70%. Dans les follicules des plantes génératrices on n'observe jamais la présence d'embryons dont le développement serait interrompu, comme nous le voyons dans chaque fruit des hybrides en question. Un fruit normal d'*Aquilegia vulgaris*, composé de 5 follicules contient habituellement 140—150 semences, celui d'*Aquilegia chrysantha* n'en contient que 70—100, bien que le nombre total des ovules soit le même dans ces deux espèces. J'ai constaté que les hybrides des différentes races d'*Aquilegia vulgaris* même d'*A. vulgaris flore pleno*, sont complètement fertiles. Aussi les hybrides d'*A. vulgaris* avec d'autres espèces à éperons courts et recourbés présentent un haut degré de fertilité. Au contraire, les hybrides entre les espèces de ce groupe et *A. chrysantha* sont toujours partiellement stériles, bien que le degré de stérilité varie selon les espèces croisées. Ainsi l'hybride F_1 entre *A. chrysantha* et *A. Witmanniana* offre le plus haut degré de fertilité. L'hybride F_1 entre *A. flabellata nana* et *A. chrysantha* a une fertilité plus faible, enfin les deux hybrides réciproques entre *A. vulgaris* et *A. chrysantha* sont les moins fertiles. Cette gradation de fertilité dans les différents croisements permet de comprendre que la stérilité partielle de la F_1 n'est pas tout simplement un caractère héréditaire, introduit dans les croisements par *A. chrysantha*, car dans ce cas tous les hybrides de cette espèce auraient le même degré de fertilité. Il est plus probable que les facteurs génétiques des deux espèces croisées s'influencent mutuellement, en se rencontrant dans une zygote.

Le processus d'élimination de certaines microspores et macrospores est la première cause d'une disjonction non typique dans la deuxième génération des hybrides. La seconde cause, c'est l'élimination

des jeunes zygotes à divers stades de leur développement. Notamment dans les jeunes fruits des hybrides on observe encore, outre les ovules avortés, des embryons dont le développement se trouve interrompu à de différents stades. Cela nous amène à supposer que les zygotes, comme les ovules et les grains de pollen, peuvent avoir une constitution génétique qui rend impossible leur développement. Bien que chacune des deux gamètes, qui ont formé ces zygotes, possède une constitution qui la rende apte à se développer, la constitution génétique de la zygote formée par ces gamètes ne lui donne pas la possibilité d'un développement normal. Par conséquent, c'est la constitution génétique de la zygote qui arrête son développement. On trouve ainsi des embryons avortés qui présentent toutes les formes de pas-

Fig. 5. Follicule ouvert de l'hybride *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha*, avec les semences normales et avortées et avec les ovules qui ne se sont pas développés.

sage entre les ovules avortés et les semences développées normalement (Fig. 5). La deuxième colonne verticale des tables I et II donne les nombres des embryons avortés, trouvés dans les follicules des hybrides.

Des phénomènes analogues de la dégénération des zygotes sont connus dans la littérature génétique. On n'a qu'à citer l'exemple classique de Morgan, concernant les facteurs léthaux zygotiques de *Drosophila*: les individus qui possèdent ces facteurs léthaux à l'état homozygote ne sont pas capables de se développer et meurent au stade de larves (16). Un autre exemple bien connu, qui fut décrit par Cuénot (3 et 4) en 1905, concerne les souris de couleur jaune dont il est impossible d'obtenir des individus homozygotes. Castle et Little (1) (1910) ont constaté que les homozygotes jaunes sont

formées, mais qu'elles subissent une dégénération. Les études embryologiques de Kirkham (10, 11) 1917, 1919) ainsi que celles de Ibsen et de Steigleder (9) 1917 ont démontré que le développement d'une partie d'embryons se trouve interrompu au stade de blastule. En général, on attribue cette influence interruptive aux facteurs léthaux zygotiques à l'état homozygote [Morgan (10), Mohr (14)]. Cependant, chez les hybrides entre deux espèces différentes on ne peut, à mon avis, attribuer une élimination de zygotes, aussi bien que celle de gamètes, aux facteurs léthaux. On devrait supposer plutôt, que, parmi tous les génotypes formés à la suite de la disjonction, certains d'entre eux présentent des combinaisons de facteurs qui ne s'harmonisent pas entre eux. La réunion de certains facteurs, introduits par les deux espèces génératrices dans la zygote, provoque une discordance, par laquelle le développement se trouve interrompu. Les zygotes qui cessent de se développer dans les premières phases ont dans leur constitution génétique cette discordance plus accentuée que celles dont le développement est interrompu à un stade plus avancé. Par suite de l'élimination de zygotes, certaines combinaisons ne seront pas représentées dans la disjonction de la deuxième génération.

Outre une élimination des embryons qui se produit avant la maturité des semences, certaines semences, normales d'apparence, présentent aussi des zygotes qui subissent une dégénération, car elles ne possèdent pas la faculté de germer; leur développement se trouve interrompu à un stade bien plus avancé. Le nombre total de semences, renfermé dans la neuvième colonne verticale des tables I et II contient donc aussi un nombre de zygotes, dont l'élimination ne se produit que vers la fin de la maturation des semences.

Renner (19) émet l'opinion que les embryons dont le développement se trouve interrompu et les semences qui n'ont pas la faculté de germer forment ensemble un grand groupe de jeunes zygotes qui sont éliminées, peu importe à quel stade cette élimination se produit.

„Jede Samenanlage, die sich von den zweifellos unentwickelten durch ihre Grösse deutlich abhebt, hat als befruchtet, als tauber Same zu gelten“ (p. 131).

„Sobald wir regelmässig einen Teil der Samen taub finden, müssen wir mit der Möglichkeit einer genotypisch bedingten Zygotenausschaltung rechnen und sobald wir einen Teil des Pollens und der Samenanlagen steril finden, müssen wir die Möglichkeit einer Eliminierung gewisser Gametentypen im Auge behalten (p. 149)“.

Ces derniers mots de Renner, qui se rapportent à ses observa-

tions sur les Oenothères, peuvent être appliqués exactement aux phénomènes que j'ai observés dans les hybrides d'*Aquilegia*. Ces phénomènes méritent une attention spéciale pendant l'analyse de la disjonction.

Observations sur la germination des semences.

La germination des semences fraîches des différentes espèces du genre *Aquilegia* dure de 10—20 jours. Parfois les graines des hybrides germent aussi vite que celles des formes génératrices, mais dans la plupart de cas la germination dure plus longtemps. Les premières semences des hybrides germent dans 12 jours, les dernières — dans deux mois ou même encore plus tard. Un certain nombre de graines des hybrides n'a pas la faculté de germer; probablement ce phénomène reste en rapport avec le processus d'élimination des zygotes possédant certaines constitutions génétiques et contribue à influencer sensiblement les rapports numériques dans la disjonction de la deuxième génération.

Les plantes de la première génération des hybrides *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha* ont fleuri pour la première fois au printemps 1923. Cette première génération était composée de 15 plantes, qui étaient parfaitement uniformes quant aux couleurs et à la forme des fleurs. Parmi ces plantes j'en ai isolé deux et j'ai obtenu dix fruits par voie d'autopollinisation rigoureuse. Si ces plantes avaient possédé une fertilité normale, on aurait obtenu de 10 fruits environ 1500 semences; à cause de la stérilité partielle je n'ai obtenu que 60 graines. Elles furent semées dans des pots au printemps 1924, mais la plupart n'ont pas germé et je n'ai obtenu totalement que douze plantes de la deuxième génération. Elles étaient uniformes quant à la couleur et la forme de leurs fleurs, notamment elles ressemblaient à la première génération des hybrides. En 1924, j'ai tâché encore une fois d'obtenir un plus grand nombre de semences des plantes F_1 . Après avoir exécuté la pollinisation, j'ai examiné les stigmates à l'aide d'une loupe pour contrôler, si le pollen y avait été déposé en abondance; plusieurs fois même la pollinisation fut répétée le lendemain. Malgré toutes ces précautions, les résultats n'étaient pas meilleurs: j'ai obtenu 23 fruits avec 200 graines environ, qui n'ont donné que 67 plantes en 1925. Leur germination durait de 3—5 semaines. Pendant la même saison, j'ai pollinisé les fleurs de deux plantes du croisement réciproque (*A. chrysantha* $\times$ *A. vulgaris*) et j'ai obtenu dix follicules avec un nombre restreint de graines (5 à 12 par fruit). Totalement j'ai obtenu environ 100 graines qui donnèrent 40 plantes.

En somme, j'ai constaté, dans les deux croisements réciproques, la présence d'un nombre considérable de graines qui n'avaient pas la faculté de germer. Pour analyser plus précisément les causes de ce phénomène, j'ai employé une méthode rapprochée de celle qu'Ernst (4) a appliquée pour faire germer les semences des primevères (*Primula auricula* et *P. hirsuta*). Cette méthode a une grande valeur, car elle donne la possibilité de contrôler chaque semence pendant une longue période de germination. Un détail très important dans la méthode d'Ernst, c'est que cet auteur obtient les meilleurs résultats, en donnant aux semences des primevères des conditions très rapprochées de leurs conditions naturelles. J'ai tâché également de créer pour les graines semées d'*Aquilegia* les conditions les plus favorables et en même temps les plus rapprochées de leurs conditions naturelles de germination.

Les semences d'*Aquilegia* mûrissent dans notre climat au mois de juin ou de juillet. Les follicules qui s'ouvrent laissent tomber les graines dans le sol humide, où elles peuvent germer en peu de temps après leur maturité. Pour répéter ces conditions naturelles du développement, j'ai semé les graines des hybrides au mois de juillet, peu de temps après leur récolte.

La germination avait lieu dans une serre dont la température comportait pendant la journée 24—29° C et pendant la nuit 16—20° C. Les semences germaient dans des terrines stérilisées en terre cuite poreuse. Le fond de chaque terrine était recouvert d'une couche de sable stérilisé pour mieux conserver l'humidité; cette couche de sable était recouverte de papier à filtrer humide, sur lequel étaient déposées les semences. Les terrines étaient enfoncées dans du sable humide et recouvertes avec du verre pour assurer aux semences germantes une humidité constante. Elles étaient arrosées à l'aide d'une pipette; puisque la germination durait plus de deux mois, il était nécessaire de changer plusieurs fois le sable et le papier à filtrer, car une couche d'algues se développait sur les cultures dans la serre.

La méthode de semer les graines dans des terrines a une grande importance pour l'observation de la germination des hybrides. Les jeunes plantules, qui se développent les premières, sont repiquées dans des pots, tandis que les semences dont la germination retarde restent dans les terrines dans des conditions favorables. Si, au contraire, les graines sont semées directement dans des pots remplis de terre, les premières plantes germantes qui développent en peu de temps leur feuillage et leurs racines, privent les plantules germant plus tard de la possibilité de se développer. Donc on n'obtient qu'un

nombre restreint de plantes, en perdant toutes les semences qui demandent une longue période de germination.

Toutes les semences d'un fruit étaient toujours semées séparément dans une terrine spéciale. Pour contrôler la germination, les semences furent examinées à l'aide d'une loupe dans des intervalles de trois jours et ces observations furent ensuite notées. Les jeunes plantules n'étaient pas rempotées immédiatement après leur germination, mais après trois ou quatre jours, lorsque la radicule atteignait une longueur d'un cm au moins. A ce stade, le tégument de la graine recouvre encore habituellement les cotylédons et l'hypocotyle est recourbé. Dans un développement normal, en quelques jours l'hypocotyle se dresse, le tégument est rejeté et les cotylédons se déplient.

Pour contrôler la faculté de germer des semences, j'ai groupé le matériel en quatre séries d'expériences:

La première série était composée des semences de 6 follicules les plus fertiles d'une plante *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha*. Le nombre de semences comportait de 12—31 par fruit.

La deuxième série était composée des semences de 5 follicules moins fertiles de la même plante. Le nombre de graines comportait 5—10 par fruit.

La troisième série n'était composée que de trois fruits d'une plante *A. chrysantha* $\times$ *A. vulgaris*. Cette plante a donné totalement très peu de semences par voie d'autopollinisation.

Les fruits de la deuxième et troisième série, qui contenaient moins de 5 semences, étaient exclus des expériences.

La quatrième série enfin était introduite pour contrôler et comparer les résultats. Elle était composée des semences de la deuxième génération d'hybrides d'un autre croisement (notamment de l'*A. flabellata nana* $\times$ *A. truncata*), dont les plantes sont de même partiellement stériles, mais dont la germination des semences est normale.

Dans la table III se trouve le nombre des semences obtenues dans chaque fruit des deux croisements réciproques, à côté du nombre des semences qui ont germé. La table IV donne des dates qui se rapportent à la germination des semences dans les quatre séries d'expériences.

Dans la quatrième série, dont la germination est normale, les premières graines ont germé le 4/VIII, c'est-à-dire 14 jours après avoir été semées; ensuite une germination très intense a eu lieu pendant les neuf jours suivants (c'est à-dire jusqu'au 13/VIII) pour diminuer

considérablement après cette date. A partir de ce moment, on ne voit que des graines isolées qui germent de temps en temps.

Au contraire, dans les trois premières séries, qui contiennent les semences des hybrides *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysanth*a, ainsi que d'*A. chrysanth*a $\times$ *A. vulgaris*, la germination a une durée bien plus longue. Les premières semences germent aussi quatorze jours après qu'elles ont été semées, mais on n'observe pendant toute la longue période de germination que des graines peu nombreuses qui germent en même temps. Les dernières semences de la première série germent après 61 jours, celles de la deuxième série — après 47 jours, et celles de la troisième enfin — après 44 jours. La germination est moins irrégulière dans les fruits qui ne contiennent qu'un nombre restreint de semences que dans les fruits plus fertiles. Ce phénomène a peut être sa cause dans une élimination précédante de zygotes faibles. Une courbe totale, tracée pour la germination des semences de la première série, comparée à celle de la quatrième série, montre d'un coup d'oeil la différence (Fig. 6). La première courbe (B) a une base très large et ne présente pas de sommet distinct, contrairement à la courbe (A) tracée pour la quatrième série. Dans cette dernière, pour un total de 68 semences, il y en a 57 qui ont la faculté de germer, c'est-à-dire 83·8%; la germination a une durée normale. Pendant 23 jours, la plupart de semences aptes à germer se développe; après ce temps, on ne voit que des semences isolées germer de temps en temps.

Au contraire, dans la première série, pour un total de 121 graines semées, on n'en trouve que 81 ayant la faculté de germer, c'est-à-dire 66·1%. La germination se produit très irrégulièrement. Pendant 23 jours, quand la plupart de semences de la série précédente avait déjà germé, on ne trouve que dix graines germées, ce qui correspond à 12·5% de semences qui ont la faculté de germer et à 8·3% de nombre total des graines semées. La germination a une durée de deux mois environ. Son maximum tombe entre le 23^{me} et le 38^{ème} jour (entre le 10 et 25 août). Pendant ces quinze jours, 46 semences ont germé, ce qui correspond à 57·5% de nombre des graines germantes. Après ce temps, la germination continue jusqu'au 15 septembre, mais elle devient de plus en plus lente et irrégulière.

La germination des semences de la deuxième série, avec un total de 39 semences dont les 69·2% ont la faculté de germer, se produit d'une manière analogue, avec la différence, qu'elle dure en général moins longtemps. La troisième série enfin (*A. chrysanth*a $\times$ *A. vul-*

Fig. 6. Deux courbes présentant la germination des semences: A — germination normale des semences de l'hybride *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysanth.*; B — germination irrégulière des semences de l'hybride *A. truncata* $\times$ *A. flabellata*.

garis) présente dans chaque fruit un nombre de semences si restreint, qu'il est impossible de tirer des conséquences de ces observations.

Les semences qui ne germent pas ¹⁾ et les jeunes zygotes dont le développement fut interrompu avant la maturité des graines donnent ensemble le nombre de zygotes qui subissent une élimination. Ces nombres sont groupés dans les deux dernières colonnes de la table IV. Il en résulte que les zygotes éliminées sont plus nombreuses que celles qui ont la faculté de se développer. La deuxième série qui embrasse les fruits avec un nombre de semences plus restreint, est caractérisée par un grand nombre relatif de zygotes dont le développement se trouve interrompu. Cela parle en faveur de la supposition émise ci-dessus, concernant l'élimination de zygotes plus faibles à un stade moins avancé de leur développement.

En tout cas, on n'est pas autorisé à supposer que toute semence, qui n'a pas germé même après deux saisons, est en général incapable de développement. Nous avons la preuve que la germination peut durer même plusieurs années dans les expériences d'Ernst (4) sur les primevères (*Primula auricula* $\times$ *P. hirsuta*) dont les semences germaient après trois ans (p. 322). De Vries (24) émet l'opinion que les semences „dures“ d'*Oenothera*,

qui germent très difficilement, gardent leur faculté de germer bien longtemps: „Nach sechs Tagen pflegen fast alle Samen gekeimt zu

¹⁾ Les semences de la première et de la deuxième série qui n'avaient pas germé en 1926 ont été semées de nouveau au printemps 1927. Il y en avait en somme

sein, dann aber treiben im Keimschrank noch wochenlang vereinzelte Exemplare ihre Würzelchen hervor. Die harten Samen keimen nach Aussaat im Garten zum Teil nach einem Jahre, zum Teil noch später — einzelne sogar nach 7—10 Jahren“ (pag. 241).

Les semences d'*Oenothera*, qui n'ont pas la faculté de germer, possèdent, comme l'a constaté Renner¹⁾ (1915), un embryon très petit, rudimentaire, ou bien elles n'en contiennent pas en général, quoique le tégument soit développé. Il est possible que certaines semences des hybrides d'*Aquilegia* possèdent aussi des embryons rudimentaires, bien que le tégument leur donne l'aspect de semences normales. Les méthodes de Renner, consistant en une préparation de l'embryon avec des aiguilles fines, ne peuvent pas être appliquées à mes recherches, car l'embryon d'*Aquilegia* est très petit, la semence étant remplie d'endosperme. Des études embryologiques peuvent contribuer à résoudre cette question.

Les premiers stades du développement de certaines plantes méritent aussi de l'attention. On constate quelquefois que les jeunes plantules germantes cessent de se développer et périssent, quand leurs racines ont atteint un ou bien deux millimètres de longueur. Leur développement se trouve interrompu soudainement; à côté d'elles, d'autres plantules dans la même terrine se développent normalement, ce qui prouve que ce ne sont pas les conditions du milieu, qui ont influencé ce phénomène. Le développement peut être interrompu aussi à un stade plus avancé, quand les plantes ont été repiquées. Après avoir été plantées, les jeunes plantules continuent leur développement et l'hypocotyle se dresse et s'allonge; cependant quelquefois la plante n'a pas assez de vigueur pour rejeter le tégument. Il en résulte un développement anormal et la croissance cesse enfin complètement. Si l'on éloigne le tégument assez tôt, la plante peut continuer parfois son développement, bien qu'elle soit chétive et que sa croissance soit très lente. Ces observations parlent en faveur de la supposition que l'élimination des zygotes peut s'étendre aussi

36 qui appartenaient à la première série et 9 à la deuxième, car 7 semences ont été saisies de pourriture. De cette première série il n'y avait que 5 semences qui ont commencé à germer, mais d'entre elles une seule plantule s'est développée, tandis que quatre ont péri pendant la germination. Dans la deuxième série, une seule semence a germé durant la seconde saison, mais le développement de la jeune plantule se trouva aussi interrompu. La plante unique qui est restée vivante est un individu très faible, son développement est bien lent. Le reste de semences n'ont pas germé.

¹⁾ Cité d'après Lehmann (13).

quelquefois aux premiers stades du développement de la plante après la germination.

Les irrégularités de la germination peuvent contribuer à élucider le phénomène mentionné ci-dessus, concernant l'apparition d'une génération F_2 , composée de 12 plantes uniformes d'apparence et répétant le type F_1 . Parmi les 60 graines semées dans un pot, il y en avait douze, qui ont germé dans la première période, après 14—20 jours; c'étaient les plantes les plus fortes, justement celles qui présentent le type F_1 . Cependant les autres graines, qui demandaient une période de germination bien plus longue, n'avaient plus la possibilité de se développer dans des conditions qui étaient peu favorables à cause de la croissance des premières plantes.

Le problème suivant se pose: après une élimination répétée de gamètes et de zygotes, peut-on s'attendre à une régularité dans la disjonction de la deuxième génération d'hybrides?

On pourrait attendre une disjonction régulière, seulement en cas où tous les types de gamètes, ainsi que de zygotes avaient subi au même degré une élimination, indépendamment de leur constitution génétique. La disjonction des formes et des couleurs des fleurs, observée ici, est complexe et irrégulière. On peut supposer que les irrégularités constatées ont leur cause dans l'élimination de certains types de gamètes et de zygotes.

Les formes et les couleurs des fleurs des hybrides.

La première génération des hybrides *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha* était composée de 15 plantes uniformes quant à la coloration des fleurs: les sépales et les éperons étaient violets (Code de Couleurs Klinksieck et Valette Nr. 552 et 501), ce qui correspond à peu près à la couleur des fleurs d'*Aquilegia vulgaris*. Les lames des pétales ont une faible teinte violette avec des traces de jaune-crème. Les pétales sont intermédiaires, mais très rapprochés du type maternel quant à la longueur et à la forme de l'éperon (Fig. 7 c). Les plantes de la première génération du croisement réciproque (*A. chrysantha* $\times$ *A. vulgaris*) présentent la même coloration de la corolle, mais la forme des pétales est différente, se rapprochant plus du type d'*A. chrysantha*. Notamment l'éperon est bien plus long que celui des fleurs du croisement réciproque, quoiqu'il soit recourbé [caractère d'*A. vulgaris* (Fig. 7 d)]. Par conséquent, on constate une prévalence décidée du type maternel quant à la forme des pé-

tales dans les deux croisements réciproques, probablement sous l'influence du cytoplasma de l'oeuf. Les plantes de la première génération sont des hybrides matroclines. L'étude de la disjonction qui a lieu dans la deuxième génération des hybrides nous a amenés à constater un phénomène peu répandu et intéressant au point de vue de la génétique. Notamment la descendance des hybrides, provenant des deux croisements réciproques, offre des différences considérables qui concernent la forme des pétales ainsi que la coloration des fleurs.

Les plantes qui apparaissent dans la deuxième génération des hybrides diffèrent entre elles quant à la longueur et la forme des

Fig. 7. a — pétale d'*A. vulgaris*; b — celui d'*A. chrysantha*; c — celui de l'hybride *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha*; d — celui de l'hybride *A. chrysantha* $\times$ *A. vulgaris*.

éperons (éperons droits ou bien recourbés). On devrait attendre dans la F_2 des deux croisements l'apparition des types extrêmes qui correspondent aux éperons des plantes parentes à côté d'un nombre considérable de formes de passage; tous ces types devraient apparaître aussi bien dans la descendance de l'hybride *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha*, que dans la deuxième génération du croisement inverse. Cependant on trouve dans la génération F_2 d'*A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha* des formes à éperons du type *vulgaris* (Fig. 8 a, b) ainsi que de nombreuses formes intermédiaires (Fig. 8 c, d, e, f, g, h), tandis que le type pur *chrysantha* n'apparaît point dans la disjonction. On trouve parfois des plantes qui sont rapprochées quant à la forme des éperons du type paternel (Fig. 8 i, k), mais ce n'est pas exactement la recombinaison des éperons d'*A. chrysantha*.

Au contraire, la deuxième génération du croisement *A. chrysanth* $\times$ *A. vulgaris* offre, dans la plupart de cas des plantes qui répètent quant à la forme des éperons le type *chrysanth* (Fig. 9 a), ou bien qui sont rapprochées de ce type (9 b). On y trouve aussi des formes intermédiaires (comme p. ex. Fig. 9 c, d), mais jamais la recombinaison des éperons du type *vulgaris* n'apparaît dans la disjonction. Donc on constate dans la deuxième génération des deux croisements inverses chaque fois l'apparition du type d'éperons de la

Fig. 8. Types des pétales des plantes F_2 du croisement *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysanth*.

plante maternelle outre les formes intermédiaires, tandis que le type de la plante paternelle n'apparaît point dans la disjonction.

La disjonction de la forme et de la longueur des éperons des deux croisements est représentée dans la table V. Cette table permet de constater une corrélation qui existe entre la longueur et la forme des éperons. La longueur maximale du type *chrysanth* (colonne verticale I) est liée à la forme droite des éperons (colonne horizontale A), tandis que la longueur minimale du type *vulgaris* (colonne verticale V) est liée aux éperons recourbés (colonne horizontale C).

Les formes intermédiaires sont groupées en 7 types quant à la longueur et à la forme des éperons. Je suppose que la longueur du type *chrysantha* des éperons est due outre l'influence du cytoplasma, mentionnée ci-dessus (p. 156), à la présence de deux paires de facteurs cumulatifs L_1 et L_2 , tandis que la forme recourbée du type *vulgaris* est due à la présence d'un facteur V à l'état homozygote. En cas où le facteur V est absent, les éperons sont droits. Il existe probablement un linkage entre le facteur L_1 et v , tandis que le facteur L_2 est transmis indépendamment des autres facteurs. Donc en général les éperons plus longs sont moins recourbés que ceux qui sont plus courts. Les trois premiers types de la table V [I A, II A, III A (colonne horizontale A)] ont des éperons droits, c'est-à-dire qu'ils ont les facteurs $L_1 v$ à l'état homozygote. Les diffé-

Fig. 9. Types des pétales des plantes F_2 du croisement *A. chrysantha* $\times$ *A. vulgaris*.

rences se rapportent au facteur L_2 qui est homozygote chez le type I A, hétérozygote chez II A, absent chez III A. Donc les formules génétiques de ces types seraient les suivantes:

$$\text{I } A = \textit{Chrysantha} = L_1 L_1 vv L_2 L_2.$$

$$\text{II } A = L_1 L_1 vv L_2 l_2.$$

$$\text{III } A = L_1 L_1 vv l_2 l_2.$$

Les éperons des trois types suivants: II B, III B et IV B, sont légèrement recourbés, les deux facteurs L_1 et V étant ici hétérozygotes; ils présentent des différences de longueur. Leurs formules génétiques:

$$\text{II } B = L_1 l_1 Vv L_2 L_2.$$

$$\text{III } B = L_1 l_1 Vv L_2 l_2.$$

$$\text{IV } B = L_1 l_1 Vv l_2 l_2.$$

Les éperons des trois derniers types enfin (type III C, IV C, V C) sont toujours recourbés. Le type V C correspond exactement à *A. vulgaris*. Les éperons des types III C et IV C sont légèrement allongés par l'action du facteur L_2 à l'état homozygote (III C), ou bien hétérozygote (IV C). Les formules de ces types sont les suivantes:

$$\text{III C} = l_1 l_1 VV L_2 L_2.$$

$$\text{IV C} = l_1 l_1 VV L_2 l_2.$$

$$\text{V C} = \textit{vulgaris} = l_1 l_1 VV l_2 l_2.$$

Par conséquent, on voit qu'en somme les individus de la F_2 des deux croisements donnent dans la disjonction toute la chaîne de formes de passage, ainsi que les deux types extrêmes. Cependant, si l'on compare la descendance des deux croisements inverses, on voit des différences: le type I A n'apparaît que dans la progéniture de l'hybride *A. chrysantha* $\times$ *A. vulgaris* (table V *A. ch.* $\times$ *A. v.*) (au nombre de 10 plantes), tandis que dans le croisement inverse (*A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha* Table V *A. v.* $\times$ *A. ch.*) il est absent. Les types III C, IV C et V C n'apparaissent que dans le croisement *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha*. A mon avis, ce phénomène reste sans doute partiellement en rapport avec l'influence du cytoplasma ovulaire, ainsi qu'avec les phénomènes d'avortement mentionnés ci-dessus.

La disjonction des couleurs de fleurs des deux croisements inverses offre de même des phénomènes caractéristiques (table VI).

Dans la descendance des hybrides, on trouve parmi les différents types aussi des plantes à fleurs qui contiennent le pigment jaune accompagné d'anthocyanine. Ces fleurs sont bicolores: le pigment jaune s'y trouve dans toutes les parties de la fleurs, mais il n'apparaît que dans les lames des pétales, car les pigments anthocyaniques le recouvrent dans les éperons et les sépales. Parmi les fleurs bicolores j'ai établi les types suivants: 1) Les fleurs orangé-jaunes; elles contiennent dans les éperons et les sépales une anthocyanine rouge clair qui prend avec le pigment jaune une teinte orangée. 2) Les fleurs roses et crèmes. 3) Les fleurs rouges et crèmes. 4) Les fleurs violettes et jaunes. Cependant, ces fleurs bicolores apparaissent en nombre plus considérable dans la descendance de l'hybride *A. chrysantha* $\times$ *A. vulgaris* que dans celle du croisement inverse. Dans le premier cas, j'ai constaté la présence de trois types bicolores, tandis que dans le dernier je n'en ai constaté qu'un, bien que la progéniture des plantes du deuxième croisement soit plus de deux fois plus nombreuse. Dans la présence de types à coloration uniforme on con-

state de même des différences entre la descendance des deux hybrides réciproques.

La deuxième génération de l'hybride *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha* présente dans la disjonction les suivants types quant à la coloration des fleurs:

1. Coloration violette du type maternel.
2. Coloration rose pâle (hétérozygote) et rose intense (homozygote). Le facteur du pigment rose (anthocyanine) se trouve introduit par *Aquilegia vulgaris*. Il est présent dans toutes les plantes qui contiennent l'anthocyanine dans leurs pétales.
3. Corolle blanche. Ce type apparaît à la suite de la disjonction comme récessif envers les pigments anthocyaniques et les carotines.
4. Coloration jaune du type paternel, constatée dans les fleurs d'une seule plante.
5. Coloration rouge et crème des fleurs bicolores. Cette coloration est due à la réunion du pigment rose (homozygote) avec le pigment jaune qui se trouve affaibli considérablement à l'état hétérozygote.

Cependant, la deuxième génération de l'hybride *A. chrysantha* $\times$ *A. vulgaris* présente dans la disjonction les suivants:

1. Coloration violette du type paternel.
2. Coloration rose et crème des fleurs bicolores.
3. Coloration orangée-jaune des fleurs bicolores.
4. Coloration jaune du type maternel.
5. Coloration violette et jaune des fleurs bicolores.

La coloration rose-crème des fleurs bicolores est formée à la suite de la réunion de deux gamètes, dont l'une contient le facteur du pigment rose, et l'autre celui du pigment jaune, lié avec le facteur des éperons longs. La coloration des fleurs orangé-jaunes est composée de deux pigments: l'anthocyanine rose intense et les pigments jaunes (xanthophylle et peut-être l'anthochlore) des chromoplastes. L'anthocyanine est localisée dans l'épiderme des sépales et des éperons, tandis que les tissus des lames des pétales ne contiennent que le pigment jaune. Les fleurs orangé-jaunes ont les deux facteurs des pigments à l'état homozygote, tandis que d'un état hétérozygote de ces facteurs il résulte une plante à fleurs roses et crèmes.

En analysant la disjonction des hybrides dans la F_2 (table VI), on constate que le pigment jaune est toujours lié aux éperons longs et droits, tandis que les fleurs violettes présentent des éperons de différentes formes. On constate donc ici un phénomène semblable à celui qui fut constaté plus haut (p. 142, 143) en général pour les espè-

ces du genre *Aquilegia*. On ne trouve jamais de plantes à fleurs jaunes ayant les éperons courts et recourbés, bien que cette combinaison dût apparaître dans la disjonction. Cela nous amène à la supposition d'un „linkage“ qui existe entre le facteur du pigment jaune et ceux de la longueur (L_1) et de la forme (v) des éperons. L'apparition des plantes, qui présentent la combinaison du pigment violet avec des éperons droits et longs du type *chrysantha*, peut être expliquée par l'épistase des facteurs des pigments anthocyaniques envers celui du pigment jaune. On peut donc considérer les fleurs violettes à éperons longs du type *chrysantha* comme ayant le facteur du pigment jaune à l'état latent. Cependant l'apparition de deux plantes à fleurs bicolores roses et crèmes du type I A nous amène à supposer que linkage entre les facteurs de la forme des fleurs et ceux du pigment est imparfait.

Une comparaison des plantes, qui apparaissent dans les deux croisements réciproques, nous amène à constater des différences. Les fleurs à pigment jaune (sans anthocyanine ou bien en présence de l'anthocyanine) sont fréquentes dans le croisement *A. chrysantha* $\times$ *A. vulgaris*, tandis qu'elles apparaissent très rarement dans le croisement inverse. Ce phénomène reste évidemment en rapport avec les différences des formes des éperons justement en conséquence du „linkage“ constaté ci-dessus. Les zygotes, qui ont dans leur constitution génétique les facteurs des éperons droits, ont de même dans la plupart de cas le facteur du pigment jaune; ces types apparaissent dans la F_2 du croisement *A. chrysantha* $\times$ *A. vulgaris*, mais on les trouve rarement dans le croisement inverse.

Cependant dans le croisement *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha* on trouve des plantes à fleurs violettes, roses et blanches à éperons recourbés, qui n'apparaissent point dans le croisement inverse. On constate ici le même phénomène que dans l'étude des formes d'éperons: si l'on considère totalement la progéniture des deux hybrides réciproques, on y trouve une disjonction mendélienne normale avec un „linkage“ entre la forme et la couleur des pétales. Mais quand on analyse la descendance de chacun de ces hybrides séparément, on trouve que certains types de couleurs n'apparaissent pas dans la disjonction, dans l'un des deux croisements, bien qu'ils apparaissent dans le croisement inverse.

Il reste donc à élucider les causes de ces différences qui existent entre la progéniture des deux hybrides réciproques. A mon avis, il est évident que ce phénomène reste en rapport avec le processus d'élimination de gamètes et de zygotes constaté ci-dessus. On peut supposer que les micro- et macrospores des hybrides ne sont pas tou-

jours aptes à se développer à cause d'une discordance qui existe peut-être entre le cytoplasma maternel et les chromosomes paternels; cela contribuerait à l'élimination des spores ou des gamétophytes du type paternel dans chaque croisement, tandis que d'autres types pourraient se développer.

Aussi une autre supposition serait probable: puisque les plantes de la première génération sont des hybrides matroclines, et dans la deuxième génération on ne trouve pour la plupart que le type maternel ou bien les formes intermédiaires, il est donc probable que ces types se trouvent en prévalence dans la deuxième génération des hybrides, car ils possèdent pendant leur développement les meilleures conditions de nutrition sur l'organisme de l'hybride matrocline, la ressemblance étant probablement aussi physiologique. Au contraire, le développement des zygotes qui ressemblent au type paternel et dont la constitution génétique diffère sensiblement de celle de la plante matrocline, trouve des conditions bien moins favorables; donc à cause de la discordance croissante au cours du développement entre la plante-mère et les jeunes zygotes, ces dernières ont une vigueur affaiblie ou bien même leur développement se trouve interrompu aux stades plus avancés. C'est probablement à cause de ce phénomène, que l'on constate des différences considérables dans la longueur du processus de germination des différents types: les premières plantes qui germent présentent le type de la première génération des hybrides. Ces plantes apparaissent en un nombre considérable dans la disjonction. Au contraire, les plantes qui correspondent au type paternel quant à la forme des éperons n'apparaissent pas en général dans la descendance des deux hybrides, à cause de la discordance mentionnée plus haut. Une des dernières semences qui avaient germé dans le croisement *A. vulgaris* × *A. chrysanth*, a donné l'unique plante à fleurs jaunes et à éperons droits et longs qui n'atteignaient pas la longueur de ceux d'*A. chrysanth* (Fig. 8 k).

La supposition émise ci-dessus trouve une affirmation dans les expériences de Laibach (12). Cet auteur a démontré que le développement de semences abortives n'ayant pas la faculté de germer peut avoir quelquefois sa cause dans les conditions non favorables en conséquence d'une discordance entre l'embryon hybride et la plante maternelle: „Durch den väterlichen Gameten wird ja ein der Mutter fremdes Element in das Kind hineingetragen und dadurch eine Heterogenität zwischen beiden erzeugt, die die erwähnten Störungen durchaus erklärlich macht“ (pag. 435). Les expériences de

Laibach se rapportent à *Linum austriacum* $\times$ *L. perenne* — un croisement qui n'a point réussi à Kölreuter. Laibach a constaté qu'après la fécondation croisée les fruits commencent leur développement qui se trouve interrompu ensuite, et en conséquence les semences abortives n'ont pas la faculté de germer. Après avoir établi le moment où les graines cessent de se développer et avortent, Laibach a préparé les jeunes embryons en dedans du tégument pour les cultiver ensuite dans une solution de 15% de sucre de canne et il a réussi à obtenir leur développement normal. De cette manière l'influence nuisible de l'organisme maternel sur les jeunes embryons est interrompue.

Dans le cas d'*Aquilegia*, le développement des semences hybrides de la première génération ainsi que leur germination sont normales. Les plantes de la première génération qui sont des hybrides matroclines restent en harmonie avec leur plante-mère. Les premières perturbations ne commencent que pendant le développement des ovules et du pollen des hybrides et ensuite des semences, car il existe des différences bien plus accentuées entre l'hybride matrocline F_1 et les divers types F_2 qui apparaissent dans la disjonction, qu'entre cette première plante et la plante maternelle du croisement. P. ex. l'hybride matrocline *A. chrysantha* $\times$ *A. vulgaris* à éperons longs diffère sensiblement du type paternel à éperons courts et recourbés; ce type n'apparaît pas dans la disjonction de la deuxième génération. Cela nous amène à supposer que ce phénomène a sa cause dans la discordance entre l'hybride matrocline F_1 et les plantes de sa descendance qui correspondent au type paternel. Le développement de certaines zygotes interrompu au stade de semences qui n'ont pas la faculté de germer, ou bien à un stade moins avancé peut être la conséquence de cette discordance morphologique et physiologique. De même l'hybride matrocline *A. vulgaris* $\times$ *A. chrysantha* diffère plus profondément d'*A. chrysantha*. Donc les zygotes rapprochées de ce type paternel ne trouvent point de conditions favorables de développement; à cause de la discordance croissante entre la plante mère et les embryons, le développement de ces derniers reste en retard ou bien il se trouve complètement interrompu. Par suite, la germination des semences de la deuxième génération se produit d'une manière irrégulière. Les premières plantes germées correspondent à la plante maternelle ou bien aux hybrides F_1 ; celles qui germent plus longtemps représentent des types qui diffèrent sensiblement de la plante maternelle.

Par conséquent, la discordance entre les plantes

F_1 et certains types de la deuxième génération des hybrides peut être un facteur physiologique qui contribue à l'élimination de certaines zygotes dans les deux croisements réciproques. On peut conclure que certains génotypes qui possèdent des conditions favorables dans le premier croisement seront éliminés justement dans la descendance du croisement inverse et, au contraire, ceux qui se trouvent éliminés du premier croisement, auront des conditions favorables au développement dans l'autre croisement. Il en résulte des différences dans la progéniture des deux hybrides réciproques.

En général, la plante maternelle peut avoir une influence physiologique plus considérable sur l'hybride que la plante paternelle, premièrement par le cytoplasme ovulaire, deuxièmement aussi à cause du développement de l'embryon et de la maturation des semences sur la plante maternelle. Cette influence s'étend au moyen de la première génération aussi sur les zygotes de la deuxième génération pendant leur développement. Comme nous l'avons constaté ci-dessus, les plantes qui représentent le type maternel ainsi que celles qui correspondent à la F_1 sont fréquentes dans la deuxième génération des hybrides, tandis que le type paternel n'apparaît point dans la disjonction. Ces faits parlent en faveur de la supposition d'une élimination sélective de certains types de gamètes, ainsi que de zygotes qui avortent à cause d'une discordance croissante entre eux et leur plante maternelle au cours de leur développement.

En nous basant sur la disjonction de la deuxième génération dans les deux croisements réciproques, nous pouvons discerner les facteurs suivants dans la constitution génétique des deux espèces croisées. Pour la coloration de la fleur d'*Aquilegia vulgaris*: R — le facteur de la coloration rose de la fleur et F — le facteur qui modifie cette coloration en violet. Pour la forme de la fleur: V — le facteur des éperons recourbés. Ces trois unités génétiques se transmettent indépendamment les unes des autres.

Pour la coloration de la fleur de l'*Aquilegia chrysantha* on trouve: Y — le facteur du pigment jaune des chromoplastes.

Pour la forme de la fleur il faut admettre l'existence de deux facteurs cumulatifs L_1 et L_2 qui sont peut-être sous l'influence du plasma ovulaire. Au moins un de ces facteurs est lié („linked“) au facteur Y de la coloration jaune, ainsi qu'avec v — qui est allélomorphe du facteur des éperons recourbés et dont la présence donne des éperons droits.

En fin des comptes pour les types principaux qui apparaissent dans la disjonction des deux croisements je propose les formules génétiques suivantes:

1. Plantes à fleurs roses à éperons courts et recourbés: $RRffVVyy l_1 l_1 l_2 l_2$ (rose intense) et $RrffVVyy l_1 l_1 l_2 l_2$ (rose pâle).

2. Plantes à fleurs bicolores roses et crèmes à éperons dont la longueur se rapproche de celle d'*A. chrysantha*, mais qui sont légèrement recourbés: $RrffVvYy L_1 l_1 L_2 L_2$. Ces fleurs ont toujours les lames des pétales de couleur crème et sont toujours hétérozygotes par rapport aux facteurs $RVY L_1$.

3. Plantes à fleurs orangées et jaunes avec des éperons toujours longs et droits: $RRffvvYY L_1 L_1 L_2 L_2$. Elles sont toujours homozygotes par rapport au facteur du pigment jaune et à ceux pour la forme des éperons; au cas où le facteur R se trouve à l'état hétérozygote, la couleur orangée des sépales et des éperons est plus pâle.

4. Plantes à fleurs blanches. Elles ont des éperons du type *vulgaris* ou bien légèrement allongés, mais recourbés; cela confirme notre supposition émise ultérieurement sur l'existence d'un „linkage“ entre le facteur de la couleur jaune de la fleur et celui des éperons droits. Dans la constitution génétique de ces plantes à fleurs blanches on constate l'absence des facteurs R , Y et L_1 et par conséquent V est présent à l'état homozygote. Donc leur formule serait de $rr...VVyy l_1 l_1...$ Le facteur F qui peut être présent dans ces zygotes, reste latent; si le facteur L_2 est présent, il contribue à allonger légèrement les éperons qui restent recourbés (Fig. 8 c).

5. Plantes à fleurs violettes, avec les lames des pétales jaunes et les éperons droits et longs: $RrF(F)vvYY L_1 L_1 (L_2 L_2)$. Le facteur R se trouve dans cette plante à l'état hétérozygote; il est épistatique envers Y ; ce dernier facteur, lié au facteur L_1 et v , s'y trouve toujours à l'état homozygote. Sa présence ne se manifeste que par la coloration des lames des pétales. Le facteur L_2 qui est transmis indépendamment du groupe $vY L_1$, allonge les éperons jusqu'à la longueur d'*A. chrysantha*, quand il est présent dans la zygote.

6. Plantes à fleurs violettes avec des éperons longs et droits: $RRFFvvYY L_1 L_2 (L_2 L_2)$. Ces zygotes diffèrent des précédentes quant au facteur R qui s'y trouve à l'état homozygote. Donc la présence du facteur Y à l'état homozygote ne se manifeste pas dans ces fleurs dont la pigmentation intense est due à deux facteurs R et F à l'état homozygote.

Les plantes de la deuxième génération des hybrides présentent aussi un phénomène intéressant quant à la grandeur de leurs fleurs. Comme je l'ai mentionné ci-dessus (page 144), on observe chez les plantes de la première génération le phénomène de l'hétérose, les hybrides sont des plantes vigoureuses qui offrent un grand nombre de fleurs. Aussi la grandeur des fleurs des hybrides se trouve augmentée. La deuxième génération des hybrides n'est pas uniforme quant à la grandeur et à la vigueur des plantes; notamment on trouve des individus dont la grandeur se rapproche de celle des espèces croisées, mais on constate aussi la présence de plantes qui offrent le phénomène de l'hétérose: la richesse de leur feuillage est la même que celle des hybrides de la première génération, tandis que les fleurs de certaines plantes de la F_2 présentent même des dimensions plus grandes que celles de la première génération. La longueur des sépales d'*A. vulgaris* comporte 2·6 cm, leur largeur est de 0·9 cm. Les sépales d'*A. chrysantha* ont à peu près la même longueur et la même largeur. La longueur des sépales des deux hybrides réciproques comporte environ 3·9 cm, tandis que leur largeur est environ de 1·4 cm. Parmi les plantes de la deuxième génération, j'en ai trouvé plusieurs à fleurs très grandes, parfois bien plus grandes que celles de la première génération. Voici les dimensions de leurs sépales:

Longueur — 4·0 cm, largeur 1·7 cm.

Longueur — 4·1 cm, largeur 1·9 cm.

Longueur — 4·7 cm, largeur 2·2 cm.

Je n'ai pas eu la possibilité d'étudier ce phénomène d'une manière plus détaillée. A cause de la fertilité très restreinte des hybrides de la première génération, il était impossible d'obtenir une nombreuse génération F_2 , pour faire des observations sur un grand nombre d'individus.

Le nombre total des plantes de la deuxième génération des deux croisements étant restreint, cela prête de sérieuses difficultés à l'analyse génétique qui fut entreprise. La disjonction dans la descendance des deux hybrides d'*Aquilegia* est un phénomène complexe à cause des irrégularités qu'elle présente. Cependant, à mon avis, il ne s'agit pas ici d'élucider la disjonction au point de vue de schèmes génétiques, mais de pouvoir comprendre et expliquer les causes des déviations qui y ont lieu. Donc une analyse plus profonde de ce problème nous amène aux études cytologiques et embryologiques qui peuvent contribuer à élucider ce problème au point de vue biologique.

Principaux résultats.

1. Les hybrides réciproques entre les espèces *Aquilegia vulgaris* et *A. chrysantha* sont des hybrides matroclines, qui se rapprochent de leur plante maternelle quant à la forme et la longueur des éperons de leurs fleurs.

2. La descendance des plantes des deux croisements réciproques présente des différences: notamment on trouve dans la progéniture de l'hybride $A. chrysantha \times A. vulgaris$ des plantes à éperons longs (type maternel) et intermédiaires, tandis que les plantes à éperons recourbés (type paternel) n'apparaissent pas dans la disjonction. Dans la descendance de l'hybride réciproque, on trouve le type maternel à éperons courts et recourbés ainsi que les formes intermédiaires en prévalance, tandis que les plantes rapprochées du type paternel à éperons longs apparaissent très rarement. Donc la disjonction n'est pas typique quant au caractère de la forme des éperons qui est un caractère d'espèce.

3. La coloration des fleurs d'*Aquilegia vulgaris* est due à la pigmentation du suc cellulaire par une anthocyanine violette, celle d'*A. chrysantha* à la présence de chromoplastes jaunes (xanthophylle) dans l'épiderme et le mésophylle de la corolle. Les hybrides F_1 ont des fleurs violettes comme *A. vulgaris*, mais de couleur moins intense. La disjonction de la couleur des fleurs des hybrides présente de même des irrégularités. On constate des différences dans la progéniture des deux hybrides réciproques. Dans la descendance de l'hybride $A. chrysantha \times A. vulgaris$, on trouve des plantes à fleurs bicolores à éperons longs qui n'apparaissent point dans le croisement inverse.

La disjonction dans la deuxième génération des hybrides permet de discerner les facteurs suivants pour la coloration de la fleur d'*Aquilegia vulgaris*: R — pour la coloration rose du suc cellulaire, F — un facteur qui modifie cette coloration en violet. Les éperons recourbés du type *vulgaris* sont dus à la présence du facteur V .

Aquilegia chrysantha contient le facteur Y pour le pigment jaune; la forme des éperons est due à deux facteurs cumulatifs L_1 et L_2 ainsi qu'au facteur v des éperons droits. Entre les facteurs vYL_1 on a constaté une liaison (linkage). Jamais dans la disjonction on ne trouve de plantes à fleurs jaunes à éperons courts et recourbés. Le facteur R est transmis indépendamment des facteurs de la forme des éperons. Il est épistatique envers Y .

4. Les phénomènes qui contribuent à une disjonction non typique sont les suivants: les hybrides F_1 sont partiellement stériles, leur

pollen contient environ 50 p. 100 de grains abortifs; on constate de même un grand nombre d'ovules stériles. L'avortement d'un certain nombre de microspores et de macrospores a sa cause probable dans leur constitution génétique. Il est probable que les spores, qui présentent la combinaison du plasma de la plante maternelle avec les chromosomes de la plante paternelle, subissent une dégénération à cause d'une discordance dans leur constitution. Le développement de certaines zygotes se trouve interrompu à de différents stades. La germination se produit très irrégulièrement et un nombre considérable de semences n'a pas la faculté de germer; donc certains types se trouvent éliminés aux stades plus avancés de développement.

5. Les différences dans la disjonction des formes et des couleurs de fleurs des deux croisements réciproques restent en rapport avec les phénomènes d'avortement mentionnés ci-dessus.

Varsovie 1927.

Littérature.

1. Castle et Little. On a modified mendelian ratio among yellow mice. — Science N. S. Vol. XXXII 1910.
2. Cuénot. Les races pures et leurs combinaisons chez les souris. — Arch. de Zool. exp. et gén. 4-e sér. T. III, 1905.
3. — Sur quelques anomalies apparentes des proportions Mendéliennes. — Ibid. T. IX. 1908.
4. Ernst, A. u. Moser, F. Entstehung, Erscheinungsform und Fortpflanzung des Artbastardes *Primula pubescens* Jacq. (*Primula Auricula* L. $\times$ *Pr. hirsuta* All.) — Arch. der Jul. Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung Bd. I, 1925, H. 3/4, Zürich.
5. Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. III, 2 Abt., pag. 59.
6. Focke. Die Pflanzenmischlinge, 1881.
7. Gaertner. Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich, 1849.
8. Geerts. Beiträge zur Kenntnis der Zytologie u. der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. — Recueil d. Travaux botan. néerland. 1909.
9. Ibsen et Steigleder. Evidence for the death in utero of the homozygous yellow mouse. — Amer. Natur. Vol. L. 1, 1917.
10. Kirkham. Embryology of the yellow mouse. — Anat. Rec. Vol. 11, 1917.
11. — The fate of homozygous yellow mice. — Journ. Exp. Zool. Vol. 28, 1919.
12. Laibach, F. Das Taubwerden von Bastardsamen und die künstliche Aufzucht früh absterbender Bastardembryonen. — Zeitschr. f. Botanik 17 Jahrg. 1925.
13. Lehmann. Die Theorien der *Oenothera*-forschung. Jena 1922.
14. Mohr. Über Lethalfaktoren etc. — Zeitschr. f. ind. Abst. 1926.
15. Molisch. Mikrochemie der Pflanze. 1921, pag. 269.
16. Morgan. The Physical Basis of Heredity. 1919.

17. Nyman Carolo Frider. *Conspectus Florae Europaeae*. 1878, pag. 18.
18. Rouy et Foucand. *Flore de France*. 1893.
19. Renner. Versuche über die gametische Konstitution der Oenotheren. — *Zeitschr. f. ind. Abst.* 1917.
20. — Die tauben Samen der Oenotheren. — *Ber. der deutsch. bot. Gesellschaft* 1916.
21. Rothert. Neue Untersuchungen über Chromoplasten. — *Bull. de l'Acad. des Sciences. Cracovie*, 1914.
22. Tischler, G. Über Embryosackobliteration bei Bastardpflanzen. — *Bot. Centralbl. Beihefte* 15, 1903.
23. Silva Tarouca. *Unsere Freiland-Stauden*. 1913, p. 102.
24. De Vries. Gute, harte u. leere Samen. — *Zeitsch. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre*. XVI, 1916.

Table I.

Croisement	Nr. du fruit	Nr. du follicule	Nombre d'ovules						% d'ovules fertiles	Nombre total de semences	% d'ovules développés en semences
			Qui ne se développent pas	Dont le développement est interrompu	Dont le développement est normal	Nombre total dans le follicule	Nombre total dans le fruit	Nombre total d'ovules fertiles dans le follicule			
Nr. 003 <i>Aquilegia vulgaris</i> × <i>A. chrysantha</i>	I	1	20	2	4	26		6			
		2	23	2	5	30		7			
		3	19	2	8	29		10			
		4	25	1	1	27		2			
		5	29	3	—	32		3			
		6	23	5	1	29	167	6	34	20·36	19 11·37
	II	1	29	1	2	32		3			
		2	31	—	2	33		2			
		3	29	3	2	34		5			
		4	33	—	—	33		—			
		5	30	2	—	32	164	2	12	7·3	6 3·65
	III	1	25	2	1	28		3			
		2	26	6	1	33		7			
		3	29	2	—	31		2			
		4	23	3	1	27		4			
		5	31	3	—	34		3			
		6	30	1	—	31	174	1	20	11·55	3 1·78
	IV	1	28	—	3	31		3			
		2	25	—	2	27		2			
		3	28	2	1	31		3			
		4	32	—	—	32		—			
		5	27	3	—	27	148	3	11	7·36	6 3·37
	V	1	29	2	5	36		7			
		2	26	4	2	32		6			
		3	30	2	—	32		2			
		4	29	1	2	32		3			
		5	31	2	2	35	167	4	22	13·7	11 6·58
	VI	1	25	4	1	30		5			
		2	26	6	2	32		8			
		3	24	5	2	31		7			
		4	25	5	—	30		5			
		5	30	2	1	33	156	3	28	17·95	6 3·84
	VII	1	24	2	6	32		8			
		2	24	6	3	33		9			
		3	23	5	1	29		6			
		4	27	5	2	34		7			
		5	29	2	—	31	159	2	32	20·12	12 7·55
	VIII	1	31	—	1	32		1			
		2	31	3	1	35		4			
		3	30	1	—	31		1			
		4	26	6	—	32		6			
		5	20	6	—	26	156	6	18	11·5	2 1·28

Table II.

Croisement	Nr. du fruit	Nr. du follicule	Nombre d'ovules						% d'ovules fertiles	Nombre de semences totalment	% d'ovules développés en semences
			Qui ne se développe pas	Dont le développement est interrompu	Dont le développement est normal	Nombre total dans le follicule	Nombre total dans le fruit	Nombre total d'ovules fertiles dans le follicule			
Nr. 26 <i>Aquilegia chrysantha</i> × <i>A. vul- garis</i>	I	1	21	—	3	24		3			
		2	26	—	1	27		1			
		3	23	—	2	25		2			
		4	23	1	2	26		3			
		5	26	1	1	28	130	2	11	8·46	9
	II	1	31	1	2	34		3			
		2	23	—	2	25		2			
		3	28	—	1	29		1			
		4	33	—	1	34		1			
		5	30	1	—	31	153	1	8	5·23	6
	III	1	31	1	1	33		2			
		2	29	—	4	33		4			
		3	32	1	3	36		4			
		4	32	3	1	36		4			
		5	32	3	2	37	175	5	19	10·8	11
	IV	1	27	2	4	33		6			
		2	27	2	2	31		4			
		3	26	1	6	31		7			
		4	22	3	2	27		5			
		5	23	2	3	28	150	5	27	18·0	17
	V	1	25	1	4	30		5			
		2	24	—	4	28		4			
		3	30	2	2	34		4			
		4	31	—	1	32		1			
		5	28	—	1	29	153	1	15	9·8	12
	VI	1	30	—	3	33		3			
		2	31	2	2	35		4			
		3	27	2	4	33		6			
		4	25	2	4	31		6			
		5	31	—	1	32	164	1	20	12·2	14
	VII	1	25	—	4	29		4			
		2	23	1	—	24		1			
		3	26	—	1	27		1			
		4	31	2	3	36		5			
		5	26	—	4	30	146	4	15	10·2	12
	VIII	1	30	1	2	33		3			
		2	34	—	—	34		—			
		3	26	2	2	30		4			
		4	29	—	1	30		1			
		5	34	—	—	34	161	—	8	4·9	5

Table III.

Nr. du croisement	Nr. du fruit	Nombre de semences normales	Nombre de semences abortives	Nombre total d'ovules fertiles	Nombre de semences germées
003	1/91	7	5	12	5
	2/84	31	7	38	23
A. vulga-	3/50	2	23	25	?
ris × A. chry-	4/52	19	9	28	9
santha	5/51	16	5	21	10
	6/44	9	6	15	7
	7/34	5	6	11	3
	8/35	1	10	11	?
	9/26	13	7	20	10
	10/32	—	17	17	—
	11/33	—	18	18	—
	12/82	10	11	21	6
	13/86	30	10	40	21
	14/87	12	6	18	7
	15/83	8	12	20	6
26	17/75	5	?	?	5
A. chry-	18/84	5	6	11	4
santha ×	20/78	5	6	11	3
	21/79	1	?	?	?
A. vulgaris	22/77	3	3	6	?

Table IV.

Nr. du fruit	Nombre de semences	Dates de la germination et nombre de semences															Nombre total des semences germées	% des semences germées	Nombre de semences non germées	Nombre de semences abortives	
		1/VIII	4/VIII	7/VIII	10/VIII	13/VIII	16/VIII	19/VIII	22/VIII	25/VIII	28/VIII	31/VIII	3/IX	6/IX	9/IX	12/IX					15/IX
I série :																					
2/84	31	1	—	3	—	4	2	4	2	2	—	1	1	1	2	—	—	23	74.19	8	7
4/52	19	—	—	1	—	—	—	1	1	3	1	—	—	2	—	—	9	47.36	10	9	
5/51	16	—	1	—	—	2	—	—	—	2	—	1	1	2	—	—	10	62.5	6	5	
9/26	13	1	—	1	1	1	1	—	1	1	1	1	1	—	1	—	11	84.61	2	7	
13/86	30	—	1	—	—	2	3	3	2	4	1	—	1	1	—	3	21	70.0	9	10	
14/87	12	—	—	—	—	1	1	2	—	1	1	—	—	—	—	1	7	58.33	5	6	
Nombre total	121	2	2	5	1	10	7	10	6	13	4	3	4	6	2	4	81	66.1	40	44	
II série :																					
1/91	7	1	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	1	—	—	—	5	71.42	2	5	
6/41	9	—	—	—	—	1	2	—	1	3	—	—	—	—	—	—	7	77.77	2	6	
7/34	5	—	—	1	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	3	60.0	2	6	
12/82	10	—	—	—	—	2	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	6	60.0	4	11	
15/83	8	—	—	—	—	—	1	2	1	1	—	1	—	—	—	—	6	75.0	2	12	
Nombre total	39	1	—	1	1	3	3	5	4	6	—	2	1	—	—	—	27	69.22	12	40	
III série :																					
17/75	5	—	—	3	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	5	—	—	?	
18/84	5	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	4	—	1	6	
20/78	5	—	—	—	—	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	3	—	2	6	
Nombre total	15	—	1	3	—	3	1	—	2	1	—	1	—	—	—	—	12	80	3	—	
IV série :																					
31/72	25	—	2	1	8	6	1	1	1	2	1	—	—	—	—	—	23	92	2	—	
32/73	20	—	1	7	5	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	19	95	1	—	
33/74	23	—	2	8	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	65.21	8	—	
Nombre total	68	—	5	16	16	12	2	1	1	2	1	—	—	—	—	1	57	83.82	11	—	

Table V.

Forme des éperons des plantes F_2	Longueur des éperons des plantes F_2				
	I Comme A. chry- santha	II Rapprochée d'A. chry- santha	III Inter- médiaire	IV Rapprochée d'A. vulgaris	V Comme A. vulgaris
A Éperons droits	Type I A A. ch. $\times$ A. v. = 10 pl. A. v. $\times$ A. ch. = 0 pl.	Type II A A. ch. $\times$ A. v. = 1 pl. A. v. $\times$ A. ch. = 1 pl.	Type III A A. ch. $\times$ A. v. = 1 pl. A. v. $\times$ A. ch. = 3 pl.	—	—
B Éperons intermédiaires	—	Type II B A. ch. $\times$ A. v. = 3 pl. A. v. $\times$ A. ch. = 8 pl.	Type III B A. ch. $\times$ A. v. = 10 pl. A. v. $\times$ A. ch. = 17 pl.	Type IV B A. ch. $\times$ A. v. = 1 pl. A. v. $\times$ A. ch. = 10 pl.	—
C Éperons recourbés	—	—	Type III C A. ch. $\times$ A. v. = 0 pl. A. v. $\times$ A. ch. = 2 pl.	Type IV C A. ch. $\times$ A. v. = 0 pl. A. v. $\times$ A. ch. = 2 pl.	Type V C A. ch. $\times$ A. v. = 0 pl. A. v. $\times$ A. ch. = 15 pl.

Table VI.

Couleur des fleurs de F_2	Types des fleurs de F_2									
Croisement: A. chrysantha $\times$ A. vulgaris	A			B			C			Total- ment
	I	II	III	II	III	IV	III	IV	V	
Fleurs violettes	2	—	1	1	8	—	—	—	—	12
Fleurs bicolores violettes et jaunes	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Fleurs jaunes	2	1	—	—	—	—	—	—	—	3
Fleurs bicolores orangées et jaunes	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Fleurs bicolores roses et crèmes	2	—	—	2	2	1	—	—	—	7
Totalement . . .	10	1	1	3	10	1	—	—	—	26
Croisement: A. vulgaris $\times$ A. chrysantha										
Fleurs violettes	—	—	3	6	17	5	2	2	10	45
Fleurs jaunes	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1
Fleurs bicolores rouges et crèmes	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2
Fleurs roses	—	—	—	—	—	4	—	—	3	7
Fleurs blanches	—	—	—	—	—	1	—	—	2	3
Totalement . . .	—	1	3	8	17	10	2	2	15	58