Roberta C. Watrous
Property Of
American Daffodil Society, Inc.

# SUR LA PHYLOGÉNIE DES ESPÈCES DU GENRE *NARCISSUS* L.

*par*

A. FERNANDES

SEPARATA DO
BOLETIM DA SOCIEDADE BROTERIANA
VOL. XXV (2.ª SÉRIE)

**1951**

# SUR LA PHYLOGÉNIE DES ESPÈCES DU GENRE *NARCISSUS* L.

*par*

A. FERNANDES

(Institut Botanique de l'Université de Coimbra, Portugal)

*Reçu le 15 mai 1951.*

## INTRODUCTION

En 1930, nous avons entrepris l'étude du genre *Narcissus* L. aux points de vue caryologique, de la morphologie externe et de la répartition géographique, convaincus de que la combinaison de ces études pourrait contribuer à l'éclaircissement des relations phylogénétiques des espèces, et, par conséquent, à l'établissement de la classification naturelle du groupe. Étant donné que, pour arriver à ce but, il a fallu rassembler toutes les espèces et faire leur étude, le travail a avancé assez lentement, mais nous avons publié les résultats de nos recherches partielles au fur et à mesure que certains sous-groupes ont été étudiés (Fernandes, 1934, 1937 *a*, *b*, 1939 *a*, *b*, 1940, 1943, 1949 *b*; Fernandes et Fernandes, 1946).

À présent, des représentants de toutes les espèces linnéennes ont été examinés, et, par ce fait, le moment est venu de présenter une vue d'ensemble des conclusions de nos recherches. Dans ce but, nous avons élaboré un diagramme (Pl. I), où sont montrées les relations de parenté des espèces qui nous semblent les plus probables d'après nos études. Dans ce travail, nous analyserons tout d'abord les raisons que nous ont amené à concevoir les rapports montrés sur le diagramme, et, ensuite, nous envisagerons les problèmes de la nature et de l'importance des processus qui ont agi et agissent encore dans l'évolution du genre. Nous terminerons en discutant les relations entre la caryologie et la systématique dans ce groupe et en proposant une nouvelle classification du genre.

## L'ESPÈCE ANCESTRALE

Chez le genre *Narcissus* L., on trouve une série aneuploïde de nombres chromosomiques, constituée par les chiffres 7, 10, 11, 13, 15 et 25, dont les trois premiers nombres sont des chiffres de base d'autant de séries polyploïdes. Il est à remarquer que tandis que la garniture des espèces aux chiffres 7 et 13 est constituée surtout par des chromosomes hétérobrachiaux et isobrachiaux (v. Fernandes, 1934, 1939 *a*, *b*, 1943 et 1949 *b*; Fernandes et Neves, 1941; Fernandes et Fernandes, 1946), les espèces aux chiffres 10 et 11 présentent des garnitures où les chromosomes céphalobrachiaux dominent (v. Fernandes, 1934, 1937 *b*, 1940, 1943) et une espèce à n = 15 possède une garniture se composant de chromosomes isobrachiaux, hétérobrachiaux et céphalobrachiaux (Fernandes, 1943). Il y a donc chez le genre *Narcissus* L. trois caryotypes distincts: le premier correspondant aux espèces *N. rupicola* Duf., *N. scaberulus* Henriq., *N. calcicola* Mendonça, *N. Watieri* Maire, *N. juncifolius* Lag., *N. gaditanus* Boiss. et Reut., *N. minutiflorus* Willk., *N. Jonquilla* L., *N. jonquilloides* Willk., *N. Fernandesii* Pedro, *N. viridiflorus* Schousb., *N. triandrus* L., *N. Pseudo-Narcissus* L., *N. asturiensis* Pugsley, *N. cyclamineus* DC., *N. minor* L., *N. odorus* L., *N. poeticus* L., *N. gracilis* Sabine, *N. incomparabilis* Mill. et *N. Bulbocodium* L.; le deuxième aux espèces *N. elegans* Spach, *N. Tazetta* L. et *N. Broussonetii* Lag.; et le troisième à *N. serotinus* L.

L'existence de ces caryotypes pourrait amener à penser que le genre a eu une origine biphylétique. Les caractères de la morphologie externe, la facilité d'hybridation de *N. Tazetta* L. avec les espèces à $x = 7$ et le comportement méiotique de *N. Poetaz* «Alsace», hybride d'espèces appartenant aux deux premiers caryotypes, qui montre que, probablement, tous les 7 chromosomes de la garniture de *N. poeticus* L. peuvent s'apparier avec des chromosomes de *N. Tazetta* L. (v. Fernandes, 1950), ne s'accordent pas avec cette hypothèse. D'autre part, un examen attentif des idiogrammes montre qu'il y a chez les espèces à $x = 10$ et 11 des types chromosomiques semblables à ceux existant chez les espèces à $x = 7$ et on peut constater même que la garniture de *N. serotinus* L. (v. Fernandes, 1943) est

intermédiaire entre les deux autres caryotypes. Ces faits montrent donc *que le genre a eu une origine monophylétique.*

Une fois cette conclusion acquise, une autre question doit se poser. Quel est le nombre de base primaire du genre ?

Dans des travaux antérieurs (FERNANDES et NEVES, 1941 ; FERNANDES, 1943), nous avons montré que les chiffres 13 et 15 ont été secondairement dérivés de 7 et que le nombre 25, trouvé chez *N. dubius* Gouan, a été engendré par l'hybridation d'une forme tétraploïde de *N. juncifolius* Lag. (28 chromosomes) et d'une forme diploïde de *N. Tazetta* L. (22 chromosomes), suivie de duplication chromosomique (FERNANDES, 1937 *a*). En ce qui concerne les chiffres 10 et 11, on constate qu'il existe un rapport assez étroit entre eux, puisqu'on trouve chez une même espèce (*N. Tazetta* L.) des formes à 10 et d'autres à 11 chromosomes. D'autre part, on peut remarquer que les garnitures de ces deux groupes de formes sont constituées par des chromosomes ayant beaucoup de ressemblances. Il est donc probable que ces deux chiffres aient eu une origine commune, ou bien qu'un d'eux ait donné naissance à l'autre. Pour ces raisons, nous pourrons considérer ces deux nombres comme un seul, qui sera désigné par 11(10). De cette façon et étant donné que 10 est multiple de 5, la discussion pourra se borner aux nombres 5, 7 et 11(10). Donc, dans le but de résoudre la question du nombre de base primaire du genre, trois hypothèses peuvent être envisagées :

1) *Le chiffre 11(10) est primitif et aurait engendré le nombre 7.*

Par le fait que 11(10) est le nombre de base le plus fréquent chez la famille des Amaryllidacées, qu'on trouve parmi les espèces de *Narcissus* à $x = 11(10)$ des formes possédant des caractères qui peuvent être considérés comme primitifs (couronne rudimentaire chez *N. Broussonetii* Lag. et petite chez *N. elegans* Spach) et que quelques-unes des espèces de ce groupe possèdent des aires géographiques relativement vastes (*N. Tazetta* L. et *N. elegans* Spach), il semble que cette hypothèse doit être la plus probable. Cependant, contre cette conjecture militent les faits suivants :

*a*) La dérivation de la garniture des espèces à 7 chromosomes à partir de celle des espèces à $x=11(10)$ exige l'admission d'une suite d'événements (translocations qui ont rendu plus longs les bras courts de trois chromosomes; translocations qui ont donné naissance à trois chromosomes appartenant à des types tout à fait différents de ceux existant chez les espèces à $x=11(10)$; et élimination soit de 4 soit de 3 centromères) aussi complexe que l'hypothèse ne peut pas être considérée comme probable;

*b*) Les espèces à $x=11(10)$ sont constituées par des plantes dont la morphologie externe indique une constitution polyploïde (plantes vigoureuses, à bulbes volumineux, à feuilles longues et larges et à inflorescences pourvues de nombreuses fleurs), tandis que les individus de la plupart des espèces à $x=7$ présentent des caractères de diploïdes;

*c*) Le nombre des espèces à $x=11(10)$ est très petit relativement à celui des espèces à $x=7$;

*d*) La forme des chromosomes et le cours de la méiose (Fernandes, 1937 *b*, 1950), montrent que dans les garnitures haploïdes des espèces à $x=11(10)$ il y a répétition de quelques chromosomes (l'homologie de ces éléments, si elle n'est pas complète, est tout au moins partielle), tandis que les garnitures des espèces à $x=7$ ne montrent pas de trace de l'existence de chromosomes répétés, puisqu'elles présentent toujours une méiose régulière avec la formation de 7 bivalents;

*e*) *N. serotinus* L., dont la garniture diploïde se compose de 30 chromosomes, n'est pas un triploïde. D'après la morphologie des chromosomes et le cours de la méiose, cette espèce est très probablement un hiper-tétraploïde dérivé d'une forme à $x=7$ (v. Fernandes, 1943);

*f*) Les garnitures des espèces à $x=11(10)$ sont constituées surtout par des chromosomes hétérobrachiaux à bras courts assez petits et par des chromosomes céphalobrachiaux, c'est-à-dire par des types plus hautement différenciés (Lewitsky, 1931; Levan, 1935; Babcock, Stebbins et Jenkins, 1937; Babcock, 1947; etc.) que ceux qui composent les garnitures des espèces à $x=7$.

2) *Le chiffre 11(10) est dérivé de celui d'une forme ancestrale à $x = 5$, qui a engendré aussi le nombre 7.*

D'après cette hypothèse, les formes à $x = 10$ seraient des tétraploïdes et celles à $x = 11$ des hiper-tétraploïdes. Les espèces à $x = 7$ pourraient avoir été engendrées soit par la duplication de deux chromosomes, soit au moyen du clivage transversal des centromères de deux chromosomes.

En opposition avec cette hypothèse, nous pourrons présenter les objections suivantes:

*a*) Malgré une étude intensive, nous n'avons trouvé jusqu'à présent aucune forme à $2n = 10$;

*b*) La morphologie des chromosomes somatiques des formes à $2n = 20$, bien qu'elle révèle l'existence de deux paires de certains types, ne montre pas qu'on puisse attribuer aux garnitures une constitution vraiment tétraploïde;

*c*) Le cours de la méiose chez *N. Poetaz* «Alsace» (Fernandes, 1950) ne permet pas non plus attribuer à la garniture de *N. Tazetta* L. une constitution tétraploïde;

*d*) L'apparition de trivalents et de tétravalents chez les espèces à $2n = 20$, 21 et 22 est assez rare;

*e*) Le polymorphisme caryologique mis en évidence par la comparaison des garnitures des formes à 20, 21 et 22 chromosomes n'est pas facile à expliquer;

*f*) Dans les garnitures des formes à $x = 11(10)$, il y a prédominance de chromosomes céphalobrachiaux, tandis que l'hypothèse exige prédominance de chromosomes hétérobrachiaux à bras courts relativement longs.

3) *Le chiffre 11(10) aurait été directement dérivé de 7.*

La dérivation postulée par cette hypothèse pourrait avoir eu lieu d'après les deux procédés suivants:

*a*) Clivage transversal des centromères de trois chromosomes de la garniture de la forme ancestrale, suivi de petites translocations qui ont rendu ces centromères sub-terminaux;

*b*) La forme ancestrale à 7 chromosomes aurait donné naissance à des triploïdes. Au moyen de la conjugaison des gamètes formés en plus grande quantité par ces formes (gamètes à 10 et à 11 chromosomes), d'autres formes à $2n = 20$, 21

et 22 auraient été engendrées. Étant donné le fait que, chez les Narcisses, la pollinisation est croisée, les trois garnitures du triploïde pourraient présenter des différences structurelles. De nouvelles altérations de la même nature pourraient apparaître dans le triploïde lui-même, et, par suite de toutes ces altérations, le triploïde pourrait être amené à produire des gamètes ayant une constitution génétique voisine de celle de l'état triploïde, et une garniture dont les éléments s'accoupleraient par paires le plus souvent pendant la méiose. Au moyen de ce mécanisme, les nombres 10 et 11 auraient pu s'établir (Fernandes, 1937 *b*).

D'accord avec le premier point de vue se trouve le fait qu'il y a, dans la garniture de *N. Tazetta* L., deux paires de chromosomes longs et quatre paires de chromosomes courts pourvus de centromères subterminaux, les plus longs pouvant correspondre aux bras longs et les courts aux bras courts des chromosomes qui ont subi la division transversale des centromères (v. Fernandes, 1950). Cependant, le fait qu'il y a dans la garniture *Tazetta* des chromosomes répétés (si l'homologie de ces éléments n'est pas complète, elle est tout au moins partielle), comme l'étude de la méiose chez *N. Poetaz* « Alsace » l'a montré (Fernandes, 1950), ne s'accorde pas avec l'idée de considérer la garniture de *N. Tazetta* L. dérivée de celle d'une forme ancestrale par division transversale des centromères de trois chromosomes. Par contre, l'existence de chromosomes répétés dans la garniture *Tazetta* s'accorde très bien avec le deuxième point de vue, c'est-à-dire avec l'idée de considérer la garniture des formes à 11(10) chromosomes dérivée d'une forme triploïde de l'espèce ancestrale à $x = 7$. Cette hypothèse permet encore d'expliquer les faits suivants :

*a*) L'extraordinaire polymorphisme morphologique de *N. Tazetta* L. ;

*b*) Le polymorphisme caryologique trouvé aussi chez *N. Tazetta* L. ;

*c*) Le comportement des chromosomes pendant la méiose des formes de *N. Tazetta* L. à $2n = 22$ que nous avons rapporté dans un travail antérieur (Fernandes, 1937 *b*).

Étant donné l'explication satisfaisante de tous ces faits, nous croyons pouvoir considérer comme démontrée l'hypothèse que le nombre 11(10) a été dérivé de 7, par suite d'altérations

structurelles survenues chez une forme triploïde de l'espèce ancestrale du genre.

De cette façon, nous sommes amenés à conclure *que le nombre de base primaire du genre* Narcissus *est 7 et que, par conséquent, la garniture haploïde de l'espèce ancestrale devrait se composer de 7 chromosomes.*

Du point de vue écologique, on constate qu'aux espèces du genre *Narcissus* correspondent quatre *habitats* principaux : fentes des rochers des montagnes plus ou moins élevées où quelque humus s'est accumulé ; prairies des montagnes ; prairies des plaines plus ou moins écartées de la mer ; et prairies et sables des régions côtières.

Il est à remarquer que la plupart des espèces diploïdes et les formes diploïdes des espèces où l'existence de polyploïdie a été reconnue croîssent surtout dans les montagnes, soit seulement dans les fissures des rochers ou des cailloux (*N. rupicola* Duf., *N. scaberulus* Henriq., *N. calcicola* Mendonça, etc.), soit simultanément dans les fentes des rochers ou des cailloux et dans les prairies des montagnes (*N. Jonquilla* L., *N. triandrus* L., *N. juncifolius* Lag. et *N. Bulbocodium* L.), soit seulement dans les prairies des régions montagneuses (*N. Pseudo-Narcissus* L. et *N. poeticus* L.). Par contre, on constate que la plupart des plantes croissant dans les prairies et dans les sables des régions côtières correspondent à des espèces ayant une constitution polyploïde (*N. serotinus* L., *N. Tazetta* L., *N. Broussonetii* Lag., *N. elegans* Spach et *N. viridiflorus* Schousb.) ou à des formes polyploïdes dont les diploïdes respectifs croîssent en général dans les montagnes (*N. Bulbocodium* L.).

L'évidence semble donc indiquer l'évolution suivante : fentes des rochers → prairies des régions montagneuses → prairies des régions plaines → prairies et sables des régions côtières. *L'espèce ancestrale du genre devrait certainement croître dans les fentes des rochers des montagnes.* De ce point de vue, l'espèce ancestrale serait donc comparable à *N. rupicola* Duf., *N. scaberulus* Henriq. et *N. calcicola* Mendonça. Il est à remarquer que ces espèces, en même temps qu'elles présentent des caractères primitifs du point de vue écologique, appartiennent à un sous-groupe de la section *Jonquilleae* DC. (v. Fernandes, 1939*b*)

qui peut être considéré primitif en ce qui concerne la répartition géographique (aire disjointe assez étendue, depuis le Grand Atlas jusqu'aux montagnes de la province de Léon et du nord du Portugal) et quelques caractères de la morphologie externe (feuilles étroites et fleurs jaunes peu odorantes). Il est à remarquer de plus que l'idiogramme des espèces de ce sous-groupe, correspondant à la formule 2 LL + 4 Ll + 2 Lp + 2 lı + 2 lp + 2 Pp', possède les caractères les plus primitifs du genre (Fernandes, 1939*b*). De cette façon, *il est très probable que l'espèce ancestrale ait été pourvue d'une garniture chromosomique semblable à celle qu'on trouve à présent chez ces espèces de la section* Jonquilleae *DC.*

L'étude de la répartition géographique montre que la plupart des espèces du genre (v. Fernandes, 1939 *b*) possèdent des représentants dans les montagnes comprises entre les détroits Bétique et Sud-Rifain. On constate aussi que quelques espèces se trouvent simultanément de part et d'autre de la Méditerranée (*N. Bulbocodium* L., *N. serotinus* L., *N. elegans* Spach, *N. Tazetta* L., *N. rupicola* Duf. et *N. viridiflorus* Schousb.).

*Il est donc presque certain que le centre d'origine et de dispersion du genre* Narcissus *L. ait été la région qui a été jadis constituée par une partie du sud-est de l'Espagne et la région correspondant à la partie la plus occidentale de la Méditerranée actuelle reliée au nord de l'Afrique.*

Les recherches paléogéographiques (v. Fernandes, 1943) ont montré qu'au pleistocène la Méditerranée était probablement divisée en deux mers intérieures, par le fait que deux liaisons existaient entre l'Europe et le nord de l'Afrique. Une de ces liaisons était celle que nous considérons comme correspondant au centre de dispersion des Narcisses, tandis que l'autre était constituée par l'Italie, la Sicile, Malte, nord de la Tunisie et les régions intermédiaires aujourd'hui effondrées sous les eaux de la Méditerranée.

Étant donné que *N. serotinus* L., *N. Tazetta* L. et *N. elegans* Spach se trouvent en Sicile et dans le sud et l'ouest de l'Italie, il est évident que ces espèces ont dû avoir gagné ces régions en peuplant la dernière liaison. De cette façon, nous devrons *considérer très probable que l'espèce ancestrale ait fait son apparition au commencement du Quaternaire.*

Du point de vue morphologique, cette forme ancestrale serait une petite plante bulbeuse, croissant dans les fissures des rochers où quelque humus s'est accumulé, à feuilles étroites, vertes, étalées, à hampe florale cylindrique, à ombelle pluriflore et à fleurs pédonculées, petites, jaunes, non-odorantes, à tube relativement large, à couronne rudimentaire et à étamines libres égales ou sub-égales.

Après avoir peuplé les montagnes qu'au commencement du Quaternaire reliaient l'Espagne au Maroc et probablement aussi les régions limitrophes, cette forme, d'une façon presque explosive, a engendré d'autres qui sont devenues, respectivement, les souches des sections *Jonquilleae* DC., *Serotini* Parl., *Hermione* (Salisb.) Spreng., *Helena* (Haw.) Aschers. et Graebn. et *Ganymedes* Schult. f. et des sous-genres *Ajax* Spach et *Corbularia* (Salisb.) Pax, tandis qu'elle disparaissait.

Voyons maintenant l'histoire probable de chacun de ces groupes, en tenant compte des données apportées par la caryologie, la morphologie externe et la répartition géographique (voir toujours le diagramme de la Pl. I).

## SOUS-GENRE *EUNARCISSUS* PAX

### Section *Jonquilleae* DC.

Probablement au bord de son aire, l'espèce ancestrale aurait engendré *N. rupicola* Duf., espèce qui présenterait, par rapport à la première, des fleurs solitaires, sessiles ou brièvement pédonculées, plus grandes, légèrement odorantes, à couronne plus développée et aux filets inégaux, disposés en deux rangs superposés. Les différences pourraient bien avoir été engendrées par mutation de quelques gènes et elles auraient rendu la nouvelle espèce mieux adaptée, par le fait que sa reproduction aurait été devenue plus assurée. De cette façon, *N. rupicola* Duf., croissant, comme la forme ancestrale, dans les fissures des rochers, a élargi rapidement son aire vers le nord et vers le sud, de telle façon qu'au moment de l'ouverture du détroit de Gibraltar, il occupait déjà une aire qui lui a permis de persister dans les montagnes du sud d'Espagne

et du nord du Maroc, tandis que l'espèce primitive serait partiellement détruite. L'aire de *N. rupicola* Duf. aurait ainsi été divisée en deux parties par l'ouverture du détroit de Gibraltar et chacune de ces deux aires va maintenant s'élargir. En Afrique, *N. rupicola* Duf. a avancé vers le sud-ouest jusqu'à gagner le Grand Atlas. Là, peut-être au bord de son aire de distribution, il a engendré, probablement par mutation de gènes, la var. *Marvieri* Jah. et Maire qui, à son tour, par mutation des gènes contrôlant la production des pigments jaunes de la fleur, a engendré *N. Watieri* Maire, à fleur blanche (fig. 1).

En Espagne, *N. rupicola* Duf. a avancé surtout vers le nord-ouest et ainsi, après avoir occupé le massif de la Sierra Mágina, il s'est installé dans les montagnes de la Nouvelle-Castille et de l'Estrémadure espagnole et, de là, il a continué, en gagnant les montagnes du sud de la Vieille-Castille, de Léon et ceux du centre et du nord du Portugal (fig. 1).

Après avoir traversé l'Estrémadure espagnole et l'Alentejo, *N. rupicola* Duf. a engendré, sur le bord occidental de son aire, probablement aussi par mutations de gènes, le *N. calcicola* Mendonça, qui a réussi à s'installer dans la Serra d'Arrábida (1), au sud du Tage, et dans le massif de Mira d'Aire, au nord de ce fleuve (fig. 1).

D'autre part, en descendant des montagnes de la région centrale du Portugal, *N. rupicola* Duf. a engendré, probablement par mutation de gènes aussi, le *N. scaberulus* Henriq., qui s'est installé dans la région granitique d'Oliveira do Hospital et d'Oliveira do Conde (fig. 1).

(1) La remarquable découverte de *N. calcicola* Mendonça dans la Serra d'Arrábida est toute récente et elle a été faite par M. le Ing. A. R. PINTO DA SILVA, Estação Agronómica Nacional, Sacavém, qui a bien voulu nous informer qu'il a herborisée cette espèce, pour la première fois, au mois janvier 1949, dans une prairie située d'un et d'autre côté de la route qui mène au Portinho et au Couvent. Ensuite, pendant la même excursion, il a rencontré la même espèce croissant dans les fentes des rochers calcaires de la Serra de S. Luís. En 1951, finalement, BENTO RAINHA a herborisé aussi *N. calcicola* dans un endroit voisin de la première localité.

Nous remercions vivement M. le Ing. A. R. PINTO DA SILVA pour tous ces renseignementes, ainsi que pour l'envoi de quelques bulbes qui nous ont permis de faire l'étude caryologique. Cette étude nous a montré que les plantes de la Serra d'Arrábida possèdent des garnitures semblables à celles des plantes de Mira d'Aire.

Les déductions que nous venons de faire son pleinement justifiées, par le fait que *N. Watieri* Maire, *N. scaberulus* Henriq. et *N. calcicola* Mendonça sont assez voisins de *N.*

Fig. 1. — Carte montrant la répartition géographique de *N. rupicola* Duf., *N. rupicola* Duf. var. *Marvieri* Jah. et Maire, *N. Watieri* Maire, *N. scaberulus* Henriq. et *N. calcicola* Mendonça. Les flèches indiquent les directions des probables migrations.

*rupicola* Duf. soit du point de vue de la morphologie externe, soit du point de vue caryologique (existence d'idiogrammes semblables chez toutes ces espèces).

La forme ancestrale, par suite d'altérations structurelles

(v. Fernandes, 1939 *b*) accompagnées probablement de mutations de gènes, parmi lesquelles on doit compter une qui a provoqué

Fig. 2. — Aire géographique de *N. juncifolius* Lag. Les endroits cités pour Menorque et Corse sont douteux. Les flèches indiquent les directions des probables migrations.

la diminution de la longueur des chromosomes, a engendré une autre espèce, *N. juncifolius* Lag., qui, étant pourvue d'une

ombelle pluriflore, à fleurs intensément jaunes et très odorantes, a élargi rapidement son aire. Du fait que *N. juncifolius* Lag. ne se trouve pas en Afrique du Nord, il est probable que cette espèce se soit différenciée à l'endroit le plus avancé vers le nord-est de l'aire de l'espèce primitive, probablement dans la région de Grenade. À partir de cette région, *N. juncifolius* Lag. a gagné d'autres contrées (fig. 2): 1) tout d'abord, il a avancé vers le nord et le nord-ouest, en occupant la Catalogne, l'Aragon et le sud de la Navarre; ensuite, il a traversé les Pyrénées et il a gagné le midi de la France, en même temps qu'il a avancé aussi un peu vers le nord dans ce pays; 2) au sud, dans la province de Grenade, il a avancé vers l'ouest, en gagnant Cordoue et la côte atlantique de l'Andalousie, à Puerto Real et Sanlúcar de Barrameda.

Pendant ses migrations *N. juncifolius* Lag. a engendré des formes tétraploïdes. Une de ces formes a rencontré sur sa route, probablement au nord de la province de Valence, une forme de *N. Tazetta* L. à 2n = 22. Par l'hybridation de ces deux formes, suivie de duplication chromosomique, une nouvelle espèce, *N. dubius* Gouan, à 2n = 50, a pris naissance (1). Cet hybride, devenu stable et fertile par suite de la duplication chromosomique, a avancé (fig. 3) vers le nord et le nord-ouest, a dépassé les Pyrénées et a gagné le midi de la France. Dans la zone côtière de la Catalogne, *N. dubius* Gouan s'est croisé à nouveau avec *N. juncifolius* Lag., en engendrant *N. Pujolii* Font-Quer.

En descendant des montagnes de la province de Grenade vers le littoral, *N. juncifolius* Lag., peut-être par perte d'un segment chromosomique, a engendré *N. gaditanus* Boiss. et Reut. qui a avancé vers l'ouest à travers la région côtière de

(1) Par le fait que des formes tétraploïdes de *N. juncifolius* Lag. n'ont pas encore été trouvées à l'état spontané, nous pourrons encore supposer que le croisement dont *N. dubius* Gouan a été issu a eu lieu entre un gamète non-réduit produit par une forme diploïde de *N. juncifolius* Lag. et un gamète normal de *N. Tazetta* L. à n = 11. Cependant, étant donné le fait que des formes tétraploïdes se forment assez souvent à l'état spontané chez presque toutes les espèces de *Narcissus*, nous croyons plus probable la première hypothèse, qui admet l'existence de formes tétraploïdes de *N. juncifolius* Lag. à l'état spontané.

l'Atlantique, en gagnant presque l'extrémité sud-ouest de la Péninsule Ibérique (fig. 4). La forme dont *N. gaditanus* Boiss, et Reut. est issue aurait engendré aussi *N. minutiflorus* Willk., qui croît à peu près dans la même aire de *N. gaditanus* Boiss. et Reut. (fig. 4).

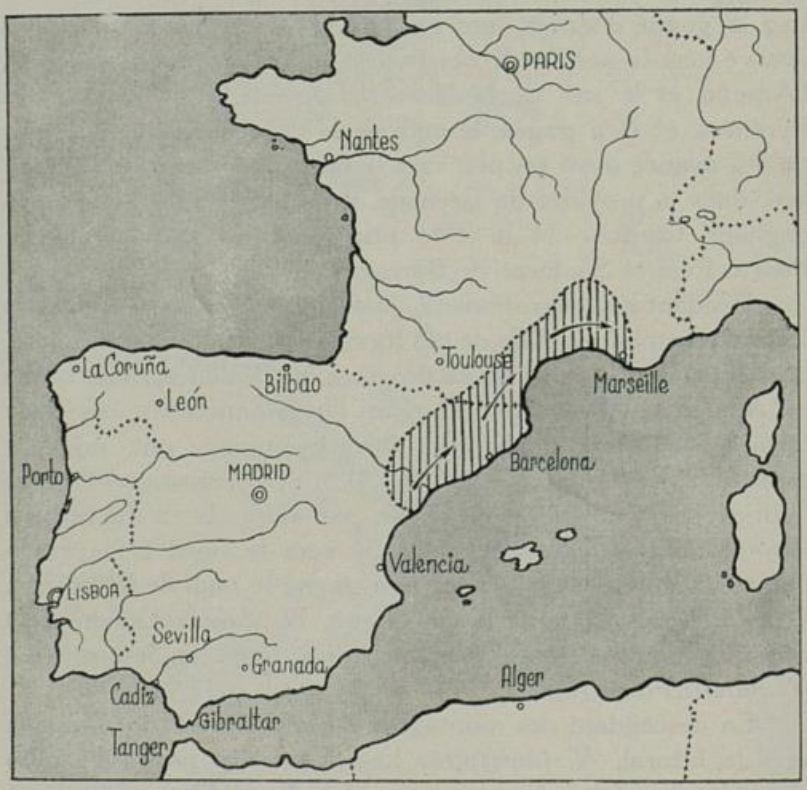



Fig. 3. — Aire géographique de *N. dubius* Gouan. Les flèches indiquent la direction de la migration.

Il nous semble légitime tirer ces conclusions, puisque *N. gaditanus* Boiss. et Reut. et *N. minutiflorus* Willk. sont assez voisins de *N. juncifolius* Lag. en ce qui concerne les caractères de la morphologie externe, ils occupent le bord de l'aire de l'espèce considérée comme parente et ils possèdent des idiogrammes que ne diffèrent de celui de *N. juncifolius* Lag. que dans une paire chromosomique, qui est du type Pp'

chez *N. juncifolius* Lag. et du type P. chez *N. gaditanus* Boiss. et Reut. et *N. minutiflorus* Willk. (pour une discussion plus détaillée voir Fernandes, 1939 *b*).

Par suite d'altérations géniques provoquées par des translocations (v. Fernandes, 1939 *b*) et probablement aussi par

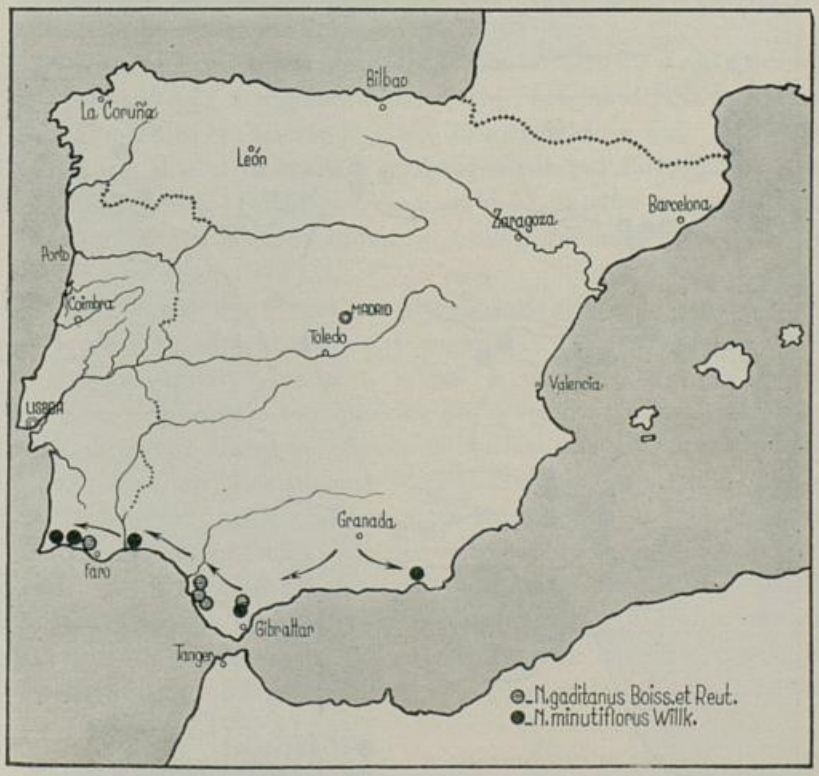



Fig. 4.— Aires géographiques de *N. gaditanus* Boiss. et Reut. et *N. minutiflorus* Willk. Les flèches indiquent les directions des probables migrations.

l'action de mutations factorielles, l'espèce ancestrale aurait engendré une forme qui a donné naissance au *N. Jonquilla* L., qui, au moment des effondrements de la Méditerranée occidentale, croissait déjà dans les montagnes de la côte de l'Espagne actuelle. Alors commencent ses migrations (fig. 5): 1) vers le nord, pour gagner tout d'abord Valence et ensuite la Catalogne et les montagnes voisines des sources du Douro; 2)

des sources du Douro vers l'ouest, le long du lit du fleuve, pour gagner le Portugal à Barca d'Alva, Freixo de Espada à Cinta, Pocinho et Pinhão ; 3) vers le nord-ouest, pour gagner les monts des alentours de Toledo et la Sierra de Guadalupe ; 4)

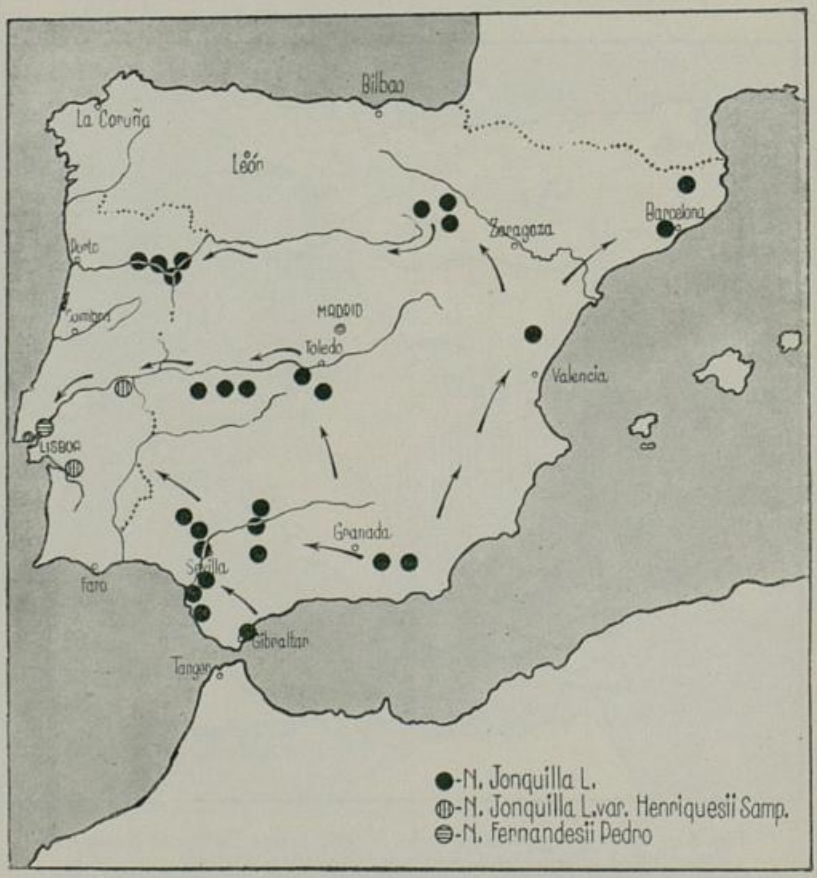



Fig. 5.— Carte montrant la répartition géographique de *N. Jonquilla* L., *N. Jonquilla* L. var. *Henriquesii* Samp. et *N. Fernandesii* Pedro. Les flèches indiquent les directions des probables migrations.

de ces régions vers l'ouest le long du lit du Tage ; 5) vers le sud-ouest, en descendant les montagnes de la province de Grenade, pour conquérir une partie intérieure de la province de l'Andalousie et la zone côtière comprise entre Gibraltar et Sanlúcar de Barrameda.

Il est à remarquer que les migrations vers le sud-ouest et l'ouest ont suivi le cours des fleuves Guadalquivir, Tage et Douro et qu'au Portugal l'espèce ne se trouve que croissant dans les fissures des cailloux des lits et des rives des fleuves. Il semble donc que le transport des bulbes et probablement des graines par les eaux joue un rôle assez important en ce qui concerne la dissémination de cette espèce.

Vers le bord ouest de l'aire située au sud du Tage (fig. 5), *N. Jonquilla* L. a engendré la variété *Henriquesii* Samp. (Castelo de Vide et Torrão) et, en descendant le long du lit du Tage, il a donné naissance, probablement par l'inactivation de quelques gènes (Fernandes, non publié), à une autre espèce, *N. Fernandesii* Pedro, qu'on a trouvé récemment à Samora Correia (Pedro, 1947).

En descendant vers le littoral atlantique d'Espagne, *N. Jonquilla* L. a probablement engendré des formes tétraploïdes, grâce auxquelles il a réussi à croître dans la région côtière. Ces formes tétraploïdes ont alors trouvé sur leur route, probablement dans la région délimitée par une ligne reliant Cádiz, Sevilla, Grazalema, Medina-Sidonia, Chiclana, Cádiz, *N. gaditanus* Boiss. et Reut. avec lequel elles se sont croisées. De ce croisement (1), une nouvelle espèce à 2n = 21, *N. jonquilloides* Willk., est née. Cette espèce, accompagnée de *N. gaditanus* Boiss. et Reut. et de *N. minutiflorus* Willk., a avancé après à travers la région littorale du sud de l'Andalousie et du Portugal (fig. 6) presque jusqu'à gagner le Cap St. Vincent (v. Fernandes, 1939 *a*).

S'avoisinant de la région où aujourd'hui se place Gibraltar, l'ancêtre de *N. Jonquilla* L. a engendré un tétraploïde qui est devenu le *N. viridiflorus* Schousb., puisque l'idiogramme de cette espèce correspond à la duplication de celui de *N. Jonquilla* L.

---

(1) Comme pour *N. dubius* Gouan, nous pourrions supposer, par le fait que nous n'avons pas trouvé jusqu'à présent des formes tétraploïdes de *N. Jonquilla* L. à l'état spontané, que *N. jonquilloides* Willk. a été issu du croisement d'un gamète non-réduit de *N. Jonquilla* L. avec un gamète haploïde de *N. gaditanus* Boiss. et Reut. Cependant, nous croyons que des formes tétraploïdes de *N. Jonquilla* L. existent à l'état spontané et, par conséquent, que la première hypothèse est la plus probable.

Cette nouvelle espèce, formée peut-être peu de temps avant l'ouverture du détroit de Gibraltar, a avancé surtout vers le sud, le long de la côte atlantique africaine. Après l'ouverture du détroit de Gibraltar, *N. viridiflorus* Schousb. a poursuivi sa progression dans cette même direction, en occupant la zone

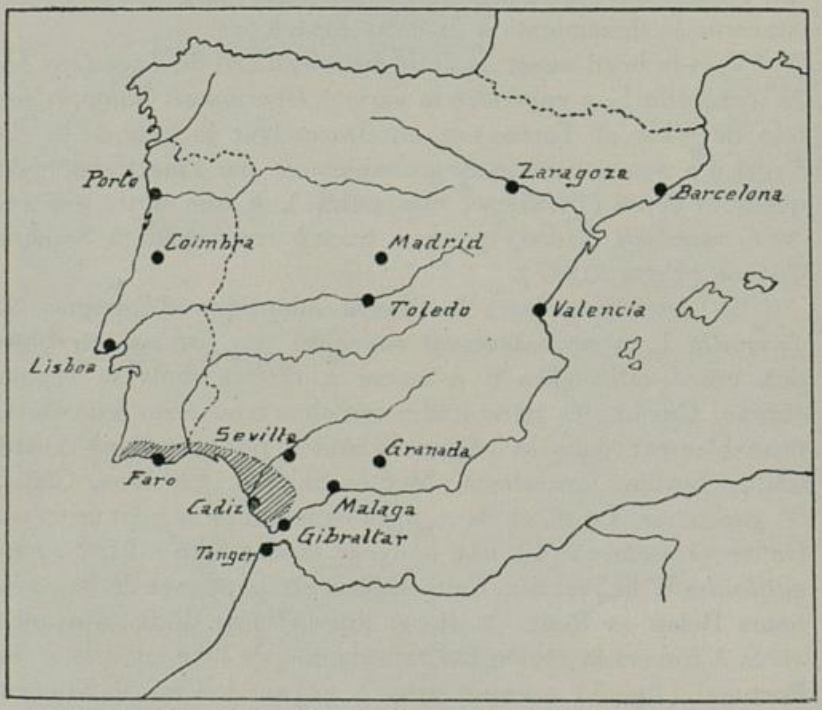



Fig. 6.— Aire géographique de *N. jonquilloides* Willk. La migration a eu lieu le long de la région côtière, depuis la région voisine de Cádiz jusqu'au Cap St. Vincent.

côtière jusqu'au Cap Cantin. Simultanément, il a réussi à peupler la région littorale méditerranéenne nouvellement formée de la péninsule des Djabala, tandis qu'en Espagne son aire, constituée par la région de Gibraltar et ses alentours, est restée sans s'agrandir d'une façon sensible (fig. 7).

*N. intermedius* Lois. possède 17 chromosomes somatiques et ce nombre, ainsi que la morphologie des chromosomes (v. Fernandes, 1934), montrent, en toute évidence, qu'il s'agit d'un

hybride de *N. Tazetta* L. et *N. Jonquilla* L., d'accord avec les points de vue de Bowles (1934).

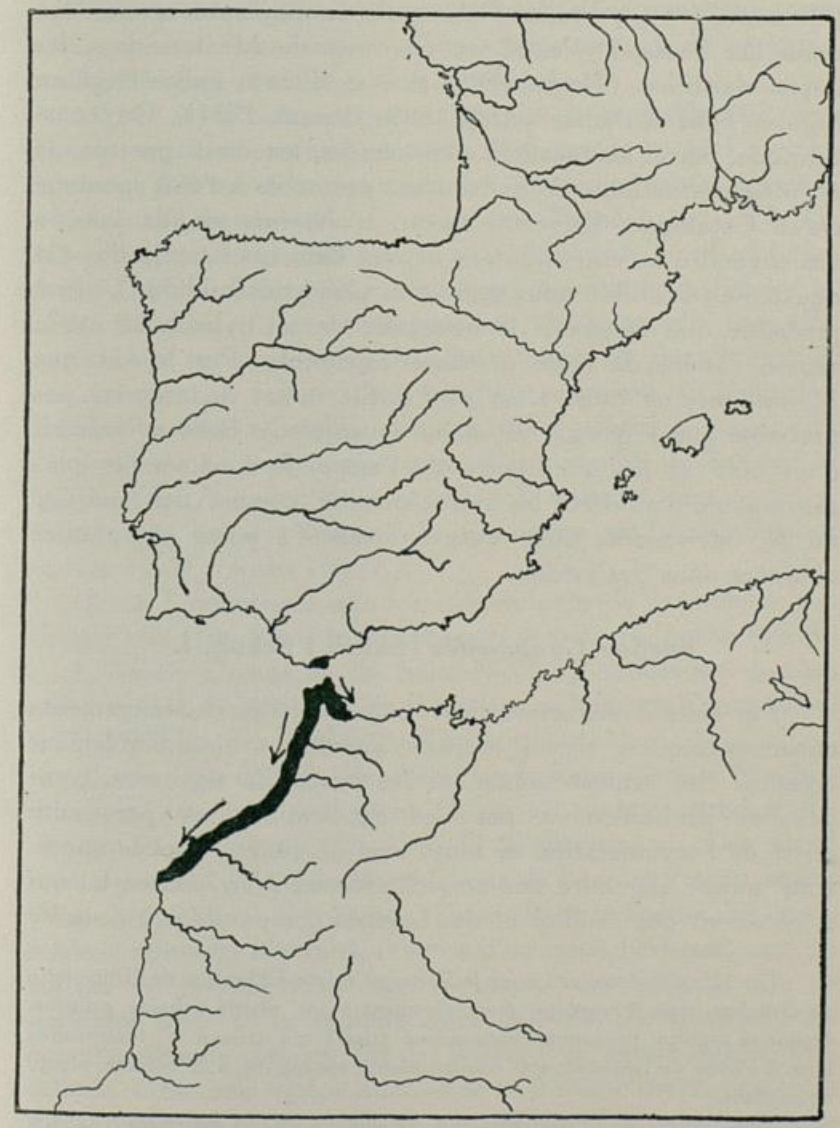


Fig. 7.— Aire géographique de *N. viridiflorus* Schousb. Les flèches indiquent les directions des migrations.

On a signalé l'existence de ce Narcisse à l'état spontané aux localités suivantes : Catalogne : Cadaqués, aux alentours du Cap

de Nordfeo (Baker, 1888; Colmeiro, 1889; Willkomm, 1893; Lázaro é Ibiza, 1906; Cadevall, 1933); Portugal (1): Póvoa de Lanhoso (Colmeiro, 1889); France: alentours de Bayonne et de Dax dans les Basses-Pyrénées, et environs de Menton dans les Alpes-Maritimes (Rouy, 1912; Bowles, 1934); Italie: Pegli en Ligure (Fiori et Paoletti, 1896-1898; Bowles, 1934). On constate que, parmi les localités mentionnées, les deux parents de *N. intermedius* Lois. ne se trouvent ensemble à l'état spontané qu'en Catalogne. De cette façon, si *N. intermedius* Lois. a été engendré à l'état spontané et non dans quelque jardin (la deuxième possibilité nous semble la plus vraisemblable), il est probable que l'endroit de naissance de cet hybride ait été la région côtière de cette province espagnole. Par le fait que *N. intermedius* Lois. n'est pas fertile, nous ne croyons pas probable que l'hybride ait émigré jusqu'aux Basses-Pyrénées d'un côté et jusqu'à Ligure de l'autre. Il nous semble plus raisonnable considérer les autres localités comme des endroits où *N. intermedius* Lois. s'est naturalisé à partir de plantes cultivées dans des jardins.

## Section *Ganymedes* (Salisb.) Schult. f.

Par suite d'altérations provoquées par des réarrangements chromosomiques, parmi lesquels on doit vraisemblablement compter des translocations et des pertes de segments, compensées probablement par des duplications, et par suite aussi de l'accumulation de mutations de gènes, l'espèce ancestrale aurait engendré une nouvelle forme, *N. triandrus* L., qui a conservé des feuilles et des hampes comparables à ceux de

(1) L'exemplaire cité pour le Portugal existe à l'herbier de l'Université de Coimbra, mais il correspond certainement à une plante cultivée, puisque, depuis sa récolte, personne (nous-même aussi) n'a trouvé *N. intermedius* Lois. à Póvoa de Lanhoso, soit comme plante spontanée, soit comme plante naturalisée.

Vasconcellos (1940) rapporte l'existence de *N. intermedius* Lois. à Barca d'Alva, croissant sur les rives du Douro, dans des conditions tout à fait spontanées. Cependant, l'examen d'échantillons provenant de cette même localité et qui nous ont été aimablement envoyés par la « Missão do Estudo Fitogeográfico da Região Duriense », nous a montré qu'il s'agit de *N. Jonquilla* L.

leur ancêtre, en même temps qu'elle aurait acquis des caractères nouveaux : tube du périgone longuement cylindrique élargi supérieurement, divisions périgonales réfléchies, couronne assez développée et étamines aux filets soudés au tube du périgone et disposées en deux verticilles superposés.

Après sa différenciation, qui aurait eu probablement lieu dans les montagnes de la province de Grenade après l'engloutissement des terres correspondant à la Méditerranée occidentale actuelle, la nouvelle forme aurait donné naissance à des descendants qui auraient émigré vers l'ouest, le nord-ouest et le nord de la Péninsule Ibérique, en gagnant tout d'abord la Sierra Morena et les montagnes de la région de Jaen. En poursuivant les migrations, ils auraient avancé vers l'ouest et le nord-ouest, à travers l'Estrémadure espagnole, la Nouvelle-Castille, la Vieille-Castille et Léon, pour gagner la région du Portugal située à peu prés au nord du parallèle de Setúbal, la Galice et les Asturies. En continuant à avancer vers le nord, ils auraient peuplé Valence, la Catalogne et l'Aragon, pour arriver aux Pyrénées (fig. 8).

Il est à remarquer que les descendants de la souche des *Ganymedes* (fig. 8) se trouvent aussi aux Iles Glénans (île du Loch, île de Drenec et île Saint-Nicolas), situées sur la côte sud-ouest du département du Finistère, au large de Concarneau, à 15 ou 20 km. de la côte (v. Chevalier, 1924).

Il est très difficile de résoudre la question si le Narcisse des Iles Glénans y est spontané ou s'il y a été introduit. En discutant le problème, Chevalier dit le suivant : « ... Des arguments peuvent être donnés en faveur de l'une et l'autre hypothèse. La plante a l'apparence d'une plante indigène : les bancs sableux couverts d'humus, revêtus d'un tapis herbeux, sont sa station de prédilection ; sous le climat des Glénans elle se multiplie bien et la rapidité avec laquelle elle a envahi les champs abandonnés en est la preuve ; ce serait une station relique. C'est une espèce atlantique et il existe divers exemples de ces plantes à aire disjointe, spontanées depuis au moins la fin du quaternaire à la fois en Espagne et dans le sous-secteur ligéro-armoricain. Plusieurs de ces espèces occidentales ont une aire bien disjointe et leur présence, spécialement dans les îles, peut s'expliquer par l'isolement des flores insulaires comme

l'a établi A. R. Wallace (*Island life*, 2e éd., London, 1895). C'est en outre une espèce pure ou plutôt un jordanon d'allure

Fig. 8.— Carte montrant la répartition géographique de *N. triandrus* L. *sensu amplo*. Les flèches indiquent les directions des probables migrations.

paléoendémémique et l'on sait que l'homme cultive surtout des néoformes hybrides dont la descendance est souvent variable même quand la plante retourne à l'état sauvage.

« Par contre, d'autres faits militent en faveur d'une intro-

duction ancienne. La plupart des espèces de Narcisses ont été cultivées depuis les temps les plus reculés; certaines formes du groupe *Ganymedes* répandues à l'Ouest de la Péninsule Ibérique l'ont été certainement et l'on sait que depuis l'époque phénicienne et peut-être avant, des rapports constants ont existé par la mer entre les côtes d'Espagne et les îles bretonnes (insulæ veneticæ de Pline). Le *Narcissus reflexus* a donc pu être apporté involontairement d'Espagne ou même être planté comme l'a été le *Smyrnium olusatrum* abondamment cultivé à l'époque romaine et jusqu'au Moyen-Age et qui s'est naturalisé à l'île Saint-Nicolas où il est commun près des ruines d'habitations. Le Narcisse se serait répandu d'abord aux alentours des maisons et ensuite dans les jachères et les prés de l'archipel. On sait que divers Narcisses des herbages de l'Ouest (*N. poeticus, N. incomparabilis, N. biflorus*) ont une origine analogue ». (Chevalier, *l. c.*, p. 544-545).

Étant données les migrations des *Ganymedes* et qu'aucun représentant de ce groupe n'existe sur la côte atlantique de la France, nous ne pourrons expliquer la spontanéité du Narcisse des Iles Glénans qu'en admettant que, à une époque non très éloignée, la côte française du Golfe de Gascogne, comprise entre Hendaye et le Finistère, s'avançait dans la mer sur une distance de quelques dizaines de kilomètres. Dans ces conditions, le Narcisse aurait avancé du nord d'Espagne à travers l'ancienne côte française jusqu'à gagner le Finistère. Ensuite, l'ennoyement de la plupart de la région côtière aurait eu lieu, en restant seulement quelques îles, parmi lesquelles seules les Glénans auraient conservé le Narcisse.

Bien qu'il y a des preuves que l'engloutissement dans la mer de quelques terres de l'extrémité du Finistère a eu lieu (v. Chevalier, 1924), l'absence de tout représentant des *Ganymedes* dans toutes les îles situées au sud des Glénans, dont quelques-unes possèdent des surfaces relativement considérables (île d'Oléron, île de Rè, île d'Yeu, île de Noirmoutier, Belle Ile et île de Groix) ne s'accorde pas très bien avec cette hypothèse, bien que nous pourrions admettre que l'engloutissement des terres a produit des conditions spéciales qui ont amené à la disparition du Narcisse dans ces îles.

Le fait qu'on ne trouve pas à présent des îles le long de

la côte entre Hendaye et l'embouchure de la Gironde met en doute que les terres émergées que notre hypothèse exige auraient existé. Par ce fait et étant donné que le groupe *Ganymedes* doit être récent et que les populations des Iles Glénans doivent avoir été issues d'un petit nombre de plantes (par le fait que ce Narcisse se multiplie surtout par des graines, la multiplication végétative ne pourra pas être invoquée pour expliquer l'uniformité des populations), nous croyons plus probable que le Narcisse des Iles Glénans y ait été introduit par l'action, soit consciente, soit inconsciente, de l'homme, à partir de plantes croissant dans le nord ou le nord-ouest d'Espagne (1).

Pendant leurs migrations, les descendants de la souche des *Ganymedes* ont engendré plusieurs formes: var. *concolor* (Haw.) Baker, var. *pulchellus* (Salisb.) Baker, var. *Loiseleurii* Rouy et var. *albus* (Haw.) Baker (v. Fernandes, 1949 *b*), qui peuvent être rassemblées dans l'espèce linnéenne *N. triandrus* L.

La carte de la répartition géographique (fig. 9) montre que la var. *concolor* croît dans le sud et le centre de la Péninsule Ibérique, tandis que la var. *cernuus* occupe la région située à peu près au nord du parallèle de Madrid. Étant donné que le centre de dispersion du genre *Narcissus* correspond à la région qui a été jadis constituée par une partie du sud-est d'Espagne et la région correspondant à la partie la plus occidentale de la Méditerranée actuelle reliée au nord d'Afrique, il est probable que la forme la plus ancienne soit la var. *concolor*. D'accord avec ce point de vue, se trouve le fait que cette variété possède des caractères qui peuvent être considérés comme primitifs dans le groupe: fleurs petites, jaunes, à couronne relativement courte.

Malheureusement, nous ne connaissons pas encore la génétique de la couleur des fleurs des *Ganymedes*. Cependant, nous croyons probable que cette couleur soit dans la dépendance

(1) Il y a dans le nord-ouest d'Espagne (Sierra del Suido, en Galice) des plantes de la var. *cernuus* (Salisb.) Baker qui s'avoisinent considérablement du Narcisse des Iles Glénans (var. *Loiseleurii* Rouy) en ce qui concerne la taille des fleurs. Étant donné que le Narcisse des Iles Glénans est surtout caractérisé par les grandes dimensions des fleurs, il semble que l'introduction de la plante dans ces îles pourrait avoir été consciente, l'introducteur ayant choisi, dans le nord d'Espagne, précisément les échantillons qu'il a considéré les plus beaux d'après la plus grande taille des fleurs.

d'un système de gènes, où il faut distinguer des facteurs contrôlant la couleur des divisions périgonales et d'autres celle de la couronne. De cette façon, par mutation de quelques-uns de ces gènes, la var. *concolor* aurait engendré, d'un côté, la

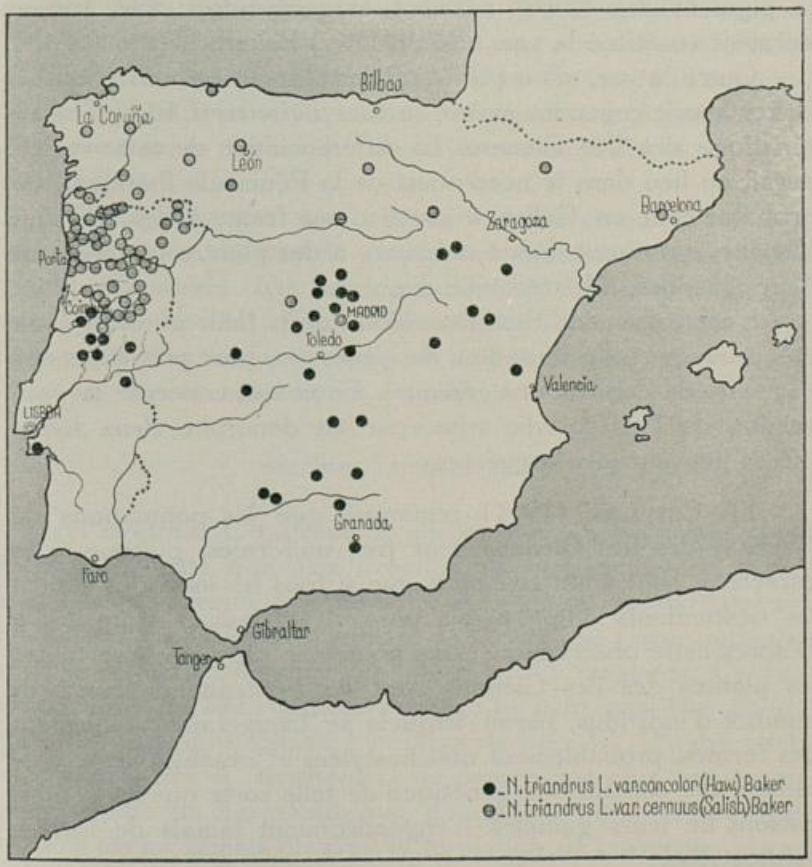



Fig. 9.— Carte de la Péninsule Ibérique, montrant la répartition de *N. triandrus* L. var. *concolor* (Haw.) Baker et *N. triandrus* L. var. *cernuus* (Salisb.) Baker.

var. *cernuus*, pourvue de fleurs concolores d'un jaune-soufre, et, de l'autre, la var. *pulchellus*, à couronne plus pâle que les divisions périgonales.

Par suite de la ségrégation d'hétérozygotes, la var. *cernuus* aurait donné naissance à plusieurs formes, ce qui donnerai

l'explication du fait de la variabilité de la couleur des fleurs depuis le jaune jusqu'au pâle-blanchâtre.

Par suite de la ségrégation des mêmes formes hétérozygotes, des homozygotes récessifs, dépourvus de la capacité d'élaborer le pigment des fleurs, auraient été engendrés. Ces formes auraient constitué la var. *albus* (Haw.) Baker.

Outre la var. *albus* (Haw.) Baker, la var. *cernuus* (Salisb.) Baker aurait engendré encore la var. *Loiseleurii* Rouy, caractéristique des Iles Glénans. La différenciation de cette variété aurait eu lieu dans le nord-ouest de la Péninsule Ibérique, très probablement en Galice, à partir d'une forme à fleur presque blanche, qui aurait donné naissance à des plantes pourvues de fleurs grandes, à hétérostylie dimorphe.

L'accroissement des dimensions de la fleur pourrait avoir été provoqué par mutation de gènes ou, plus probablement, par suite de duplications géniques. En ce qui concerne la conversion de l'hétérostylie trimorphe en dimorphe, deux hypothèses peuvent être suggérées:

1) Chevalier (1924) remarque que les populations du Narcisse des Iles Glénans sont très uniformes, puisque «les caractères sont aussi constants que si tous les individus étaient les descendants d'une lignée pure». (Chevalier, *l. c.*, p. 548). D'après cette observation, nous pourrions supposer que toutes les plantes des Iles Glénans sont les descendants d'un petit nombre d'individus, parmi lesquels se trouveraient seulement des formes, probablement dolichostylées et brachystylées, possédant une constitution génétique de telle sorte que les combinaisons de leurs gamètes n'engendreraient jamais de formes médiostylées;

2) Probablement par mutation d'un gène associé avec le facteur ou les facteurs déterminants du caractère médiostylé, les combinaisons d'où les formes médiostylées devraient être issues ont été devenues léthales.

Les formes de *N. triandrus* L. s'hybrident facilement avec les autres espèces du genre et ces hybridations ont souvent lieu dans les conditions naturelles. Par suite de ces hybridations, de nouvelles formes ont été engendrées: *N. Johnstonii* Pugsley, provenant du croisement d'une forme tétraploïde de *N. Pseudo*

*Narcissus* L. et d'une forme diploïde de *N. triandrus* L. var. *cernuus* (v. FERNANDES, 1945; FERNANDES et FERNANDES, 1946), et *N. Taitii* Henriq., issu probablement de l'hybridation de deux formes diploïdes de *N. Pseudo-Narcissus* L. et *N. triandrus* L. var. *cernuus* (v. FERNANDES, 1945; FERNANDES et FERNANDES, 1946). Un hybride de *N. triandrus* L. var. *cernuus* et *N. Bulbocodium* L. a été aussi trouvé à la Serra do Gerês (FERNANDES, 1933, 1934). Ce même hybride a été aussi trouvé par ROZEIRA (communication verbale) dans d'autres localités du nord du Portugal.

Il est à remarquer que, contrairement à ce qui arrive chez la plupart des espèces du genre, nous n'avons trouvé aucune plante polyploïde chez les populations de *N. triandrus* L. que nous avons étudié. L'absence de polyploïdie explique peut-être le manque d'aptitudes écologiques de l'espèce qui ne croît que dans un nombre assez limité de milieux.

## Section *Serotini* Parl.

*N. serotinus* L. possède 30 chromosomes somatiques et, en mettant de côté quelques irrégularités peu fréquentes, parmi lesquelles on compte la formation de ponts et de retardataires, nous pourrons dire que la méiose découle d'une façon normale, avec la formation presque constante de 15 bivalents. Ce fait montre tout de suite que cette espèce ne peut pas être considérée comme un triploïde à nombre de base 10. D'autre part, on constate que *N. serotinus* L. ne pourra non plus être considéré comme un hexaploïde issu d'un ancêtre à $x = 5$, puisque nous n'avons jamais observé la formation de trivalents, tétravalents, pentavalents ou hexavalents et nous avons vérifié que les 30 chromosomes peuvent se grouper en 7 classes, correspondant chacune à des types bien définis (LL, Lp, L., lı, lm, P. et p.). On remarque de plus que le nombre de chromosomes de chaque type est de 4 pour les six premières classes et de 6 pour la dernière.

Étant donnés ces faits, l'existence dans la garniture de chromosomes céphalobrachiaux et l'apparition de phénomènes méiotiques qui révèlent l'existence d'appariement secondaire, d'inversions et peut-être d'autres altérations structurelles, nous

avons été amenés à penser que *N. serotinus* L. a eu l'origine suivante : — L'espèce ancestrale, probablement au moyen de la conjugaison de deux gamètes non-réduits issus de deux formes dont les garnitures chromosomiques différaient déjà au point de vue structurel, a engendré un tétraploïde. D'autres altérations structurelles, qui ont converti quelques chromosomes hétérobrachiaux en des types céphalobrachiaux, auraient amené à la diversification des garnitures, de telle façon que le tétraploïde aurait acquis une méiose presque régulière, avec la formation exclusive de bivalents (1). Ensuite, ce tétraploïde, par non-disjonction d'un chromosome p., aurait donné naissance au *N. serotinus* L. actuel (2).

Cette espèce, devenue plus résistante que toutes les autres, probablement à cause de sa polyploïdie, a réussi à s'installer sur les côtes maritimes. Par suite de sa résistance et par le fait que l'adaptation à la vie dans les régions littorales et voisines du littoral a été parfaite, *N. serotinus* L. a élargi son aire (fig. 10) d'une façon assez rapide. En Afrique du Nord, il a avancé rapidement vers l'est tout le long du littoral de la Méditerranée, en gagnant la région qui reliait autrefois l'Afrique du Nord à l'Italie. Sa persistance dans les îles Pantellaria, Malte et Sicile témoigne ce fait. Ensuite, il a avancé vers le nord, suivant la zone côtière occidentale de l'isthme italien. La progression vers le nord a continué, et *N. serotinus* L. a gagné le littoral de la péninsule qui serait formée par la réunion de la Sardaigne, de la Corse et des îles de l'archipel toscain avec l'Italie actuelle. Du côté oriental de l'isthme, *N. serotinus* L. a avancé aussi un peu vers le nord, en suivant la route côtière et, probablement à cause de l'existence d'une liaison entre l'Italie et la Péninsule des Balkans, peut-être à la latitude de Dinara,

(1) Nous pourrions penser aussi à l'action d'un gène qui empêcherait la formation d'associations supérieures à deux chromosomes.

(2) Par le fait qu'on trouve chez *N. serotinus* L. des chromosomes correspondant à des types caractéristiques des espèces à $x = 7$ et d'autres correspondant à des types existant chez les espèces à $x = 11\,(10)$, nous pourrons encore supposer que cette espèce a été engendrée par la conjugaison d'un gamète normal d'une espèce du premier groupe avec un gamète à 8 chromosomes produit par la forme triploïde ancêtre des espèces du deuxième groupe, suivie de duplication chromosomique ($7 + 8 \times 2 = 30$). S'il en était ainsi, *N. serotinus* L. serait un amphidiploïde.

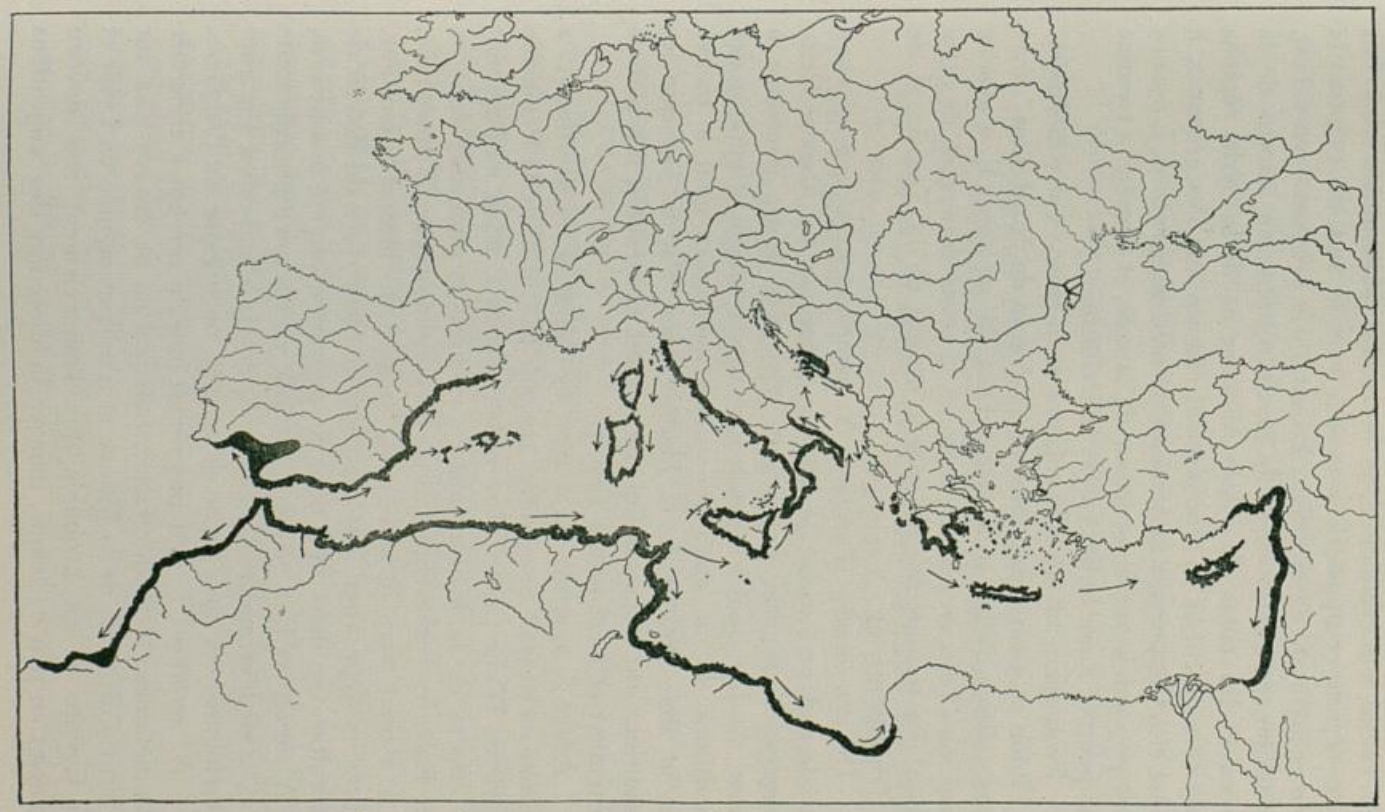


Fig. 10.— Aire géographique de *N. serotinus* L. Les flèches indiquent les directions des probables migrations.

il a réussi à s'installer dans le littoral balkanique. Une fois cette région conquise, il a avancé vers le sud, en gagnant la côte occidentale de la Grèce. Ensuite, il a progressé vers l'est, en terminant par occuper la partie restante du littoral de la Grèce et les côtes de l'Asie Mineure et de la Syrie, régions qu'à ce moment-là se trouveraient réunies aux îles grecques, à Crète et à Chypre, qui se seraient détachées plus tard. L'avance s'est poursuivie sur le pourtour de la mer, et l'espèce a terminé par peupler aussi le littoral de la Palestine.

Probablement après la rupture de la liaison entre la Tunisie et l'Italie et lorsque les côtes de l'Afrique du Nord sont devenues telles qu'elles sont aujourd'hui, *N. serotinus* L. a avancé aussi vers l'est, en suivant toujours la route côtière et, de cette façon, il a terminé par occuper le littoral de la Tunisie et de la Tripolitaine.

De son centre d'origine, *N. serotinus* L. a avancé aussi vers le sud, en suivant le littoral atlantique du Maroc. Cette progression semble, cependant, être plus lente, peut-être à cause du fait qu'il n'a pas trouvé sur le littoral atlantique des conditions de vie aussi favorables que celles qu'il a trouvé sur la zone côtière de la Méditerranée. Par le fait que les conditions du milieu ne lui ont pas été favorables, il a avancé lentement et n'est arrivé qu'à Ifni.

Avant l'ouverture du détroit de Gibraltar, *N. serotinus* L. a avancé en suivant deux directions sur le littoral de la Péninsule Ibérique. D'une part, il s'est répandu vers le nord, en occupant le littoral de la Méditerranée, y compris la péninsule dont les Iles Baléares représentent la partie non-immergée. D'autre part, il a avancé vers le sud-ouest, le long du littoral atlantique. Après la séparation des Baléares et l'ouverture du détroit de Gibraltar, ces deux directions de migration ont été maintenues, et *N. serotinus* L. a réussi à occuper vers le nord presque toute la côte méditerranéenne d'Espagne, et vers le sud-ouest à gagner l'Andalousie et une partie de la côte portugaise de l'Algarve.

*N. serotinus* L. n'a pas réussi jusqu'à présent à encercler complètement la Méditerranée, puisqu'il ne se trouve pas sur le littoral du midi de la France et n'est pas signalé en Lybie et en Egypte. Il est probable que l'encerclement soit devenu complet en peu de temps, puisque la direction des migrations

semble l'indiquer. En effet, vers le littoral du midi de la France deux courants se dirigent, venant, respectivement, le long de la côte espagnole et de la côte italienne. Finalement, deux courants se dirigent aussi vers l'Egypte, comme la carte de la figure 10 le montre.

## Section *Hermione* (Salisb.) Spreng.

L'étude caryologique de cette section a révélé les faits suivants :

1) Existence des nombres de base 10 et 11 ;

2) Dominance dans les garnitures de chromosomes céphalobrachiaux ;

3) Formation occasionnelle de quelques tétravalents ;

4) Phénomènes d'autosyndèse entre des éléments de la garniture haploïde ;

5) Existence d'inversions dans les éléments des garnitures ;

6) Évidence d'autres altérations structurelles, particulièrement de translocations, subies par les chromosomes.

D'après ces faits, il est probable que cette section ait eu l'origine suivante :

L'espèce ancestrale à $x = 7$, probablement après avoir subi des altérations structurelles dans sa garniture, a donné naissance à une forme triploïde à $2n = 21$, engendrée soit par le croisement d'une forme tétraploïde (l'analogie de la garniture de *N. serotinus* L. avec celle des espèces de la section *Hermione* autorise à penser que cette forme pourrait avoir été l'ancêtre de *N. serotinus* L., comme nous l'avons suggéré en 1943) avec une autre diploïde, soit par la conjugaison d'un gamète non-réduit avec un gamète haploïde, produits tous les deux par une forme diploïde. Les chromosomes de cette forme triploïde ont subi aussi des altérations structurelles diverses (inversions, translocations, etc.) qui ont amené à la formation de nouveaux types chromosomiques, particulièrement des types céphalobrachiaux. Par suite de ces réarrangements chromosomiques, la forme triploïde, dont la persistance s'explique par la multiplication végétative, est devenue capable de former des gamètes à 10 et à 11 chromosomes, ayant la matière chromoso-

mique distribuée de telle façon que ces gamètes, en se fusionnant, ont engendré des plantes, possédant une constitution voisine de celle de la forme triploïde, dans lesquelles les 20 ou les 22 chromosomes de la garniture ont pu s'apparier deux à deux la plupart des fois pendant les divisions réductrices.

Étant donné que la forme triploïde se multiplierait par la formation de caïeux, elle aurait eu l'occasion de produire pendant le cours de sa vie plusieurs types de gamètes à 10 et à 11 chromosomes satisfaisant aux conditions ci-dessus mentionnées, et, par conséquent, elle aurait eu la possibilité d'engendrer plusieurs formes stables et fertiles.

Une de ces formes, produite par la conjugaison de deux gamètes à 10 chromosomes, serait *N. elegans* Spach, dont la différenciation a eu probablement lieu au bord sud de l'aire de son ancêtre, peut-être au Maroc Central, partie septentrionale, puisque cette espèce ne se trouvait pas encore dans la Péninsule Ibérique au moment de l'ouverture du détroit de Gibraltar. Une fois cette espèce apparue, elle a avancé (fig. 11) assez lentement vers le nord, en gagnant les bords du détroit de Gibraltar après son ouverture, et vers le sud jusqu'à Casablanca. Au contraire, elle a avancé d'une façon assez rapide vers l'est, suivant le littoral de l'Algérie et de la Tunisie. Cette avance a été tellement rapide, qu'elle a trouvé encore l'isthme reliant la Tunisie à l'Europe. Une fois installée dans cet isthme, elle a avancé vers le nord, en suivant surtout la côte occidentale, et elle a réussi à arriver à la péninsule constituée par les îles de l'archipel toscain, la Corse et la Sardaigne. *N. elegans* Spach a peuplé aussi le sud de la Péninsule Italienne, après quoi il s'est installé sur la côte adriatique de l'Italie, où il a avancé vers le nord. De la Tunisie, il a avancé aussi vers la Tripolitaine. Au Maroc, la ssp. *intermedius* Gay aurait engendré la var. *fallax* Font-Quer, par suite des altérations provoquées par l'apparition d'une inversion dans un des chromosomes lm (v. Fernandes, 1943).

La forme triploïde aurait engendré aussi des formes de *N. Tazetta* L. à $2n = 20$ et ces formes auriont, à leur tour, donné naissance à d'autres secondairement triploïdes du nouveau nombre de base 10 ($2n = 30$). D'autre côté, la même souche, par fusion de gamètes à 11 chromosomes, aurait donné

naissance à une autre forme de *N. Tazetta* L. à 2n = 22, qui a été le point de départ des sous-espèces *papyraceus* (Ker-Gawl.) Baker, *Panizzianus* (Parl.) Baker, *pachybolbus* (Dur.) Baker, *polyanthus* (Lois.) Baker et *N. canariensis* (Herb.) Baker, c'est-à-dire les formes appartenant à la série *Tazettinae Albae* de Baker. Les formes à 2n = 22 ont donné naissance à d'autres

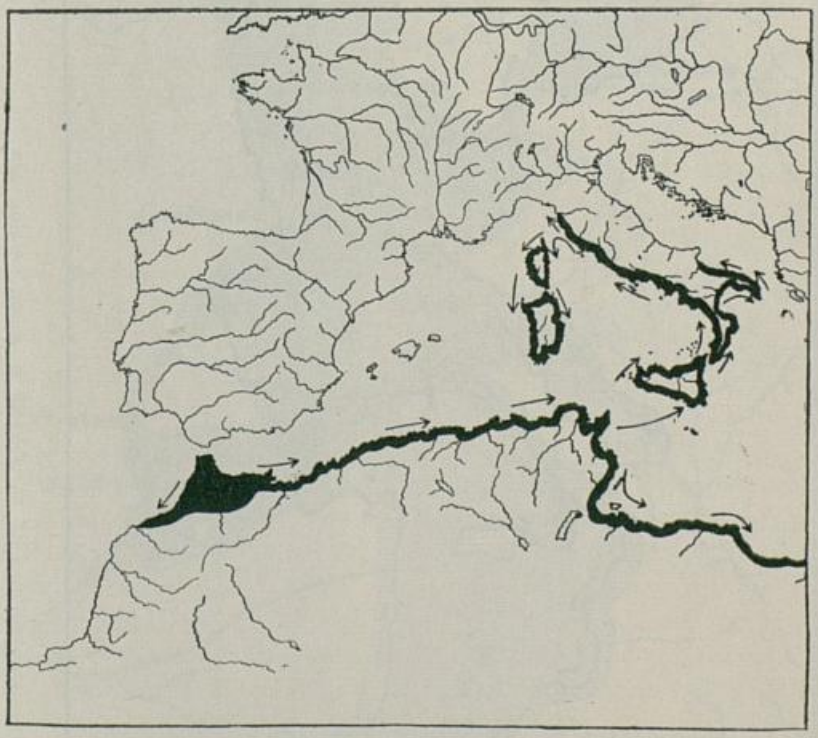


Fig. 11. — Aire géographique de *N. elegans* Spach. Les flèches indiquent les directions des probables migrations.

triploïdes (2n = 33). Se trouvant ensemble, les formes à 2n = 20 et à 2n = 22 se sont croisées en engendrant d'autres à 2n = 21, 2n = 31 et 2n = 32. Les premières auraient été engendrées par la conjugaison de deux gamètes haploïdes ; les deuxièmes par la fusion d'un gamète non-réduit de la forme à 2n = 20 avec un gamète haploïde de la forme à 2n = 22 ; et les troisièmes par la fusion d'un gamète non-réduit de la forme à 2n = 22 avec un gamète haploïde (n = 10) de l'autre parent.

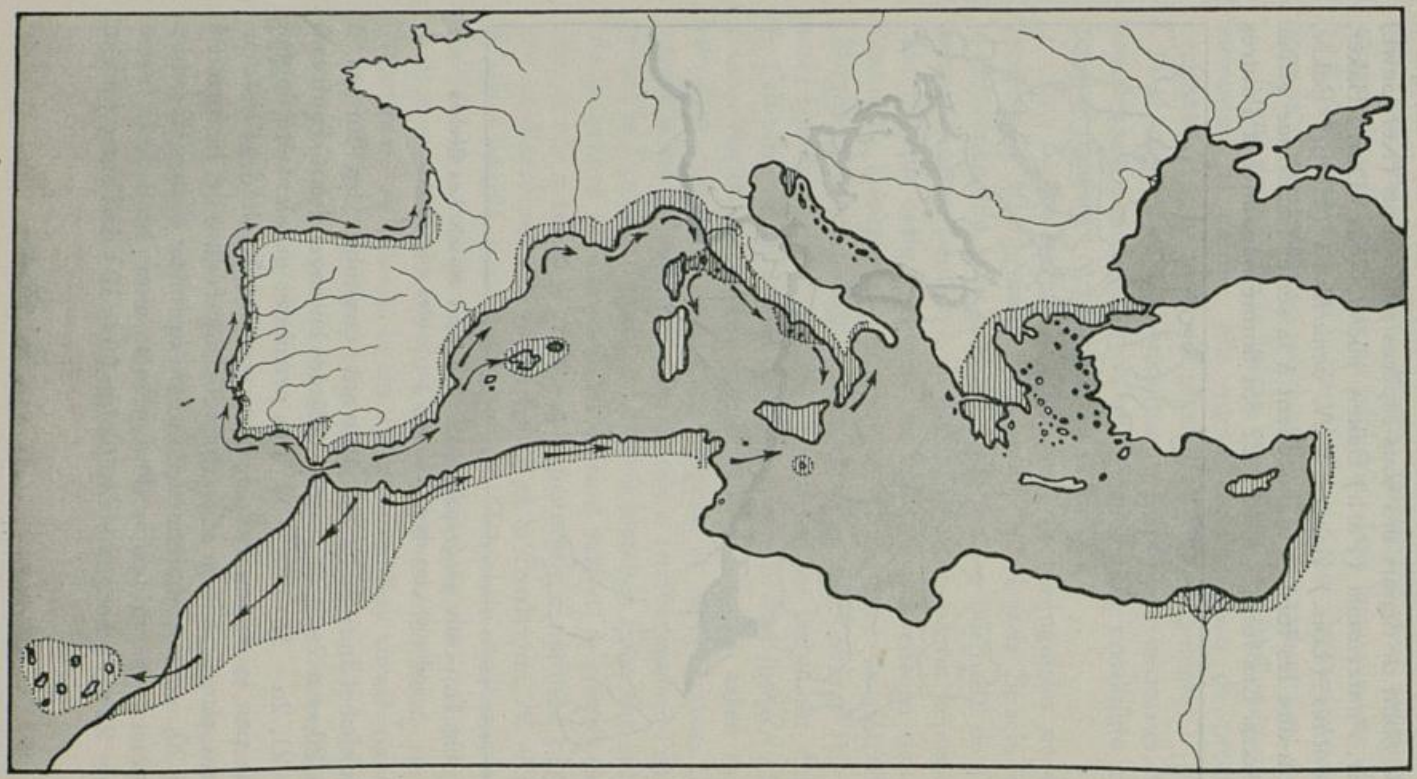


Fig. 12.— Aire géographique de *N. Tazetta* L. *sensu amplo*. Les flèches indiquent les directions des probables migrations.

On comprend ainsi que *N. Tazetta* L. soit une espèce assez polymorphe au point de vue de la morphologie externe et que des types vigoureux et à capacités écologiques très différentes se soient formés. Ces faits expliquent donc que cette

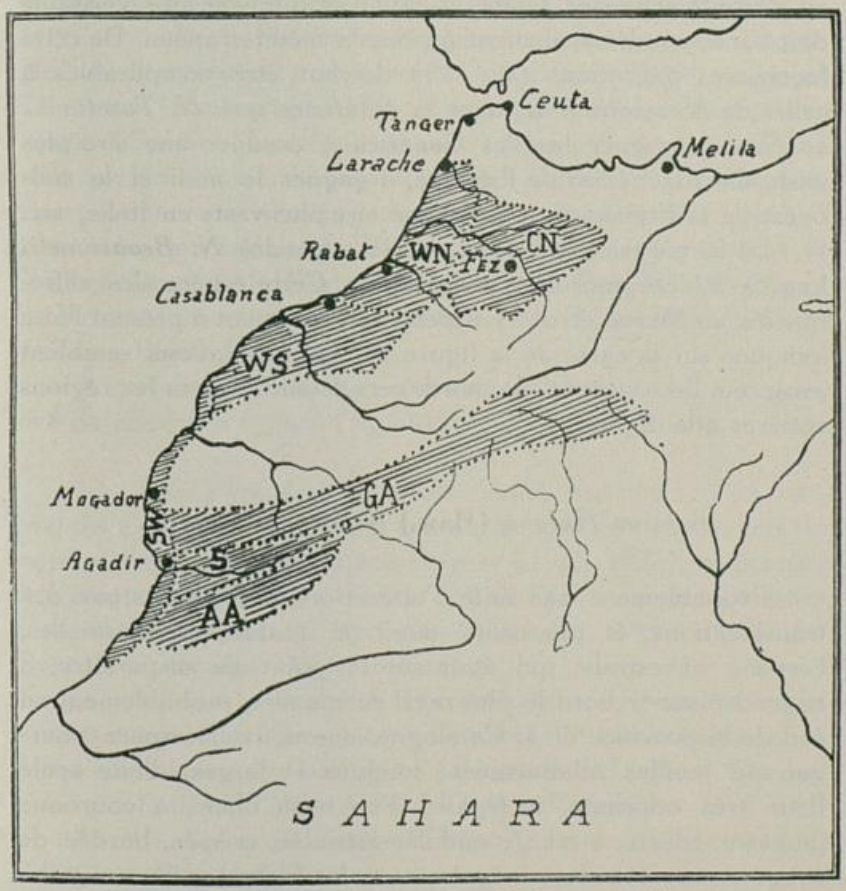



Fig. 13.— Aire géographique de *N. Broussonetii* Lag.

espèce ait une large aire géographique, comprenant les régions littorales du Portugal, d'Espagne, du sud-est de la France, d'Italie, de la Dalmatie, de la Grèce, d'Asie Mineure, de la Syrie, d'Afrique du Nord et des îles Canaries (fig. 12).

Étant donné que les formes de *N. Tazetta* L. sont des plantes très attractives et qu'elles sont assez souvent cultivées dans les jardins, il est probable que beaucoup de localités

correspondront à des endroits où les plantes ont été devenues subspontanées. À présent, il ne sera pas possible de distinguer les localités spontanées des subspontanées. Cependant, il nous semble que *N. Tazetta* L. doit être subspontané tout au moins en Perse, Cachemire, Chine et Japon et que son aire véritable doit correspondre seulement au bassin méditerranéen. De cette façon, ses migrations (fig. 12) doivent être comparables à celles de *N. serotinus* L., avec la différence que *N. Tazetta* L. a réussi à gagner les îles Canaries, à occuper une aire plus vaste dans la Péninsule Ibérique, à gagner le midi et le sud-ouest de la France, à occuper une aire plus vaste en Italie, etc.

La forme triploïde aurait aussi engendré *N. Broussonetii* Lag. à 22 chromosomes somatiques. Cette espèce s'est différenciée au Maroc et elle y a persistée, occupant à présent l'aire indiquée sur la carte de la figure 13. Les migrations semblent avoir eu lieu surtout du nord vers le sud et vers les régions côtières atlantiques.

## Section *Helena* (Haw.) Aschrs. et Graebn.

Probablement par suite d'altérations provoquées par des translocations et par suite aussi de mutations factorielles, l'espèce ancestrale, qui était sur le point de disparaître, a engendré sur le bord le plus nord de son aire, probablement au sud de la province de la Catalogne, une nouvelle espèce pourvue de feuilles relativemente longues et larges, d'une seule fleur très odorante, à tépales d'un beau blanc, à couronne jaunâtre, courte, à marge ondulée-crénulée, crispée, bordée de rouge et aux étamines inégales avec les filets soudés au tube du périgone. Cette espèce était *N. poeticus* L. qui, une fois différencié, va escalader les hautes montagnes qui se présentent sur son front. Ainsi, si les données de Willkomm et Lange (1861) et de Colmeiro (1889) correspondent à des localités vraiment spontanées, *N. poeticus* L. a avancé vers le nord et le nord-ouest, en finissant pour gagner les montagnes de la Catalogne (Monseny, Valle d'Arán, Monserrat, Gabá, Brugués pr. Bagá), de l'Aragon (Benasque et Castanesa), des Astouries, de la Vieille-Castille (Burgos) et de la Nouvelle-

Castille (Alcarria). Les descendants des plantes qui ont réussi à franchir les montagnes de la Catalogne et de l'Aragon vont faire l'escalade des Pyrénées, montagnes où ils persistent (v. Pugsley, 1915, 1937) à l'Haute-Garonne (Val de Lys pr. Luchon) et aux Pyrénées-Orientales (Mont Louis). Après la réussite de cette escalade, *N. poeticus* L. va peupler le midi de la France (Montpellier, Hyères) et remonter la valée du Rhône jusqu'au Dauphiné (Lautaret). Alors, il traverse les Alpes français et suisses (Savoie, Mont Cenis), pour gagner la Ligurie (Pise) et la région des lacs italiens et suisses (alentours de Lugano, Campedone pr. Pallanza). Après, il a avancé, d'un côté, à travers les montagnes de l'Autriche et de l'Hongrie jusqu'à la Transylvanie et, de l'autre, par l'Istrie, la Bosnie, la Serbie et le Monténégro pour arriver à la Grèce (Mont Pindus, Mont Oeta et Boecia).

À certains endroits de cette aire, *N. poeticus* L. a engendré de nouvelles formes (fig. 14):

1) Aux Pyrénées, il aurait donné naissance à la var. *majalis* (*N. majalis* Curtis), qui aurait ensuite avancé vers le nord et l'est, puisque, d'après Pugsley (1915, 1937), on connait à présent les localités suivantes: Val de Lys pr. Luchon, Haute-Garonne; Mont Louis, Pyrénées-Orientales; Montpellier; St. Baume pr. Hyères, Dept. du Var);

2) La var. *verbanensis* (*N. verbanensis* Roemer) aurait pris naissance au Dauphiné (Lautaret) et elle aurait avancé jusqu'à la région des lacs alpins (alentours de Lugano; Campedone pr. Pallanza; Mont Ceneri, Canton Ticino);

3) En Grèce, se serait différenciée la var. *hellenicus* (*N. hellenicus* Pugsley);

4) Le type de la ssp. *radiiflorus* (*N. radiiflorus* Salisb.) aurait probablement pris naissance en Suisse, en émigrant ensuite à travers la Serbie, la Bosnie et le Monténégro;

5) La var. *stellaris* de la ssp. *radiiflorus* (*N. stellaris* Haw.) aurait été engendrée dans les régions montagneuses de l'Autriche, après quoi elle aurait avancé vers l'est jusqu'à gagner la Transylvanie;

6) La var. *exertus* de la ssp. *radiiflorus* (*N. exertus* Pugsley) aurait fait son apparition en Suisse (Les Avants pr. Montreux).

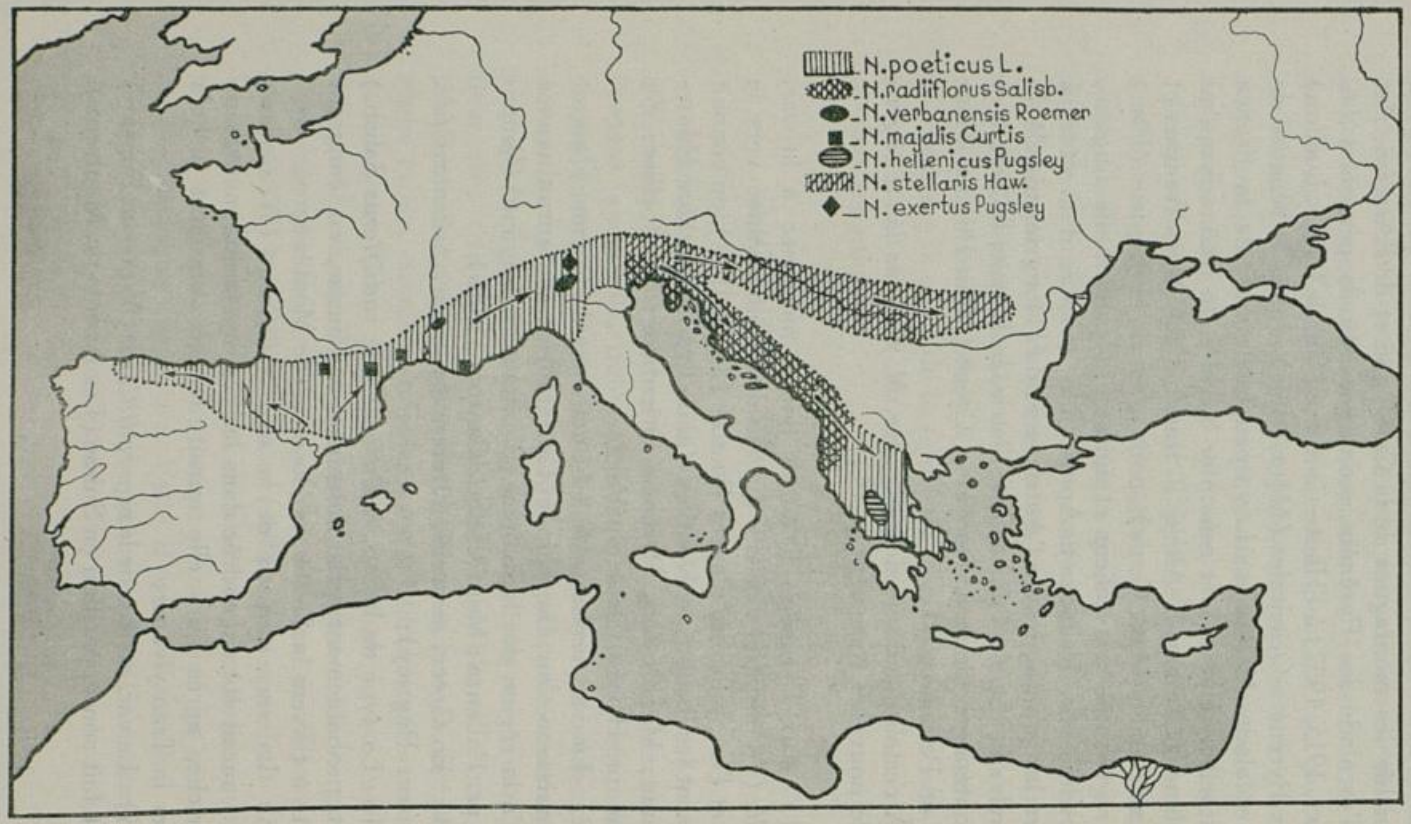



Fig. 14. — Aire géographique de *N. poeticus* L. La distribution de quelques variétés de cette espèce est aussi représentée. Les flèches indiquent les directions des migrations. En ce qui concerne les catégories taxonomiques considérées comme des espèces sur cette carte dans le but de rendre les noms plus courts, voir le texte et le chapitre « Classification du genre *Narcissus* L. ».

Probablement dans les cultures, *N. poeticus* L. a engendré des formes triploïdes (Nagao, 1929; Lemos-Pereira, 1940).

### *N. biflorus* Curtis

*N. biflorus* Curtis possède 17 chromosomes somatiques et ce nombre, ainsi que la morphologie des chromosomes, montrent, assez nettement, que ce Narcisse a été issu de l'hybridation d'une forme de *N. Tazetta* L. à 2n = 20 et d'une autre de *N. poeticus* L. à 2n = 14, ce qui est d'accord avec l'opinion de Fiori et Paoletti (1896-1898), Stomps (1919), Nagao (1933), Bowles (1934), etc.

L'endroit de la naissance de cet hybride reste, cependant, douteux, par le fait que *N. biflorus* Curtis est une plante assez souvent cultivée, ce qui rend très difficile la distinction entre les localités vraiment spontanées et celles qui sont subspontanées. Colmeiro (1889) (1), Willkomm (1893) et Lázaro é Ibiza (1906) croient que cet hybride est spontané en Catalogne (Monserrat). Bowles (1934) dit qu'il semble que *N. biflorus* Curtis a existé à l'état spontané aux alentours de Montpellier, dans le midi de la France. Fiori et Paoletti (1896-1898), finalement, le considèrent spontané en Italie du Nord, Toscane, Rome et Calabre.

Étant donné que *N. Tazetta* et *N. poeticus* L. croissent ensemble à la Catalogne, ainsi qu'aux environs de Montpellier et dans le nord d'Italie, il est probable que *N. biflorus* Curtis ait pris naissance séparément dans chacune de ces régions. L'hybridation pourrait même avoir eu lieu entre des formes spontanées de *N. Tazetta* L. et des formes naturalisées de *N. poeticus* L., ou bien entre des formes naturalisées de ces deux espèces.

Stomps (1919) et Nagao (1933) rapportent l'existence de formes de *N. biflorus* Curtis à 2n = 24. Ces formes, comme nous l'avons suggéré (Fernandes, 1934), ont certainement été engendrées au moyen du croisement d'une forme tétraploïde (ou d'un gamète non-réduit) de *N. poeticus* L. avec un gamète haploïde d'une forme de *N. Tazetta* L. à 2n = 20. Ces formes ont probablement pris naissance dans les cultures.

---

(1) L'exemplaire du Portugal cité par Colmeiro (1889) existe à l'herbier de l'Institut Botanique de Coimbra, mais il s'agit sans aucun doute d'une plante cultivée ou tout au moins naturalisée. D'autre part, ou constate que *N. poeticus* L. n'existe pas au Portugal.



UNIVERSIDADE DE COIMBRA
BIBLIOTECA
INSTITUTO BOTÂNICO

### *N. gracilis* Sabine

Se basant sur les caractères de la morphologie externe et sur les données caryologiques, Lemos-Pereira (1940) a réussi à démontrer que cette espèce n'est qu'un hybride de *N. Jonquilla* L. et *N. poeticus* L.

Bowles (1934) constate que *N. gracilis* Sabine ne se trouve pas à l'état spontané, ce qui montre qu'il s'agit d'une forme obtenue en culture.

### Section *Queltia* (Salisb.) Spreng.

Nous rassemblons dans cette section toutes les formes qui peuvent être réunies dans l'espèce collective nommée *N. incomparabilis* Miller. En ce qui concerne l'origine et la distribution de cette espèce, Bowles (1934) dit: «All forms of N. incomparabilis are undoubtedly hybrids between Ajax and poeticus and can be raised with ease in gardens. The form of this cross named N. Bernardii occurs in the Pyrenees where the two grow together, but only as scattered plants, and wherever colonies of one form only are found in Italy and France they are probably escapes from cultivation» (Bowles, *l. c.*, p. 92). Nos recherches caryologiques (v. Fernandes, 1934) s'accordent parfaitement avec ce point de vue.

Des formes à 2n=21 chromosomes (var. aurantius, Gloria Mundi et Sir Watkin) ont été obtenues dans les cultures. Par le fait que *N. incomparabilis* a été souvent hybridé avec ses parents, il est probable que ces formes aient été engendrées par suite de la conjugaison de gamètes non-réduits de l'hybride avec des gamètes haploïdes soit de *N. Pseudo-Narcissus* L., soit de *N. poeticus* L.

## SOUS-GENRE *AJAX* SPACH

Au moyen de mutations de gènes et probablement aussi par suite d'altérations structurelles, l'espèce ancestrale aurait engendré une autre, qui a retenu quelques caractères de son ancêtre (tube du périgone obconique, étamines égales, unisériées et insérées vers la base du tube), en même temps qu'elle a acquis des feuilles plus larges, des fleurs solitaires plus

grandes et un peu plus odorantes et à couronne beaucoup développée, presque aussi longue que les divisions périgonales. Cette espèce serait *N. Pseudo-Narcissus* L.

Après sa différenciation, *N. Pseudo-Narcissus* L. aurait réussi à peupler la Sierra Nevada et la Sierra de Yunquera, régions d'où il aurait ensuite émigré vers le nord-ouest, le nord et le nord-est de la Péninsule Ibérique (fig. 15). En émigrant vers le nord-ouest, il aurait réussi à traverser l'Andalousie et le sud de l'Estrémadure espagnole, pour arriver au Portugal à Odemira, Serra d'Arrábida, Sintra et Mafra. Un peu plus au nord, il aurait traversé aussi l'Estrémadure espagnole (Sierra de Majareina), pour arriver aux montagnes du centre du Portugal (Serra da Estrela), d'où il serait probablement descendu le long de la vallée du Zêzere pour gagner Ferreira do Zêzere.

En émigrant vers le nord, il aurait réussi à peupler les montagnes de la région de Jaen (Macizo de Mágina, Le Pozo, Sierra de Cabrilla), la Nouvelle-Castille (Alcarria, Escorial et Sierra de Guadarrama) et la Vieille-Castille (Burgos, Palencia, Peguerinos, Reinosa, Bargas et Santander). De ce courant migratoire, deux autres s'auraient détachés : l'un aurait fait du chemin vers le nord-ouest en traversant les montagnes de Léon (Vierzo, Riaño, Sierra de Tabrugo, San Pedro de Montes), pour gagner le nord du Portugal (Trás-os-Montes, Douro Litoral et Minho), la Galice (Selva negra, Piedrafita, Sierra del Suido, Pontevedra, environs de Ferrol, La Coruña) et les Asturies (Oviedo, Puerto de Leitarriegos, etc.); et l'autre aurait avancé vers le nord et le nord-est, en peuplant les Provinces Basques (Izarra, environs de Cegama), la Navarre (Valle de Vertizarana, etc.), l'Aragon (Sierra de Acered, Sierra de Atea, Sierra de Guara, Moncayo, Boltaña, montagnes de Benasque et Castanesa, Tarazona, Bielsa, environs de Jaca, Pyrénées) et la Catalogne (Monseny, Valle de Arán, Monserrat, Berga, Comanegra pr. Monás, Puigsacau, alentours d'Olot) et en arrivant aux Pyrénées.

Cette chaîne de montagnes a été intensément peuplée, et, de là, *N. Pseudo-Narcissus* L. va se répandre à travers la France. En avançant vers le nord et le nord-est, il arrive jusqu'au Rhin, et, en avançant à travers le sud, il arrive aux Alpes, et, après avoir franchi cette autre chaîne de montagnes, il a gagné la Suisse et le nord d'Italie.

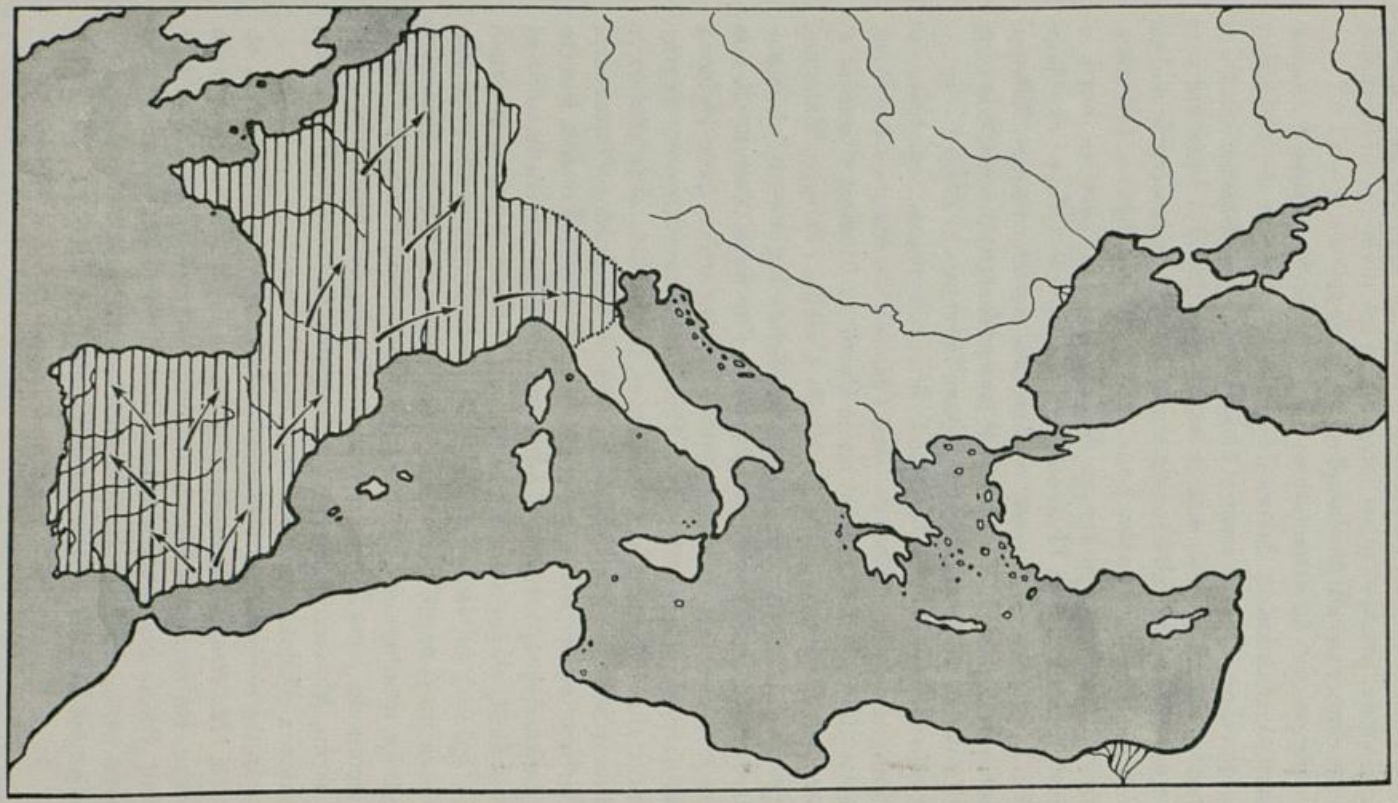


Fig. 15.— Carte montrant l'aire géographique de *N. Pseudo-Narcissus* L. *sensu amplo*. Les flèches indiquent les directions des probables migrations.

Par le fait qu'il s'agit de plantes croissant assez souvent aux sommets des montagnes, nous ne connaissons pas en détail la distribution géographique des taxons de *N. Pseudo-Narcissus* L. dans la Péninsule Ibérique. D'autre part, nous ne connaissons pas à présent la caryologie du groupe d'une façon satisfaisante et sa génétique est encore inconnue. Pour ces raisons, nous ne pourrons pas reconstituer en détail l'histoire évolutive du sous-genre. Nous nous bornerons donc à faire ici cette reconstitution d'une façon moins détaillée (v. figs. 16 et 17).

Étant donné que la ssp. *nevadensis* (*N. nevadensis* Pugsley) se trouve à la Sierra Nevada (fig. 16) et le fait qu'elle possède une petite taille, des feuilles vertes et des fleurs petites longuement pédonculées, il nous semble que cette sous-espèce doit correspondre à la forme la plus primitive du sous-genre *Ajax*. À partir de cette forme, la ssp. *longispathus* (*N. longispathus* Pugsley) aurait pris naissance (fig. 16) dans la province de Jaen (Sierra de Cabrilla), probablement par tétraploïdie, puisque les plantes de cette sous-espèce présentent une taille plus élevée, des feuilles vertes plus longues et plus larges et des spathes et pédoncules plus longs. La ssp. *nevadensis* aurait aussi engendré la ssp. *portensis* (*N. portensis* Pugsley) qui rappele son ancêtre par sa taille. Cette forme aurait avancé vers le nord jusqu'à la Sierra de Guadarrama et vers le nord-ouest presque jusqu'au littoral du Douro, du Minho et de la Galice (fig. 16), régions où elle aurait donné naissance, probablement par l'accumulation de mutations de gènes, à *N. cyclamineus* DC. qu'on trouve à présent aux alentours de Porto (rives des fleuves Ferreira et Avintes), à Pontevedra et à La Coruña (fig. 16). Cette forme s'éloigna de toutes les autres par des caractères assez marqués (fleurs petites à tube du périgone nul ou subnul et à des tépales réfléchies), et, par ce fait, elle doit être considérée comme une espèce distincte.

La ssp. *nevadensis* aurait aussi engendré la ssp. *confusus* (*N. confusus* Pugsley) qu'on trouve (fig. 16) à l'Andalousie espagnole (Sierra de Majareina), mais qui, d'après Pugsley (1933), doit être probablement le Narcisse prédominant dans l'Espagne centrale.

À son tour, la ssp. *confusus* aurait été la souche qui aurait donné naissance, d'une part, à la ssp. *major* (*N. hispanicus*

Gouan) et, d'autre, au type de *N. Pseudo-Narcissus* L. (ssp. *Pseudo-Narcissus*). La ssp. *major* aurait avancé vers le nord et

Fig. 16.— Carte montrant la répartition des taxons de *N. Pseudo-Narcissus* L. *sensu amplo* dans la Péninsule Ibérique et le sud-ouest de la France. En ce qui concerne la catégorie taxonomique des groupes mentionnés sur cette carte, voir le texte et le chapitre « Classification du genre *Narcissus* L.».

elle a réussi à peupler une partie du nord d'Espagne et du sud-ouest de la France. En Italie, vraisemblablement à partir de plantes introduites, la ssp. *pisanus* (*N. pisanus* Pugsley) aurait été engendrée. Par le fait qu'on trouve chez la ssp. *major* des formes diploïdes et triploïdes, il est probable que la poly-

ploïdie ait joué un rôle d'une certaine importance dans l'évolution de ce groupe de formes.

Comme PUGSLEY (1933) le remarque, la distribution de la ssp. *Pseudo-Narcissus* (*N. Pseudo-Narcissus* L. au sens de PUGSLEY) dans la Péninsule Ibérique est peu connue. Étant donné qu'il existe un spécimen récolté à La Granja qui PUGSLEY (1933) considère comme appartenant au type de l'espèce linnéenne, il est probable que l'aire géographique de la ssp. *Pseudo-Narcissus* s'étendra depuis la région centrale de la Péninsule Ibérique jusqu'à une limite orientale difficile d'établir (v. PUGSLEY, 1933). La ssp. *Pseudo-Narcissus* aurait engendré plusieurs taxons:

1) À un endroit de la Vieille-Castille, la ssp. *nobilis* (*N. nobilis* Schultes f.) aurait fait son apparition et, de là, elle aurait avancé vers l'ouest, le nord et le nord-est (fig. 16).

En 1948, nous avons trouvé à la Serra do Gerês (environs d'Albergaria) une forme qui, d'après leurs caractères, s'accordait parfaitement avec la description de PUGSLEY (1933) pour *N. nobilis* Schultes f. Après avoir indiqué les régions où cette forme a été ramassée (Vieille-Castille, Léon et Pyrénées-Centrales pr. Luchon), PUGSLEY (1933) dit qu'il est probable que l'aire de *N. nobilis* (fig. 16) soit plus étendue. La récolte de la plante dans les montagnes du nord du Portugal est donc d'accord avec la supposition de PUGSLEY (1933).

Nous avons constaté que les plantes étudiées étaient des tétraploïdes (FERNANDES, non publié), ce qui nous amène à penser que la ssp. *nobilis* aurait été engendrée par tétraploïdie. D'accord avec ce point de vue se trouve le fait que la ssp. *nobilis* s'écarte de la ssp. *Pseudo-Narcissus* surtout par sa taille plus élevée et par les plus grandes dimensions de la fleur.

Au nord (fig. 16) de la province de Léon (Riaño), la ssp. *nobilis* aurait produit la ssp. *leonensis* (*N. leonensis* Pugsley), qui est une forme plus robuste et pourvue de fleurs encore plus grandes que celles de la ssp. *nobilis*;

2) La ssp. *macrolobus* [*N. macrolobus* (Jord.) Pugsley] aurait fait son apparition aux Pyrénées (fig. 16);

3) Par l'accumulation de mutations de gènes, parmi lesquelles on doit compter surtout celles qui ont produit des

fleurs d'un jaune-pâle à partir du jaune, la ssp. *pallidiflorus* (*N. pallidiflorus* Pugsley) aurait pris naissance dans la région de la frontière franco-espagnole.

Cette forme aurait à son tour engendré la ssp. *tortuosus* (*N. tortuosus* Haw.), à périgone d'un jaune soufre très pâle et à fleur pendante, et la ssp. *alpestris*, à fleur blanche et aussi penchée (fig. 16). Par le fait que la ssp. *tortuosus* possède 21 chromosomes, il est probable que la polyploïdie soit responsable pour la différenciation de cette forme;

4) Dans la région de la frontière franco-espagnole, la ssp. *abscissus* (*N. abscissus* Shultes f.) aurait pris naissance (fig. 16);

5) Dans les montagnes de la Nouvelle-Castille, la ssp. *Pseudo-Narcissus* aurait engendré une forme naine, qui serait *N. asturiensis* (Jord.) Pugsley. Après sa différenciation, cette nouvelle forme a gagné les montagnes de Léon, des Asturies, celles du centre (Serra da Estrela) et du nord du Portugal (Serra de Rebordãos et Serra do Gerês), ainsi que probablement celles de la Galice (fig. 16). Dans la Galice, sur les berges du Minho, aux environs de Lugo, *N. asturiensis* aurait à son tour engendré la var. *Lagoi* (par polyploïdie?);

6) À la Serra do Gerês (?), à la Serra da Estrela (?), aux Pyrénées (?), une autre forme naine aurait été engendrée par l'accumulation de mutations de gènes, qui serait *N. minor* L. (1);

7) Dans la région de Gèdres (département des Hautes-Pyrénées) *N. parviflorus* (Jord) Pugsley (var. de *N. minor* L. ?) aurait été engendré.

---

(1) Il semble que les auteurs qui se sont occupés de l'étude de la flore de la Péninsule Ibérique (BROTERO, 1804; WILLKOMM et LANGE, 1861; HENRIQUES, 1887; COLMEIRO, 1889; LÁZARO É IBIZA, 1906; COUTINHO, 1913; SAMPAIO, 1947) ont appelé *N. minor* L. à ce qui correspond à *N. asturiensis* (Jord.) Pugsley. Cependant, PUGSLEY (1933) a montré que le spécimen de *N. minor* L. existant à l'herbier de LINNÉ et qui doit être considéré comme le type de l' espèce ne correspond pas à *N. asturiensis*. De cette façon, on ne connait pas à présent des localités où *N. minor* L. se trouve à l'état spontané. D'après PUGSLEY (1933), il est probable qu'il se trouvera au Portugal, à la Serra da Estrela et à la Serra do Gerês, régions où *N. asturiensis* est fréquent. De nouvelles herborisations s'imposent dans le but d'essayer de résoudre ce problème.

Les relations phylogénétiques des membres du sous-genre *Ajax* Spach ici suggérées sont représentées sur la fig. 17.

En confrontant ce qui arrive chez le sous-genre *Ajax* et la section *Ganymedes*, on peut remarquer un certain parallélisme dans l'évolution des deux groupes, puisqu'on constate, en allant du sud vers le nord de la Péninsule Ibérique, une évolution des formes à fleurs jaunes petites, vers des formes à

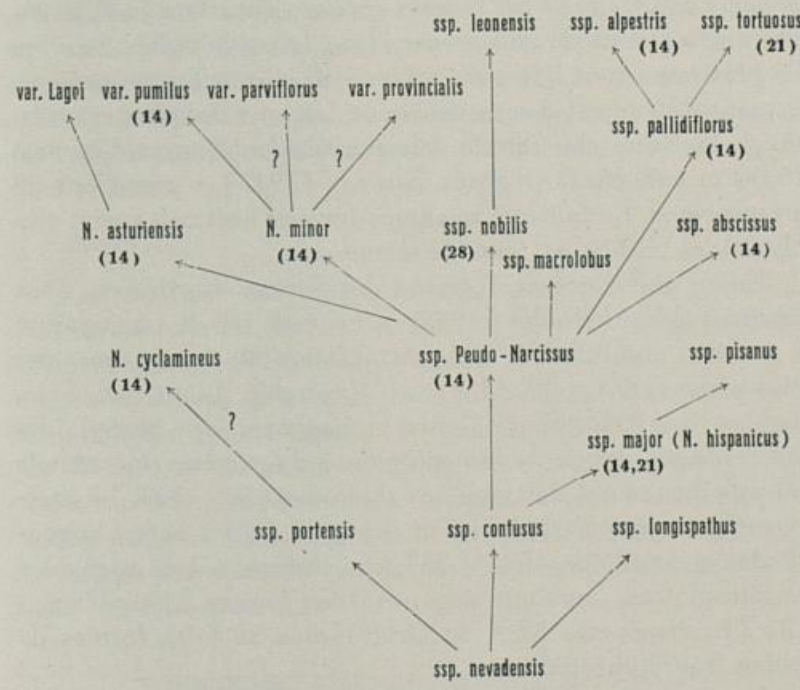



Fig. 17. — Schéma montrant les relations phylogénétiques des membres du sous-genre *Ajax* Spach. Les nombres chromosomiques connus sont donnés entre parenthèses. En ce qui concerne la synonimie, voir le texte et le chapitre « Classification du genre *Narcissus* L. ». Confronter avec la fig. 16 et avec le schéma de la Pl. I. Par le fait que beaucoup de données concernant la caryologie, la génétique et la répartition géographique manquent encore, cet arrangement doit être considéré comme provisoire.

fleurs plus grandes, vers des formes à fleurs d'un jaune soufre, vers des formes à fleurs d'un jaune très pâle, vers, finalement, des formes à fleurs blanches.

Malheureusement, quelques-uns des taxons reconnus par

Pugsley (1933, 1939) comme des espèces distinctes, *N. Lagoi* Merino, *N. parviflorus* (Jord.) Pugsley, *N. provincialis* Pugsley, *N. longispathus* Pugsley, *N. pisanus* Pugsley, *N. confusus* Pugsley, *N. portensis* Pugsley, *N. nevadensis* Pugsley, *N. macrolobus* (Jord.) Pugsley, *N. leonensis* Pugsley et *N. bicolor* L., n'ont pas encore été étudiés du point de vue caryologique, par le fait qu'il est assez difficile d'obtenir du matériel. Nous croyons que l'étude de ces plantes révélera que, dans la différenciation des taxons du sous-genre *Ajax*, la polyploïdie a joué un rôle plus important que celui qu'on peut lui attribuer à présent. Ce point de vue est d'accord avec le fait que des plantes croissant à la Serra da Estrela — forme *bicolor* d'après Coutinho (1939) et var. *bicolor* d'après Sampaio (1947) — possèdent 28 chromosomes. Le fait que quelques formes horticoles sont des polyploïdes parle aussi dans le même sens.

En ce qui concerne l'origine des formes horticoles, nous croyons que les diploïdes ont engendré, soit par la conjugaison de gamètes non-réduits, soit par mutation de bourgeons, des tétraploïdes (King Alfred, Van Waveren's Giant, Olympia, etc.), et que ceux-ci ont donné naissance à des hexaploïdes ($2n = 42$) au moyen de la conjugaison de gamètes non-réduits (tétraploïdes) avec des gamètes diploïdes ($2n = 14$). Le croisement entre des tétraploïdes et des hexaploïdes aurait engendré des pentaploïdes ($2n = 35$), qui, croisés à leur tour avec des tétraploïdes, auraient engendré des formes déséquilibrées à 31 (N. trompette M.me de Graff) et à 30 (des formes de Golden Spur) chromosomes.

Les triploïdes (des formes de Golden Spur, N. trompette Emperor, etc.) pourraient avoir été engendrés soit à partir de diploïdes par fusion de gamètes non-réduits avec des gamètes haploïdes, soit par le croisement de tétraploïdes avec des diploïdes.

Les données caryologiques montrent, comme nous l'avons déjà remarqué ci-dessus, que *N. Johnstonii* Pugsley n'est qu'un hybride d'une forme tétraploïde d'un *Ajax* et d'une forme diploïde de *N. triandrus* L. var. *cernuus* (Salisb.) Baker = *N. reflexus* Brot. (v. Fernandes et Fernandes, 1946; Fernandes, 1949 *b*).

*N. Johnstonii* Pugsley a été trouvé (fig. 16) au Portugal (alentours de Porto) et en Galice (alentours d'Orense). Par le

fait que des formes tétraploïdes de *N. Pseudo-Narcissus* L. existent ou ont existé dans ces deux localités et que des formes diploïdes de *N. triandrus* L. var. *cernuus* y croissent aussi, il est probable que l'hybride ait pris naissance indépendamment à ces deux endroits.

Bien que nous n'ayons pas encore étudié *N. Taitii* Henriq. du point de vue caryologique, nous avons suggéré (Fernandes et Fernandes, 1946; Fernandes, 1949 *b*) que cette forme pourrait être un hybride dont les parents seraient des formes diploïdes de *N. Pseudo-Narcissus* L. et *N. triandrus* L. var. *cernuus*. Cet hybride aurait été engendré aussi aux environs de Porto, où des formes diploïdes de *N. Pseudo-Narcissus* L. doivent également exister.

### *N. odorus* L.

Les données caryologiques montrent que *N. odorus* L. n'est qu'un hybride de *N. Pseudo-Narcissus* L. et *N. Jonquilla* L. (v. Fernandes, 1934; Lemos-Pereira, 1940).

Étant donné qu'aucune localité vraiment spontanée peut être attribuée à cette espèce (v. Bowles, 1934), il est probable que *N. odorus* L. ait été engendré en culture. Cependant, il s'est naturalisé dans beaucoup de contrées (Portugal, Espagne, France, Italie et Dalmatie), par le fait qu'il s'échappe facilement des jardins par suite du fait de posséder la capacité de se multiplier végétativement.

## SOUS-GENRE *CORBULARIA* (SALISB.) PAX

Avant l'ouverture du détroit de Gibraltar, l'espèce ancestrale, par l'accumulation de mutations de gènes et probablement par suite aussi d'altérations structurelles, a donné naissance à *N. Bulbocodium* L., espèce qui, par suite de sa fréquence et de la diversité des *habitats* où elle peut pousser, on peut considérer la plus réussite du genre. Cette espèce a retenu certains caractères de son ancêtre (feuilles étroites, tube du périgone large et étamines à filets presque libres), en même temps qu'elle a acquis des caractères nouveaux (fleurs solitaires, filets courbes déjétés d'un côté et couronne très développée).

L'ouverture du détroit de Gibraltar a partagé l'aire de

l'espèce récemment différenciée en deux régions, sud d'Espagne et nord du Maroc, régions d'où elle va s'épanouir pour occuper de nouvelles contrées.

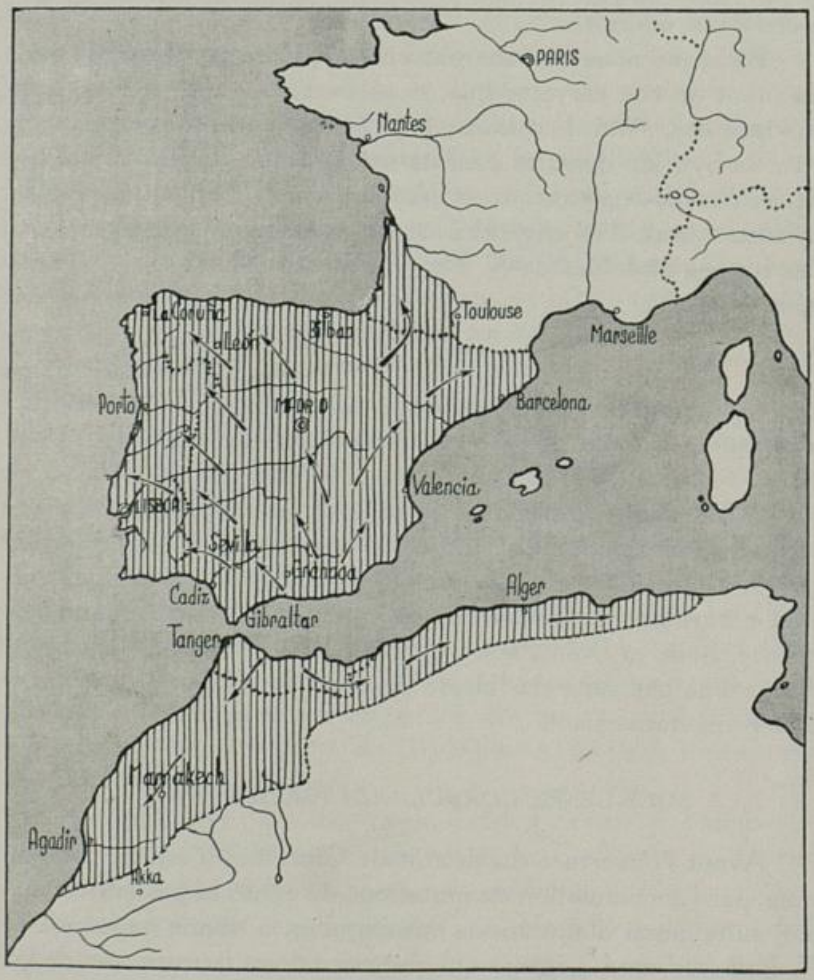



Fig. 18. — Aire géographique de *N. Bulbocodium* L. Les flèches indiquent les directions des probables migrations.

Du sud d'Espagne, elle a avancé vers l'ouest, le nord-ouest, le nord et le nord-est, en occupant toute la Péninsule Ibérique et en arrivant aux Pyrénées, comme la fig. 18 le montre. Ensuite, elle a réussi à franchir les Basses-Pyrénées et

les Hautes-Pyrénées, en terminant par occuper les départements français de Gers, Landes et Lot-et-Garonne.

Du nord du Maroc, elle a avancé vers le sud d'une part et vers l'est de l'autre, comme la fig. 18 le montre.

Des études caryologiques n'ont été poursuivies d'une façon systématique que chez les populations spontanées du Portugal, pays où jusqu'à présent nous avons trouvé des populations diploïdes (Serra do Gerês, Valongo, alentours de Bragança, Izeda, Covas do Douro pr. Pinhão, Serra da Estrela, Lamego, environs de Coimbra, Vimeiro pr. Alcobaça, Ponte de Ferro et Monte da Marconi aux alentours de Vendas Novas, Ermidas, Vila Viçosa, etc.), triploïdes (S. João do Monte, Leça do Bailio, etc.), tétraploïdes (Paúl de Ançã, entre Redinha et Pombal, Ponte dos Viadores pr. Mealhada, Estarreja, Madalena pr. Gaia, etc.), hipotétraploïdes à 26 chromosomes (Mira d'Aire, Chiqueda pr. Alcobaça, Pinhal do Valado, S. Martinho do Porto, Foz do Arelho, Tapada da Ajuda, Parede pr. Lisboa, Raposeira, Pontal pr. Faro, etc.), pentaploïdes (Pinhal de Leiria) et hexaploïdes (Póvoa de Lanhoso, Miranda do Corvo, alentours de Vendas Novas, etc.) (1).

Ce fait montre donc que *N. Bulbocodium* L. a engendré au Portugal des formes polyploïdes à maintes reprises et à beaucoup d'endroits. Les formes triploïdes ont été certainement issues de la conjugaison de gamètes non-réduits avec des gamètes haploïdes, tandis que les formes tétraploïdes ont été engendrées par la fusion de gamètes non-réduits. Les formes hexaploïdes pourraient avoir été issues du croisement de gamètes non-réduits produits par les formes tétraploïdes avec des gamètes diploïdes de ces mêmes formes. Par suite du croisement des formes hexaploïdes avec des tétraploïdes, des formes pentaploïdes auraient été engendrées.

Les formes hipotétraploïdes à $2n = 26$ ont pris naissance à partir de tétraploïdes, par suite de l'apparition, dans certaines formes, de deux inversions, localisées, respectivement, sur un chromosome du type lm et sur un autre du type $Lp_1$ (v. Fernandes et Neves, 1941).

---

(1) Un étude détaillée de la répartition des formes polyploïdes au Portugal est en préparation et elle sera publiée prochainement.

Quelquefois, on trouve des populations mixtes, constituées par des diploïdes et par des polyploïdes (Fernandes, Garcia et Fernandes, 1948). D'autres fois, on trouve des diploïdes et des polyploïdes dans des localités voisines, mais croissant sur des milieux différents (Fernandes, Garcia et Fernandes, *l. c.*). D'autres fois, on constate encore que des aires plus ou moins vastes sont occupées exclusivement par des populations polyploïdes. En ce qui concerne la répartition de ces races caryologiques au Portugal, on constate que, d'une façon générale, les diploïdes croissent surtout dans les hautes et les basses montagnes, en règle éloignées du littoral, tandis que les populations polyploïdes sont plus fréquentes dans les régions basses s'avoisinant du littoral et constituant le bord de l'aire de l'espèce. Nous croyons que ce qui arrive au Portugal arrive aussi en Espagne, en France et au Maroc et que, par conséquent, nous pourrons dire que la polyploïdie a joué un rôle assez important dans la vie de *N. Bulbocodium* L., puisqu'elle lui a permi d'occuper les régions voisines du littoral et les sols calcaires (v. Fernandes et Neves, 1941). Bien que possédant des aptitudes écologiques différentes, les formes polyploïdes ne se distinguent des diploïdes que difficilement au point de vue de la morphologie externe. Cependant, nous croyons que, particulièrement les formes tétraploïdes, les hipotétraploïdes à $2n = 26$ et les hexaploïdes, représentent de nouvelles espèces de l'avenir, puisque beaucoup de ces formes ont déjà acquis une méiose régulière avec la formation exclusive de bivalents, elles sont déjà presque isolées géographiquement et chez elles des procesus évolutifs, tels que les mutations de gènes et les altérations structurelles, continuent à jouer leur action différenciatrice.

Particulièrement remarquables à ce point de vue sont les formes hipotétraploïdes à $2n = 26$, car elles présentent déjà des caractères morphologiques qui permettent les séparer comme une sous-espèce distincte, ssp. *obesus* (Salisb.) Maire, et elles occupent une aire relativement étendue dans la région côtière du Portugal (v. Fernandes et Neves, 1941, p. 101). On constate aussi que quelques formes tétraploïdes peuvent se rattacher à la variété *conspicuus* (Haw.) et que tout au moins la variété *foliosus* Maire de la sous-espèce *monophyllus* (Dur.) Maire est aussi tétraploïde (Fernandes, non publié).

Au Portugal, aux alentours de Porto, *N. Bulbocodium* L. a trouvé sur sa route *N. Pseudo-Narcissus* L. avec lequel il s'est croisé, en engendrant l'hybride *N. Bulbocodium* × *Pseudo-Narcissus* Baker. À la Serra do Gerês (Fernandes, 1933, 1934) et à d'autres endroits du nord du Portugal (Rozeira, communication verbale), l'hybride *N. Bulbocodium* × *triandrus* var. *cernuus* Fernandes a été aussi engendré.

## LES PROCESSUS ÉVOLUTIFS CHEZ LE GENRE *NARCISSUS* L.

D'après l'exposé qui vient d'être fait, on constate que, dans plusieurs cas, nous avons réussi à reconstituer les procédés les plus probables au moyen desquels certaines formes ont été engendrées chez le genre *Narcissus* L. Ces procédés peuvent être résumés de la façon suivante (1) :

a) *Mutations de gènes (à eux seules ou associées à des réarrangements chromosomiques qui ne peuvent pas être mis cytologiquement en évidence).*

1. Différenciation de *N. rupicola* Duf. à partir de l'espèce ancestrale et origine de *N. rupicola* Duf. var. *Marvieri* Jah. et Maire, *N. scaberulus* Henriq. et *N. calcicola* Mendonça à partir de *N. rupicola* Duf.
2. Différenciation de *N. Watieri* Maire à partir de *N. rupicola* Duf. var. *Marvieri* Jah. et Maire.
3. Origine de *N. triandrus* L. var. *cernuus* et *N. triandrus* L. var. *pulchellus* à partir de *N. triandrus* L. var. *concolor*, ainsi que différenciation de *N. triandrus* L. var. *Loiseleurii* et *N. triandrus* L. var. *albus* à partir de *N. triandrus* L. var. *cernuus*.
4. Différenciation de *N. cyclamineus* DC., *N. asturiensis* (Jord.) Pugsley, *N. minor* L., *N. pumilus* Salisb., *N. nanus* Spach, *N. obvallaris* Salisb., *N. pallidiflorus* Pugsley, *N. Gayi* (Hénon) Pugsley, *N. moschatus* L., *N. alpestris* Pugsley, *N. albescens* Pugsley, *N. abscissus* Schultes f. et de plusieurs autres taxons, appartenant

(1) Il est à remarquer que nous supposons que des mutations de gènes doivent avoir accompagné tous les autres procédés où elles ne sont pas signalées.

à d'autres espèces, qui possèdent des idiogrammes semblables à ceux des types spécifiques.

b) *Polysomie.*
Origine des formes de *N. Bulbocodium* L., *N. juncifolius* Lag., *N. triandrus* L. var. *cernuus* (Salisb.) Baker et *N. asturiensis* (Jord.) Pugsley à hétérochromatinosomes surnuméraires.

c) *Polyploïdie.*
Origine de *N. viridiflorus* Schousb. (4*x*), ainsi que de plusieurs formes de *N. Tazetta* L. (3*x*), *N. poeticus* L. (3*x*), *N. incomparabilis* Miller (3*x*), *N. Pseudo-Narcissus* L. (3*x*, 4*x*) et *N. Bulbocodium* L. (3*x*, 4*x*, 5*x*, 6*x*).

d) *Hybridation d'espèces* (1).
1. *N. intermedius* Lois. = *N. Jonquilla* L. × *N. Tazetta* L.
2. *N. gracilis* Sabine = *N. Jonquilla* L. × *N. poeticus* L.
3. *N. biflorus* Curt. = *N. poeticus* L. × *N. Tazetta* L.
4. *N. incomparabilis* Mill. = *N. poeticus* × *N. Pseudo-Narcissus* L.
5. *N. odorus* L. = *N. Jonquilla* L. × *N. Pseudo-Narcissus* L.
6. *N. Taitii* Henriq. = *N. Pseudo-Narcissus* L. × *N. triandrus* L. var. *cernuus* (Salisb.) Baker.
7. *N. Pujolii* Font-Quer = *N. dubius* Gouan × *N. juncifolius* Lag.

e) *Polyploïdie + hybridation d'espèces.*
1. *N. jonquilloides* Willk. (2n = 21) = *N. Jonquilla* L. (4*x*) × *N. gaditanus* Boiss. et Reut. (2*x*).
2. *N. Johnstonii* Pugsley (2n = 21) = *N. Pseudo-Narcissus* L. (4*x*) × *N. triandrus* L. var. *cernuus* (Salisb.) Baker (2*x*).

f) *Polyploïdie + hybridation d'espèces + duplication chromosomique.*
Naissance de *N. dubius* Gouan (2n = 50), par suite de l'hybridation d'une forme tétraploïde de *N. juncifolius* Lag. (n = 14) et d'une forme diploïde de *N. Tazetta* (n = 11), suivie de duplication chromosomique.

g) *Inactivation de gènes par suite d'hétérochromatinisation.*
Origine de *N. Fernandesii* Pedro à partir de *N. Jonquilla* L.

---

(1) Voir aussi le chapitre « Classification du genre *Narcissus* L.».

h) *Réarrangements chromosomiques.*

1. Différenciation de *N. Bulbocodium* L., *N. triandrus* L., *N. juncifolius* Lag., *N. Jonquilla* L., *N. poeticus* L. et *N. Pseudo-Narcissus* L. à partir de l'espèce ancestrale.
2. Origine de plusieurs races caryologiques de *N. Bulbocodium* L., *N. triandrus* L. et *N. Tazetta* L., distinctes du point de vue du nombre, position et taille des satellites.
3. Différenciation de quelques races de *N. Bulbocodium* L., *N. Tazetta* L., etc., pourvues d'inversions révélées par l'apparition de ponts méiotiques.

i) *Délétions compensées probablement par l'existence de duplications.*

Origine de *N. gaditanus* Boiss. et Reut. et de *N. minutiflorus* Willk. à partir de *N. juncifolius* Lag.

j) *Polyploïdie + réarrangements chromosomiques.*

Naissance des formes de *N. Tazetta* L. à 20 chromosomes somatiques.

k) *Polyploïdie + réarrangements chromosomiques + élimination de chromosomes.*

Différenciation de *N. Bulbocodium* L. ssp. *obesus* (Salisb.) Maire.

l) *Polyploïdie + polysomie.*

Naissance des formes horticoles Victoria (2n=22), Golden Spur (2n=30), Bicolor Victoria (2n=22), Buttonhole (2n=22), Empress (2n=22), Grandee (2n=22), *N. bicolor* Horsfieldii (2n=22), N. trompette Impératrice (2n=22) et N. trompette M.me de Graff (2n=31) de *N. Pseudo-Narcissus* L.

m) *Ploypploïdie secondaire + réarrangements chromosomiques.*

1. Différenciation des formes de *N. Tazetta* L. à 22 chromosomes somatiques.
2. Origine de *N. Broussonetii* Lag.
3. Naissance de *N. serotinus* L.

Cet aperçu montre que dans l'évolution du genre *Narcissus* L. ont agi et agissent encore les procédés qu'on trouve en général chez les végétaux, c'est-à-dire:

a) Mutations de gènes
b) Hybridation
c) Polysomie

d) Polyploïdie
e) Perte de chromosomes chez des plantes à constitution polyploïde
f) Inactivation génique par suite d'hétérochromatinisation
g) Réarrangements chromosomiques.

Il est à remarquer que ces procédés n'agissent pas en général séparément, mais qu'ils peuvent se combiner de toutes les façons possibles, en rendant le processus evolutif extrêmement complexe. Par suite de cette combinaison et du fait que des mutations de gènes doivent avoir accompagné tous les autres procédés, il est très difficile d'établir l'importance relative du rôle joué par chacun de ces procédés.

D'après ce qu'on connait au sujet d'autres êtres vivants où des recherches approfondies ont été menées à bout (*Drosophila melanogaster, Zea Mays*, etc.), il est probable que, dans la différenciation des Narcisses, le rôle le plus important ait été joué par les mutations de gènes (mutations factorielles). D'accord avec ce point de vue, se trouve le fait que beaucoup de formes à idiogramme identique sont distinctes du point de vue morphologique.

Les réarrangements chromosomiques, accompagnés sans doute de mutations de gènes, ont joué aussi un rôle important, puisqu'on devra attribuer à ce processus la différenciation de *N. triandrus* L., *N. juncifolius* Lag., *N. Jonquilla* L., *N. poeticus* L., *N. Pseudo-Narcissus* L. et *N. Bulbocodium* L., taxons qui ont été les souches de la plupart des sections du genre.

Un autre facteur d'importance dans l'évolution du genre a été l'hybridation, car on compte plusieurs taxons considérés par les taxonomistes comme des espèces distinctes qui ont eu une telle origine.

À la polyploïdie seule, ou à la polyploïdie associée à d'autres processus, doit être attribuée l'origine de *N. viridiflorus* Schousb., *N. serotinus* L., *N. elegans* Spach, *N. Tazetta* L. et *N. Broussonetii* Lag., espèces qui, d'après les données de la répartition géographique, doivent être considérées comme anciennes. Il est à remarquer que la polyploïdie est assez fréquente chez le genre et que des formes polyploïdes à plusieurs degrés ont été trouvées chez *N. Tazetta* L., *N. poeticus* L., *N. Pseudo-Narcis-*

*sus* L. et *N. Bulbocodium* L. Ces formes polyploïdes sont pour la plupart assez récentes et à présent elles ne se séparent que difficilement de leurs ancêtres diploïdes. Cependant, nous croyons que, particulièrement les formes équilibrées, seront de nouvelles espèces de l'avenir, puisqu'elles se différencieront, comme il est arrivé aux espèces polyploïdes anciennes ci-dessus mentionnées. À notre avis, la polyploïdie, soit primaire soit secondaire, devra donc jouer un rôle assez important dans l'avenir du genre.

L'inactivation génique par suite d'hétérochromatinisation a été seulement suggérée en ce qui concerne l'origine de *N. Fernandesii* Pedro. Il semble donc que ce processus n'a pas joué chez les Narcisses un rôle d'importance.

Le rôle de la polysomie reste encore à être établi. À présent, nous ne lui pourrons attribuer que l'origine de quelques formes horticoles et de quelques races pourvues d'hétérochromatinosomes surnuméraires, et nous ne savons pas encore si ces chromosomes pourront ou non jouer quelque rôle dans la différenciation de nouvelles espèces.

En ce qui concerne les facteurs du milieu auxquels doivent être imputées les altérations génotypiques responsables pour la différenciation de taxons nouveaux à l'état spontané, nous croyons que le rôle le plus important a été joué par l'action de la température et des radiations ultra-violettes.

En effet, chez les espèces à floraison vernale et printanière, les plantes se trouvent en activité pendant les mois les plus froids de l'année (novembre et décembre), et, par ce fait, les divisions préméiotiques et méiotiques pourront être influencées par les basses températures. Ces températures peuvent engendrer beaucoup d'anomalies dans ces divisions, parmi lesquelles on doit compter la fréquente formation de gamètes non-réduits, à la conjugaison desquels doit être attribuée la naissance des formes polyploïdes, soit autopolyploïdes, soit allopolyploïdes, qu'on trouve fréquemment chez les Narcisses.

Les chocs thermiques pourront aussi engendrer des mutations factorielles, ainsi que des ruptures des chromonemata. Ces ruptures peuvent être la source de réarrangements chromosomiques divers, dont quelques-uns pourront s'établir avec toutes leurs correspondantes altérations.

Quant aux espèces à floraison automnale, on constate que ces plantes se trouvent en activité pendant les mois les plus chauds de l'année. De cette façon, les températures élevées peuvent agir aussi sur les divisions préméiotiques et méiotiques, en engendrant des altérations comparables à celles produites par les basses températures.

Beaucoup d'espèces de Narcisses croissent sur les hautes montagnes où l'intensité des radiations ultra-violettes est parfois considérable au moment que les plantes sont fleuries. Comme on le sait, le pollen de ces plantes ne se détache pas, mais il demeure exposé à la surface des anthères après leur ouverture. Pendant cette période, ainsi que pendant le temps où il demeure déposé sur le stigmate, le pollen subit l'action des rayons ultra-violets et nous croyons que ces radiations, agissant sur ces cellules exposées, peuvent engendrer particulièrement des mutations de gènes. Par le fait que beaucoup d'espèces possèdent des idiogrammes semblables (v. Pl. II), ce qui montre que des mutations de gènes ont été à la base de leur différenciation, nous croyons que les radiations ultra-violettes ont joué un rôle assez important dans l'évolution du genre.

En ce qui concerne les radiations cosmiques, la radioactivité naturelle, ainsi que l'action des substances chimiques absorbées ou élaborées par ces plantes dans les conditions naturelles, rien n'est connu à présent, bien que nous pourrons soupçonner que ces agents, particulièrement le dernier, pourront avoir aussi joué leur rôle.

Les études caryologiques menées à bout sur le genre *Narcissus* nous donnent quelques indications au sujet des moyens qu'on doit employer dans le but d'obtenir de nouvelles formes horticoles. Tout d'abord on constate que beaucoup d'espèces, particulièrement *N. Jonquilla* L., *N. serotinus* L., *N. elegans* Spach, *N. Tazetta* L., *N. poeticus* L., *N. Pseudo-Narcissus* L., *N. Bulbocodium* L. et *N. triandrus* L., sont polymorphes, puisque chez elles on peut distinguer de nombreuses catégories taxonomiques correspondant soit à des sous-espèces, soit à des variétés, soit à des formes. Les croisements intraspécifiques, par le fait qu'ils sont fertiles, pourront donc nous aider à obtenir de nouvelles formes et ce moyen a été souvent utilisé par les horticulteurs. D'autre part, on constate que les croisements

interspécifiques réussissent le plus souvent, même entre des espèces éloignées du point de vue systématique. De cette façon, l'hybridation interspécifique peut jouer un rôle fondamental dans l'obtention de formes nouvelles. Les hybrides sont en général stériles, mais, par le fait qu'ils peuvent se multiplier végétativement, ils peuvent être maintenus dans les cultures. Cette voie a été intensément explorée par les horticulteurs depuis longtemps et à présent on connait beaucoup de formes obtenues par ce procédé (voir particulièrement Burbidge, 1875; Baker, 1888; Calvert, 1929; Bowles, 1934; et la collection de la publication « The Daffodil and Tulip Year Book »). Ce processus a aussi bien réussi que quelques-uns de ces hybrides se sont naturalisés à certains endroits et ils ont été considérés comme des espèces distinctes avant que leur origine ait été démontrée.

Par suite du manque d'homologie entre les garnitures réunies, les divisions réductrices sont en général irrégulières chez les hybrides, et les grains de pollen, ainsi que les sacs embryonnaires, avortent le plus souvent. Cependant, il arrive que, quelquefois, des grains de pollen et des sacs embryonnaires non-réduits, c'est-à-dire possédant tous les chromosomes de l'hybride, sont engendrés. La conjugaison de gamètes de ce type donnera naissance à des amphidiploïdes qui pourront être stables et fertiles. On pourra donc obtenir de nouvelles formes en praticant la fécondation chez ces hybrides. Étant donné que les Narcisses manifestent assez souvent des phénomènes d'incompatibilité, il est préférable de faire des pollinisations croisées, c'est-à-dire des pollinisations entre des plantes issues de croisements différents. D'autre part, par le fait que les gamètes non-réduits sont produits en petite quantité, il faut faire beaucoup de fécondations dans le but de réussir à obtenir des graines correspondant à des amphidiploïdes.

Cette méthode d'obtention d'amphidiploïdes demande beaucoup d'efforts. On pourra peut-être surmonter cette difficulté par l'emploi de la colchicine ou d'autres substances polyploïdisantes, puisque, en soumettant les bulbes à l'action de ces agents, il y a beaucoup de probabilités que des caïeux à constitution amphidiploïde soient engendrés. La fréquente formation de caïeux chez les hybrides laisse entrevoir que ce procédé

pourra avoir du succès. Le fait que l'apparition de tétraploïdes par « mutation de bourgeons » a été quelquefois rapportée chez quelques plantes qui n'ont été soumises à aucun traitement spécial parle aussi dans le même sens. Les amphidiploïdes, combinant les caractères des deux espèces réunies par l'hybridation, pourront avoir une grande importance horticole et ils pourront, à leur tour, être employés pour produire de nouveaux hybrides.

La production de formes autopolyploïdes aura aussi une grande importance pour l'horticulture et cette importance résulte surtout des faits suivants: 1) ces plantes, particulièrement celles comprises entre les degrés de polyploïdie $3x$ et $6x$, sont en règle plus vigoureuses que les diploïdes et possèdent en général des fleurs plus larges et plus belles; 2) étant donné que le développement des polyploïdes est plus lent que celui des diploïdes, les polyploïdes seront plus tardifs en ce qui concerne la floraison, ce qui amène à l'existence de fleurs pendant une période plus longue; 3) les polyploïdes sont plus plastiques que les diploïdes en ce qui concerne les conditions du milieu, ce qui rend peut-être leur culture plus facile.

La production d'autopolyploïdes a lieu assez souvent à l'état spontané et leur création artificielle n'offre de difficulté. Tout d'abord, ils peuvent être engendrés au moyen de chocs thermiques, puisque ceux-ci pourront provoquer la formation de gamètes non-réduits. Au moyen du croisement de ces gamètes avec des gamètes haploïdes, des formes triploïdes seront engendrées, tandis que les tétraploïdes prendront naissance par la fusion de gamètes diploïdes. En soumettant aussi les triploïdes et les tétraploïdes à l'action de chocs thermiques, des pentaploïdes, hexaploïdes, etc. pourront être produits après les fécondations. Le même résultat pourra probablement être obtenu en soumettant les plantes à l'action de la colchicine ou à celle d'autres agents polyploïdisants, puisque, au moyen de cette technique, des plantes à degré paire de polyploïdie peuvent être engendrées à partir des diploïdes. Ensuite, des périssoploïdes pourront être obtenus au moyen du croisement des formes artioploïdes.

Une autre méthode d'obtention de formes horticoles pourra être trouvée dans le croisement d'autotétraploïdes

appartenant à des espèces différentes, puisque, par l'application de ce procédé, des amphidiploïdes stables et fertiles pourront être engendrés. Le croisement d'hexaploïdes appartenant à des espèces différentes pourra probablement avoir aussi d'importance.

L'étude caryologique des formes horticoles a montré que, le plus souvent, ces formes sont des diploïdes ou des polyploïdes équilibrés ($3x$, $4x$, $5x$ et $6x$). Cependant, on trouve quelquefois des formes déséquilibrées, particulièrement des triploïdes et des tétraploïdes à chromosomes surnuméraires euchromatiques (v. Fernandes et Fernandes, 1946). Ce fait montre que la polyploïdie combinée avec la polysomie peut aussi jouer son rôle dans la création de nouvelles formes horticoles. Ces formes résultent certainement le plus souvent du croisement d'artioploïdes avec des périssoploïdes et elles pourront être maintenues au moyen de la multiplication végétative.

Dans un travail antérieur (Fernandes, 1949 *a*), nous avons démontré l'existence chez quelques plantes de *N. Bulbocodium* L. d'un gène, H, dominant, qui contrôle la quantité de chromatine active. Chez ces plantes, les euchromatinosomes surnuméraires sont convertis en des hétérochromatinosomes, en même temps que leurs gènes sont rendus plus ou moins inactifs. De cette façon, les plantes pourvues de ce gène sont défendues des déséquilibres géniques apportés par la polysomie.

Par le fait que les hétérochromatinosomes surnuméraires ont été trouvés chez d'autres espèces, particulièrement *N. juncifolius* Lag. (Fernandes, 1939 *c*), *N. asturiensis* (Jord.) Pugsley (Fernandes et Fernandes, 1946) et *N. triandrus* L. var. *cernuus* (Salisb.) Baker (Fernandes, 1949 *b*), il est probable que ce gène existe aussi chez d'autres espèces du genre.

En étudiant une population de *N. Bulbocodium* L. de la Serra do Gerês, nous avons constaté que presque toutes les plantes qui étaient fleuries au commencement du printemps étaient des diploïdes normaux. Par contre, parmi les plantes récoltées plus tard vers la fin du mois juin, nous avons constaté l'apparition d'un pourcentage assez élevé d'individus pourvus d'hétérochromatinosomes surnuméraires. Ce fait montre que les plantes pourvues d'hétérochromatinosomes surnuméraires se développent plus lentement que les plantes normales,

probablement par le fait que les hétérochromatinosomes ne sont pas complètement inactivés et ils sont encore les responsables d'un certain déséquilibre. Cette particularité du développement plus lent pourra être d'utilité par les horticulteurs, puisqu'on pourra rendre plus longue la période de floraison d'une certaine espèce au moyen de la culture de plantes normales et de plantes à hétérochromatinosomes surnuméraires. L'obtention de ces formes n'est pas difficile, puisqu'il suffira de croiser des plantes diploïdes porteuses du gène H avec des triploïdes (Fernandes, 1949 *a*).

## RAPPORTS ENTRE LA CARYOLOGIE ET LA SYSTÉMATIQUE CHEZ LE GENRE *NARCISSUS* L.

Le schéma de la Planche II représente les idiogrammes des espèces fondamentales du genre. L'analyse de ce schéma montre que, quelquefois, les espèces voisines du point de vue de la morphologie externe possèdent des idiogrammes semblables.

En effet : *N. rupicola* Duf., *N. scaberulus* Henriq., *N. calcicola* Mendonça et *N. Watieri* Maire, qui sont voisins du point de vue morphologique, présentent des idiogrammes identiques ; *N. Jonquilla* L., *N. Fernandesii* Pedro et *N. viridiflorus* Schousb. possèdent aussi des idiogrammes semblables ; *N. elegans* Spach, *N. Tazetta* L. et *N. Broussonetii* Lag. sont aussi pourvus d'idiogrammes qu'on peut considérer du même type ; *N. juncifolius* Lag., *N. gaditanus* Boiss. et Reut. et *N. minutiflorus* Willk., finalement, possèdent aussi des idiogrammes comparables.

On peut donc dire que, quelquefois, les caractères caryologiques marchent parallèlement aux caractères de la morphologie externe, et particulièrement remarquable dans cette connexion c'est le cas de *N. serotinus* L., espèce qui, en montrant des caractères intermédiaires entre *N. viridiflorus* Schousb. et *N. elegans* Spach (Bowles, 1934), présente aussi un caryotype intermédiaire entre les sections *Jonquilleae* DC. et *Hermione* (Salisb.) Spreng. La constatation de ce parallélisme nous a permi de résoudre quelques questions litigieuses de la systématique du genre, parmi lesquelles nous pourrons signaler la division de la section *Jonquilleae* DC. en des sous-sections (Fernandes, 1939 *b*), l'éclaircissement de la position systématique

de *N. viridiflorus* Schousb., *N. serotinus* L., *N. elegans* Spach (Fernandes, 1943) et *N. Broussonetii* Lag. (Fernandes, 1940) et la résolution du problème des espèces qu'on doit distinguer chez la section *Ganymedes* (Salisb.) Schultes f. (Fernandes, 1949 *b*).

D'autres fois, on ne peut pas remarquer de parallélisme entre les caractères caryologiques et ceux de la morphologie externe. L'exemple le plus net de ce cas est apporté par *N. juncifolius* Lag., puisque cette espèce, bien qu'appartenant à la section *Jonquilleae* DC. du sous-genre *Eunarcissus*, possède un idiogramme semblable à ceux qu'on trouve chez la section *Ganymedes* du même sous-genre et chez le sous-genre *Corbularia*. Le fait que les idiogrammes du sous-genre *Corbularia* et de la section *Ganymedes* du sous-genre *Eunarcissus* sont semblables constitue un autre exemple de ce manque de parallélisme. Un troisième exemple est fourni par *N. poeticus* L. et *N. Pseudo-Narcissus* L., espèces qui possèdent des idiogrammes comparables, bien qu'elles soient morphologiquement assez distinctes (v. Pl. II).

Comme on le sait, la forme des chromosomes peut subir des modifications qui peuvent être provoquées, soit par des réarrangements, soit par l'action de gènes qui contrôlent particulièrement la taille des chromosomes. Étant donné que ces altérations des chromosomes peuvent être indépendantes des modifications de la morphologie externe, on comprend parfaitement que le manque de parallélisme entre les caractères caryologiques et ceux de la morphologie externe n'a rien d'étonnant.

La comparaison de l'idiogramme de *N. Jonquilla* L. avec celui qu'on trouve chez *N. juncifolius* Lag., *N. triandrus* L. et *N. Bulbocodium* L. montre que les chromosomes du deuxième idiogramme sont plus courts que ceux du premier, bien que, en mettant de côté quelques différences qui peuvent être attribuées à des altérations structurelles, nous pourrons constater qu'il y a correspondance en ce qui concerne la forme générale de tous les chromosomes. Il semble donc que la différence entre ces deux idiogrammes doit être attribuée à l'action d'un gène qui contrôle la taille des chromosomes et qui a provoqué leur raccourcissement. De cette façon, nous

croyons que l'évolution de la garniture chromosomique a été influencée par l'action de ce gène, auquel on doit attribuer la différenciation de l'idiogramme de *N. juncifolius* Lag., *N. gaditanus* Boiss. et Reut., *N. minutiflorus* Willk., *N. triandrus* L. et *N. Bulbocodium* L.

Chez *N. Bulbocodium* L. ssp. *obesus*, on a constaté (Fernandes et Neves, 1941) que des chromosomes isobrachiaux ont été engendrés à partir de chromosomes hétérobrachiaux. Dans ce cas, le chromosome isobrachial nous apparaît phylogénétiquement plus récent que l'hétérobrachial. Cependant, en considérant le genre dans son ensemble, la comparaison des idiogrammes montre que les espèces les plus primitives (*N. rupicola, N. scaberulus, N. calcicola* et *N. Watieri*) possèdent les chromosomes les plus longs (isobrachiaux ou presque et hétérobrachiaux à bras courts relativement longs), tandis que les espèces les plus récentes présentent des chromosomes plus courts, et, en règle, hétérobrachiaux, à bras peu longs, et céphalobrachiaux. De cette façon, nous pourrons dire que l'évolution de la garniture chromosomique chez le genre *Narcissus* a suivi des voies semblables à celles qu'ont été mises en évidence chez *Crepis* (v. Babcock, 1947).

Étant donné que parfois il n'y a pas de parallélisme entre les caractères caryologiques et ceux de la morphologie externe, il faut être extrêmement prudent dans l'application des données caryologiques à la systématique. Pour éviter des fautes, ces données doivent toujours être appliquées en connexion avec les indications fournies par les caractères de la morphologie externe, de l'anatomie, de l'écologie et de la répartition géographique. Cependant, en les employant dans ces conditions, les caractères caryologiques pourront apporter des données précieuses qui pourront contribuer à la solution de beaucoup de questions (v. par exemple Fernandes, 1943).

## CLASSIFICATION DU GENRE *NARCISSUS* L.

Dans un travail antérieur (Fernandes, 1934), nous avons exposé en détail l'histoire de la taxonomie du genre *Narcissus* L. De cette façon, nous nous bornerons ici à présenter notre conception actuelle sur la classification du genre, conception

basée sur les données apportées par les études caryologiques, de la morphologie externe, de l'écologie et de la répartition géographique. Cette classification est contenue dans le schéma de la Planche I, qui montre les rapports phylogénétiques des espèces qui nous semblent les plus probables. Nous présentons ci-dessous cette classification plus en détail.

## GENRE *NARCISSUS* L.

Bulbe tuniqué. Spathe monophylle, uni-multiflore. Périgone hypocratérimorphe ou campanulé-infundibuliforme, à tube obconique, cylindrique ou triquètre, long, court ou subnul. Divisions périgonales subégales, lancéolées, lancéolées-linéaires ou linéaires, obtuses ou acutiuscules, mucronées, dressées, étalées ou réfléchies. Couronne rudimentaire, courte ou longue, cupuliforme, patelliforme, campanulée ou obconique, à bord entier, denticulé, fimbrié, crénelé ou lobé. Étamines 6, insérées sur le tube du périgone; filets droits ou courbs, plus ou moins longs; anthères oblongues ou linéaires, droites ou incurvées, dorsifixes ou subbasifixes. Ovaire 3-loculaire, à loges pluriovulées; ovules bisériés, à placentation axile. Capsule ovoïde, subglobuleuse, globuleuse-trigone ou trigone, 3-valve, à déhiscence loculicide. Graines subglobuleuses ou anguleuses, à test noir. Nombres chromosomiques: $x=7$, 10, 11, 13, 15, 25.

SOUS-GENRE I—***EUNARCISSUS*** PAX excl. sect. *Ajax* (em. Fernandes). Fleur actinomorphe. Tube du périgone étroit, long, cylindrique ou triquètre. Couronne rudimentaire, médiocre ou bien développée, plus courte que les tépales. Étamines droites, inégales, disposées en deux rangs superposés; filets du verticille inférieur plus courts, soudés au tube jusqu'à vers son milieu; ceux du verticille supérieur plus longs, soudés au tube jusqu'à près de la gorge, puis libres; anthères dorsifixes. Nombres chromosomiques: $x = 7, 10, 11, 15$.

SECTION I —***Jonquilleae*** DC. em. Fernandes. Floraison vernale, printanière ou automnale. Feuilles glauques ou vertes, relativement étroites, demi-cylindriques, canaliculées ou subcylindriques-jonciformes. Spathe 1-multiflore.

Fleurs jaunes, rarement blanches ou vertes, peu ou très odorantes. Tube du périgone subtrigonal cylindracé. Tépales étalés ou légèrement réfléchis, plus courts que le tube. Couronne cupuliforme, plus courte que les tépales ou ayant à peu près la même longueur. Nombres chromosomiques: $x=7$.

N. rupicola Duf.
var. Marvieri Jah. et Maire
N. Watieri Maire
N. scaberulus Henriq.
N. calcicola Mendonça
N. juncifolius Lag.
var. pallens (Freyn) Fernandes
N. gaditanus Boiss. et Reut.
N. minutiflorus Willk.
N. Jonquilla L.
var. minor (Haw.) Baker
var. stellaris Baker
var. Henriquesii Samp.
N. Fernandesii Pedro
N. jonquilloides Willk.
N. viridiflorus Schousb.

SECTION II — ***Ganymedes*** (SALISB.) SCHULTES F. Floraison printanière. Spathe uni-multiflore. Fleurs jaunes, d'un jaune soufre, pâle-blanchâtres ou blanches. Tube du périgone cylindrique dans sa partie inférieure et faiblement élargi dans la partie supérieure. Tépales relativement étroits, réfléchis. Couronne ample, caliciforme, plus courte que les tépales. Hétérostylie trimorphe ou dimorphe. Nombres chromosomiques: $x=7$.

N. triandrus L.
var. concolor (Haw.) Baker
var. pulchellus (Salisb.) Baker
var. cernuus (Salisb.) Baker
var. Loiseleurii Rouy
var. albus (Haw.) Baker

SELTION III — ***Serotini*** PARL. excl. sp. (em. Fernandes). Floraison automnale. Feuilles subfiliformes ou jonciformes.

Hampe non-contemporaine des feuilles, à ombelle 1-multiflore. Tube du périgone triquètre, étroit, allongé. Divisions périgonales blanches, ± étroites, oblongues ou lancéolées-linéaires. Couronne très courte, jaune, à 3 ou 6 lobes. Nombres chromosomiques : $x = 15$.

N. serotinus L.

var. deficiens (Herb.) Baker.

SECTION IV — ***Hermione*** (SALISB.) SPRENG. em. Fernandes. Floraison vernale ou automnale. Feuilles contemporaines des fleurs, relativement larges, canaliculées ou planes, vertes, glaucescentes ou glauques. Hampe ancipitée ou subcylindrique. Spathe multiflore. Fleurs concolores ou bicolores, ± odorantes. Tube du périgone triquètre, cylindrique ou cylindrique inférieurement et élargi en entonnoir supérieurement. Divisions périgonales blanches, d'un blanc sale, d'un jaune pâle ou jaunes, étalées. Couronne rudimentaire à 6 lobes, petite ou médiocre, plus courte que la moitié des tépales, cupuliforme, campanulée, subcylindrique ou presque urcéolée, blanche, citrine, jaune, dorée ou orangée. Nombres chromosomiques : $x = 10, 11$.

N. elegans Spach

var. oxypetalus (Boiss.) Maire

var. intermedius Gay

var. fallax Font-Quer

N. Tazetta L.

ssp. eu-Tazetta Briq.

ssp. lacticolor Baker

ssp. corcyrensis (Herb.) Baker

ssp. patulus (Lois.) Baker

ssp. ochroleucus (Lois.) Baker

ssp. papyraceus (Ker-Gawl.) Baker

ssp. Panizzianus (Parl.) Baker

ssp. canariensis (Herb.) Baker

ssp. pachybolbus (Coss. et Dur.) Baker

ssp. polyanthus (Lois.) Baker

ssp. italicus (Sims) Baker

ssp. Gussonei Rouy

ssp. Bertolonii (Jord.) Baker
ssp. aureus (Lois.) Baker
ssp. cupularis (Salisb.) Baker
N. Broussonetii Lag.

**Jonquilleae** DC. × **Hermione** (Salisb.) Spreng.

N. juncifolius Lag. × N. Tazetta L.
× N. dubius Gouan
× Magnenii Rouy
N. dubius Gouan × N. juncifolius Lag.
× N. Pujolii Font-Quer
N. Jonquilla L. × N. Tazetta L.
× N. intermedius Lois.

**Ganymedes** (Salisb.) Schultes f. × **Hermione** (Salisb.) Spreng.

N. triandrus L. × N. Tazetta L.

SECTION V — ***Helena*** (HAW.) ASCHERS. ET GRAEBN. Floraison printanière. Feuilles linéaires, élargies. Hampe comprimée, à 2 angles saillants. Spathe uniflore. Tube du périgone comprimé, allongé, presque aussi long que les tépales. Couronne courte, patelliforme, bordée de rouge. Nombres chromosomiques : $x=7$.

N. poeticus L.
ssp. poeticus Fernandes
var. verbanensis Herb.
var. hellenicus (Pugsley) Fernandes
var. recurvus (Haw.) Fernandes
var. majalis (Curtis) Fernandes
ssp. radiiflorus (Salisb.) Baker
var. stellaris (Haw.) Fernandes
var. poetarum Burb. et Baker
var. exertus Haw.

**Jonquilleae** DC. × **Helena** (Haw.) Aschers. et Graebn.

N. Jonquilla L. × N. poeticus L.
× N. gracilis Sabine
× N. tenuior Curtis ?

**Hermione** (Salisb.) Spreng. × **Helena** (Haw.) Aschers. et Graebn.

N. Tazetta L. × N. poeticus L.
× N. Grenieri K. Richter
× N. Loretii Rouy
× N. biflorus Curtis
× N. Poetaz Hort.

SECTION VI — ***Queltia*** (SALISB.) SPRENG. em. Fernandes. Floraison printanière. Feuilles largement linéaires, canaliculées, obtuses, glaucescentes. Hampe à deux angles peu saillants. Spathe uniflore. Tube du périgone vert, cylindrique-infundibuliforme. Divisions périgonales étalées, ovales-oblongues, blanches, d'un jaune pale ou d'un jaune soufre. Couronne obconique, jaune ou citrine, égalant à peu près la moitié des tépales. Nombres chromosomiques : $x=7$.

N. poeticus L. × N. Pseudo-Narcissus L.
× N. incomparabilis Miller
var. aurantia (Haw.) Baker
var. alba (Haw.) Baker
× N. Bernardii DC.
× N. incomparabiliformis Rouy
× N. juratensis Rouy
× N. abscissus R. et Sch.
× N. Boutignyanus Philippe
× N. Macleayi Lindl.
× N. Sabinii Lindl.
× N. Leedsii Hort.

**Queltia** (Salisb.) Spreng. × **Helena** (Haw.) Aschers. et Graebn.

N. incomparabilis Miller × N. poeticus L.
× N. Barrii Hort.
× N. Burbidgei Hort.

**Queltia** (Salisb.) Spreng. × **Hermione** (Salisb.) Spreng.

N. incomparabilis Miller × N. Tazetta L.
× N. orientalis L. ?

SOUS-GENRE II—***AJAX*** SPACH. Spathe uniflore. Fleurs actinomorphes. Tube du périgone turbiné ou obconique. Divisions périgonales lancéolées, ovales ou elliptiques, ayant à peu près la même longueur que la couronne. Couronne grande, campanulée ou tubuleuse, plus longue que le tube. Étamines droites, égales, à filets soudés inférieurement avec le tube dans une petite étendue, puis libres; anthères linéaires, subbasifixes, enveloppant le style; style droit, plus long que les étamines. Nombres chromosomiques: $x=7$.

N. Pseudo-Narcissus L. (1)
- ssp. Pseudo-Narcissus Fernandes
  - var. platylobus (Jord.) Pugsley
  - var. festinus (Jord.) Pugsley
  - var. porrigens (Jord.) Pugsley
  - var. montinus (Jord.) Pugsley
  - var. minoriformis Pugsley
  - var. humilis Pugsley
  - var. insignis Pugsley
- ssp. pallidiflorus (Pugsley) Fernandes
  - var. intermedius Pugsley
- ssp. macrolobus (Jord.) Fernandes
  - var. pallescens Pugsley
- * ssp. Gayi (Hénon) Fernandes
  - * var. praelongus (Jord.) Pugsley
- ssp. nobilis (Schultes f.) Fernandes
- ssp. leonensis (Pugsley) Fernandes
- * ssp. moschatus (L.) Baker
- ssp. alpestris (Pugsley) Fernandes
- ssp. tortuosus (Haw.) Fernandes
- * ssp. albescens (Pugsley) Fernandes
- * ssp. bicolor (L.) Baker
  - * var. lorifolius (Herb.) Pugsley
- ssp. abscissus (Schultes f.) Fernandes
  - var. serotinus (Jord.) Pugsley
  - var. tubulosus (Jord.) Pugsley
  - var. graciliflorus Pugsley

---

(1) Nous signalons d'un astérisque les taxons inconnus à l'état spontané, mais dont l'existence à cet état est cependant probable.

ssp. major (Curtis) Baker
var. propinquus Herb.
var. spurius (Haw.) Pugsley
var. concolor (Jord.) Pugsley
ssp. longispathus (Pusgley) Fernandes
* ssp. obvallaris (Salisb.) Fernandes
var. maximus (Haw.) Pugsley
var. toscanus Pugsley
var. concolor Bromf.
ssp. pisanus (Pugsley) Fernandes
ssp. confusus (Pugsley) Fernandes
ssp. portensis (Pugsley) Fernandes (1)
ssp. nevadensis (Pugsley) Fernandes (1)
N. minor L.
var. pumilus (Salisb.) Fernandes
var. conspicuus Haw.
var. parviflorus (Jord.) Fernandes
var. provincialis (Pugsley) Fernandes
N. asturiensis (Jord.) Pugsley
var. Lagoi (Merino) Fernandes
N. cyclamineus DC.
N. Pseudo-Narcissus × N. cyclamineus Fernandes
N. cyclamineus × N. asturiensis Hort.

**Ajax** Spach × **Jonquilleae** DC.

N. Pseudo-Narcissus L. × N. juncifolius Lag.
× N. Buxtonii K. Richt.
N. Pseudo-Narcissus L. × N. Jonquilla L.
× N. odorus L.
× N. lobatus Poir.
× N. trilobus L.
× N. infundibulum L.
N. minor L. × N. Jonquilla L.
× N. laetus DC.

(1) Une étude plus détaillée de ces deux sous-espèces s'impose, dans le but d'établir leur véritable catégorie et leur position systématique.

**Queltia** (Salisb.) Spreng. × **Ajax** Spach

N. incomparabilis Miller × N. Pseudo-Narcissus L.
× N. Backhousei Hort.

**Ajax** Spach × **Ganymedes** (Salisb.) Schultes f.

N. Pseudo-Narcissus L. × N. triandrus L. var. cernuus (Salisb.) Baker
× N. Taitii Henriq.
× N. Johnstonii Pugsley

**Ajax** Spach × **Helena** (Haw.) Aschers. et Graebn.

N. cyclamineus × N. poeticus Hort.

SOUS-GENE III — ***CORBULARIA*** (SALISB.) PAX. Spathe uniflore. Fleurs zygomorphes. Tube du périgone obconique, aussi long que la couronne. Divisions périgonales étroites, lancéolées-linéaires. Étamines courbes-ascendentes, déjétées d'un côté; filets insérés vers la base du tube; anthères versatiles, incurvées, dorsifixes. Nombres chromosomiques: $x=7$, 13.

N. Bulbocodium L.
ssp. vulgaris (Cout.) Maire
var. genuinus Cout.
var. conspicuus (Haw.) Burb.
var. citrinus Baker
var. nivalis (Graells) Maire
var. Graellsii (Webb) Baker
ssp. obesus (Salisb.) Maire
ssp. Romieuxii (Br. Bl. et Maire) Maire
var. mesatlanticus Maire
var. rifanus Emb. et Maire
ssp. albidus (Emb. et Maire) Maire
var. eu-albidus Emb. et Maire
var. zaianicus M., We. et Wi.
ssp. tananicus Maire
ssp. monophyllus (Dur.) Maire
var. typicus Maire
var. foliosus Maire
var. kesticus Maire et Wilczek

ssp. praecox Gatt. et Weiller
var. eu-praecox Emb. et Maire
var. paucinervis Maire

**Corbularia** (Salisb.) Pax × **Ganymedes** (Salisb.) Schultes f.

N. Bulbocodium L. × N. triandrus L. var. cernuus Fernandes

**Corbularia** (Salisb.) Pax × **Ajax** Spach

N. Bulbocodium × N. Pseudo-Narcissus Baker

**Corbularia** (Salisb.) Pax × **Hermione** (Salisb.) Spreng.

N. Bulbocodium L. × N. Tazetta L.
× N. Montaz Hort.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

**1.** Chez le genre *Narcissus* L., on trouve une série aneuploïde de nombres chromosomiques, constituée par les chiffres 7, 10, 11, 13, 15 et 25, dont les trois premiers sont des nombres de base d'autant de séries polyploïdes.

**2.** L'évidence obtenue à partir des données de la morphologie externe, de la caryologie et de la répartition géographique montre que le nombre de base primaire est 7 et que les chiffres 10, 11, 13, 15 et 25 ont été secondairement dérivés de 7.

**3.** On trouve chez le genre *Narcissus* L. trois caryotypes distincts : le premier, correspondant au nombre de base 7, se présente constitué surtout par des chromosomes isobrachiaux et hétérobrachiaux à bras courts relativement longs ; le deuxième, correspondant aux nombres de base 10 et 11, se montre constitué principalement par des chromosomes hétérobrachiaux à bras courts relativement petits et par des chromosomes céphalobrachiaux ; et le troisième, correspondant à une seule espèce à $n = 15$, présente des caractères intermédiaires entre les deux autres.

**4.** Malgré l'existence de trois caryotypes, les caractères de la morphologie externe, l'écologie, la répartition géogra-

phique et la caryologie montrent que le genre a eu une origine monophylétique.

**5.** Les données concernant la répartition géographique indiquent que le centre d'origine et de dispersion du genre *Narcissus* L. a été la région qui a été jadis constituée par une partie du sud-est d'Espagne et la région émergée correspondant à la partie la plus occidentale de la Méditerranée actuelle reliée au nord d'Afrique.

**6.** Les données caryologiques semblent montrer que le genre a pris son origine à partir d'une espèce ancestrale pourvue d'une garniture chromosomique correspondant à la formule $2n = 2\ LL + 4\ Ll + 2\ Lp + 2\ l_1 + 2\ lp + 2\ Pp'$, semblable à celle qu'on trouve à présent chez *N. rupicola* Duf., *N. Watieri* Maire, *N. scaberulus* Henriq. et *N. calcicola* Mendonça.

**7.** Aux points de vue écologique et de la morphologie externe, il est probable que l'espèce ancestrale serait une petite plante bulbeuse, croissant dans les fissures des rochers des montagnes où quelque humus s'est accumulé, à feuilles étroites, vertes, étalées, à hampe florale cylindrique, à ombelle pluriflore et à fleurs longuement pédonculées, petites, jaunes, non-odorantes, à tube relativement large, à couronne rudimentaire et à étamines libres, égales ou sub-égales.

**8.** L'évidence de la répartition géographique semble montrer que l'espèce ancestrale a fait son apparition au commencement du Quaternaire.

**9.** En tenant compte des données de la morphologie externe, de la caryologie et de la distribution géographique, nous avons essayé de reconstituer l'histoire probable des espèces du genre depuis leur apparition jusqu'à présent.

**10.** Les relations phylogénétiques des espèces du genre qui nous semblent les plus probables d'après nos études sont montrées sur le diagramme de la Planche I (v. aussi la fig. 17).

**11.** Les processus qui ont agi et agissent encore dans l'évolution du genre sont analysés et énumérés, en même temps que leur importance est discutée.

**12.** En ce qui concerne les agents du milieu auxquels doivent être imputées les altérations génotypiques responsables pour la différenciation des taxons nouveaux à l'état spontané, nous croyons que le rôle le plus important a été joué par les chocs thermiques et les radiations ultra-violettes.

**13.** Nous basant sur les connaissances acquises sur la caryologie du genre, nous présentons quelques suggestions concernant les méthodes au moyen desquelles des formes horticoles nouvelles pourront être obtenues.

**14.** Les rapports entre la caryologie et la systématique sont analysés. Quelquefois, on constate qu'il y a un parallélisme étroit entre les caractères caryologiques et ceux de la morphologie externe. D'autres fois, un tel parallélisme n'existe pas. De cette façon, il faut être extrêmement prudent en ce qui concerne l'application des données caryologiques à la systématique. Cependant, lorsque les caractères caryologiques sont employés en connexion avec les données provenant des autres sources d'information (morphologie externe, anatomie, écologie et répartition géographique), ils pourront contribuer d'une façon décisive à la solution de beaucoup de questions. Les données caryologiques nous semblent même indispensables en ce qui concerne l'établissement des rapports phylogénétiques, puisqu'elles peuvent donner des indications qui n'ont pas été encore signalées par les caractères de la morphologie externe. Cependant, une étude plus soigneuse de ces caractères pourra apporter la confirmation des indications fournies par la caryologie.

**15.** Nous basant sur les études effectuées, nous proposons une nouvelle classification du genre *Narcissus* L.

## BIBLIOGRAPHIE

BABCOCK, E. B.

1947 The genus *Crepis*. Part one. The taxonomy, phylogeny, distribution, and evolution of *Crepis*. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **21**, 1-197.

BABCOCK, E. B., STEBBINS, G. L. et JENKINS, J. A.

1937 Chromosomes and phylogeny in some genera of *Crepidinae*. *Cytologia*, Fujii Jub. Vol., 188-210.

BAKER, J. G.
1888 *Handbook of the* Amaryllideae. London.
BOWLES, E. A.
1934 *A handbook of* Narcissus. Martin Hopkinson, Ltd. London.
BROTERO, F. A.
1804 *Flora Lusitanica.* Olissipone.
BURBIDGE, F. W. et BAKER, J. G.
1875 *The* Narcissus: *its history and culture.* London.
CADEVALL, J.
1933 *Flora de Catalunya.* Barcelona.
CALVERT, A. F.
1929 *Daffodil growing for pleasure and profit.* Dulau & Co. Ltd. London.
CHEVALIER, A.
1924 Une excursion aux îles Glénans. *Bull. Soc. Bot. France,* **71**, 523-546.
COLMEIRO, M.
1889 *Enumeración y revisión de las plantas de la Península Hispano-Lusitana é islas Baleares,* **5**. Madrid.
COUTINHO, A. X. P.
1913 *A Flora de Portugal.* Ed. I. Lisboa.
1939 *A Flora de Portugal.* Ed. II. Lisboa.
EMBERGER, L. et MAIRE, R.
1941 *Catalogue des plantes du Maroc,* **4**. Alger.
FERNANDES, A.
1933 Novos estudos cariológicos no género *Narcissus* L. *Rev. Fac. Ciênc. Univ. Coimbra,* **3**, 53.
1934 Nouvelles études caryologiques sur le genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Broteriana,* **9** (2.ª série), 3-195.
1937 *a* Sur l'origine du *Narcissus dubius* Gouan. *Bol. Soc. Broteriana,* **12** (2.ª série), 93-118.
1937 *b* Le problème de *Narcissus Tazetta* L. I. Les formes à 22 chromosomes somatiques. *Bol. Soc. Broteriana,* **12** (2.ª série), 159-219.
1939 *a* Sur l'origine du *Narcissus jonquilloides* Willk. *Scientia Genetica,* **1**, 16-61.
1939 *b* Sur la caryo-systématique du groupe *Jonquilla* du genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Broteriana,* **13** (2.ª série), 487-544.
1939 *c* Sur le comportement d'un chromosome surnuméraire pendant la mitose. *Scientia Genetica,* **1**, 141-166.
1940 Sur la position systématique et l'origine de *Narcissus Broussonetii* Lag. *Bol. Soc. Broteriana,* **14** (2.ª série), 53-66.
1943 Sur la caryo-systématique de la section *Autumnales* Gay du genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Broteriana,* **17** (2.ª série), 5-54.
1945 Sôbre a origem de *Narcissus Johnstonii* Pugsley. *Anales del Jardin Botánico de Madrid,* **6**, 145-158.
1949 *a* Le problème de l'hétérochromatinisation chez *Narcissus Bulbocodium* L. *Bol. Soc. Broteriana,* **23** (2.ª série), 5-88.
1949 *b* Sur la caryo-systématique de la section *Ganymedes* (Salisb.) Schult.

f. du genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Broteriana*, **23** (2.ª série), 177-218.

1950 La méiose chez *Narcissus Poetaz* «Alsace». *Genética Ibérica*, **2**, 149-174.

FERNANDES, A. et FERNANDES, R.

1946 Sur la caryo-systématique du sous-genre *Ajax* Spach du genre *Narcissus* L. *Acta Universitatis Conimbrigensis*.

FERNANDES, A., GARCIA, J. et FERNANDES, R.

1948 Herborizações nos domínios da Fundação da Casa de Bragança. I. Vendas Novas. *Memórias Soc. Broteriana*, **4**, 5-97.

FERNANDES, A. et NEVES, J. B.

1941 Sur l'origine des formes de *Narcissus Bulbocodium* L. à 26 chromosomes. *Bol. Soc. Broteriana*, **15** (2.ª série), 43-132.

FIORI, A. et PAOLETTI, G.

1896-1898 *Flora analitica d'Italia*, **1**. Padova.

HENRIQUES, J. A.

1887 Amaryllideas de Portugal. *Bol. Soc. Broteriana*, **5** (1.ª série), 159-174.

JAHANDIEZ, E. et MAIRE, R.

1931 *Catalogue des plantes du Maroc*, **1**. Alger.

1934 *Catalogue des plantes du Maroc*, **2**. Alger.

LÁZARO É IBIZA, B.

1906 *Compendio de la flora Española*, **1**. Madrid.

LEMOS-PEREIRA, A.

1940 Sôbre a cariologia de *Narcissus odorus* L. e *N. gracilis* Sab. *Bol. Soc. Broteriana*, **14** (2.ª série), 67-96.

LEVAN, A.

1935 Cytological studies in *Allium*. VI. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. *Hereditas*, **20**, 289-330.

LEWITSKY, G. A.

1931 The karyotype in systematics. *Bull. Appl. Bot. Pl. Breed.*, **27**, 220-240.

NAGAO, S.

1933 Number and behavior of chromosomes in the genus *Narcissus*. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. B.*, **8**, 81-200.

PARLATORE, F.

1858 *Flora Italiana*, **3**. Firenze.

PAX, F. et HOFFMANN, K.

1930 *Amaryllidaceae* in ENGLER, A. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, **15 a**, 391-430. Leipzig.

PEDRO, J. G.

1947 Uma nova espécie de *Narcissus* L. *Bol. Soc. Broteriana*, **21** (2.ª série), 59-68.

PUGSLEY, H. W.

1915 *Narcissus poeticus* and its allies. *J. Bot.*, **53**, Supp. II, 1-44.

1933 A monograph of *Narcissus*, subgenus *Ajax*. *J. R. Hort. Soc.*, **58**, 17-93.

PUGSLEY, H. .W
1937 Notes on Poet's *Narcissi*. *J. Bot.*, **75**, 53-58.
1939 Notes on *Narcissi*. *J. Bot.*, **77**, 333-337.
ROUY, G.
1912 *Flore de France*, **13**. Paris.
SAMPAIO, G.
1947 *Manual da Flora Portuguesa*. Ed. II. Porto.
STOMPS, T. J.
1919 Gigas-Mutation mit und ohne Verdoppelung der Chromosomenzahl. *Z. I. Abs. Vererb.*, **21**, 65-90.
VASCONCELLOS, J. C.
1940 Anotações do Herbário do Instituto Superior de Agronomia. *Anais do Instituto Superior de Agronomia*, **11**, 7-17.
WILLKOMM, M.
1893 *Supplementum Prodromi Florae Hispanicae*. Stuttgartiae.
WILLKOMM, M. et LANGE, J.
1861 *Prodromus Florae Hispanicae*, **1**. Stuttgartiae.

## ERRATA

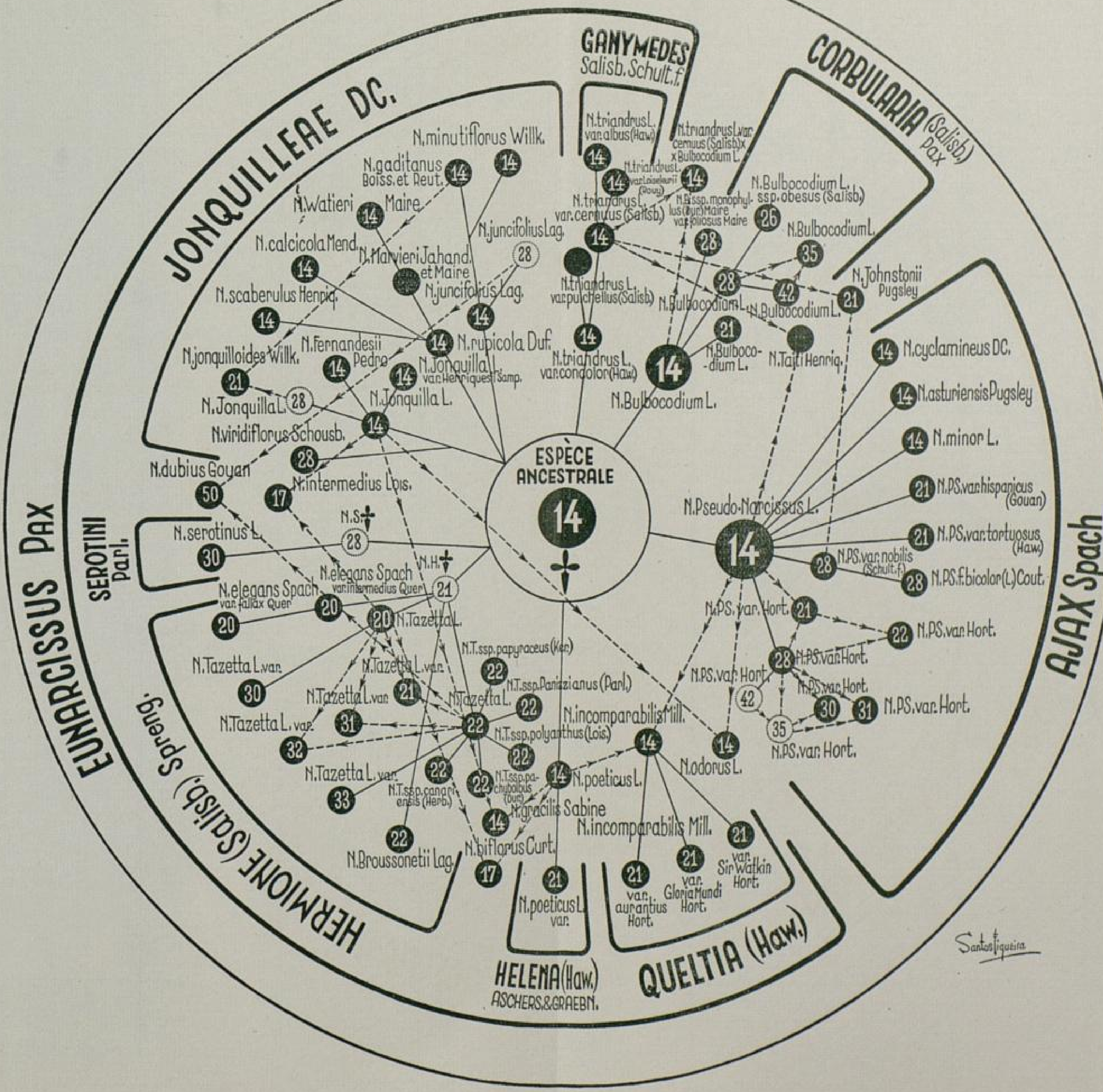
| PAGE | LIGNE | AU LIEU DE | LIRE |
|---|---|---|---|
| 119 | 15, 27 | croîssent | croissent |
| 126 | 3 | issue | issu |
| 149 | 7 | valée | vallée |
| 151 | 3 de la Note | ou | on |
| 155, etc. | | taxons | « taxa » |
| 158 | 11 | ssp. *abscissus* | ssp. *muticus* |
| 158 | 11 | Shultes | Schultes |
| 158 | 27 | (Jord) | (Jord.) |
| 159 | Schéma | ssp. abscissus | ssp. muticus |
| 164 | 27 | procesus | processus |
| 178 | 37 | SELTION | SECTION |
| 180 | 22 | ssp. poeticus Fernandes | ssp. poeticus |
| 182 | 11 | ssp. Pseudo-Narcissus Fernandes | ssp. Pseudo-Narcissus |
| 182 | 25 | ssp. nobilis (Schultes f.) Fernandes | ssp. nobilis (Haw.) Fernandes |
| 182 | 33 | ssp. abscissus (Schultes f.) Fernandes | ssp. muticus (Gay) Baker |
| 183 | 16 | var. conspicuus Haw. | var. conspicuus (Haw.) Fernandes |
| 184 | 11 | SOUS-GENE | SOUS-GENRE |
| 184 | 18 | ssp. vulgaris (Cout.) Maire | ssp. vulgaris Cout. |
| 184 | 22 | var. nivalis (Graells) Maire | var. nivalis (Graells) Baker |

# EXPLICATION DES PLANCHES

## PLANCHE I

Schéma montrant les relations phylogénétiques des espèces et la classification du genre *Narcissus* L. Les espèces, et dans quelques cas les sous-espèces et les variétés, sont représentées par des cercles, au dedans desquels les chiffres indiquent les nombres chromosomiques respectifs. Les cercles en pointillé correspondent à des formes polyploïdes qui n'ont pas été encore rencontrées à l'état spontané, mais dont l'existence y est probable. Les croix indiquent que les formes n'existent plus. N. *S.* signifie ancêtre de la section *Serotini* Parl. et N. H. ancêtre de la section *Hermione* (Salisb.) Spreng. Les croisements dont d'autres formes ont été issues sont indiqués par des lignes à traits et à flèches qui, en partant des parents, convergent vers les hybrides. Explication détaillée dans le texte. Confronter avec les schémas de la Planche II et de la fig. 17 et avec le texte du chapitre «Classification du genre *Narcissus* L.».

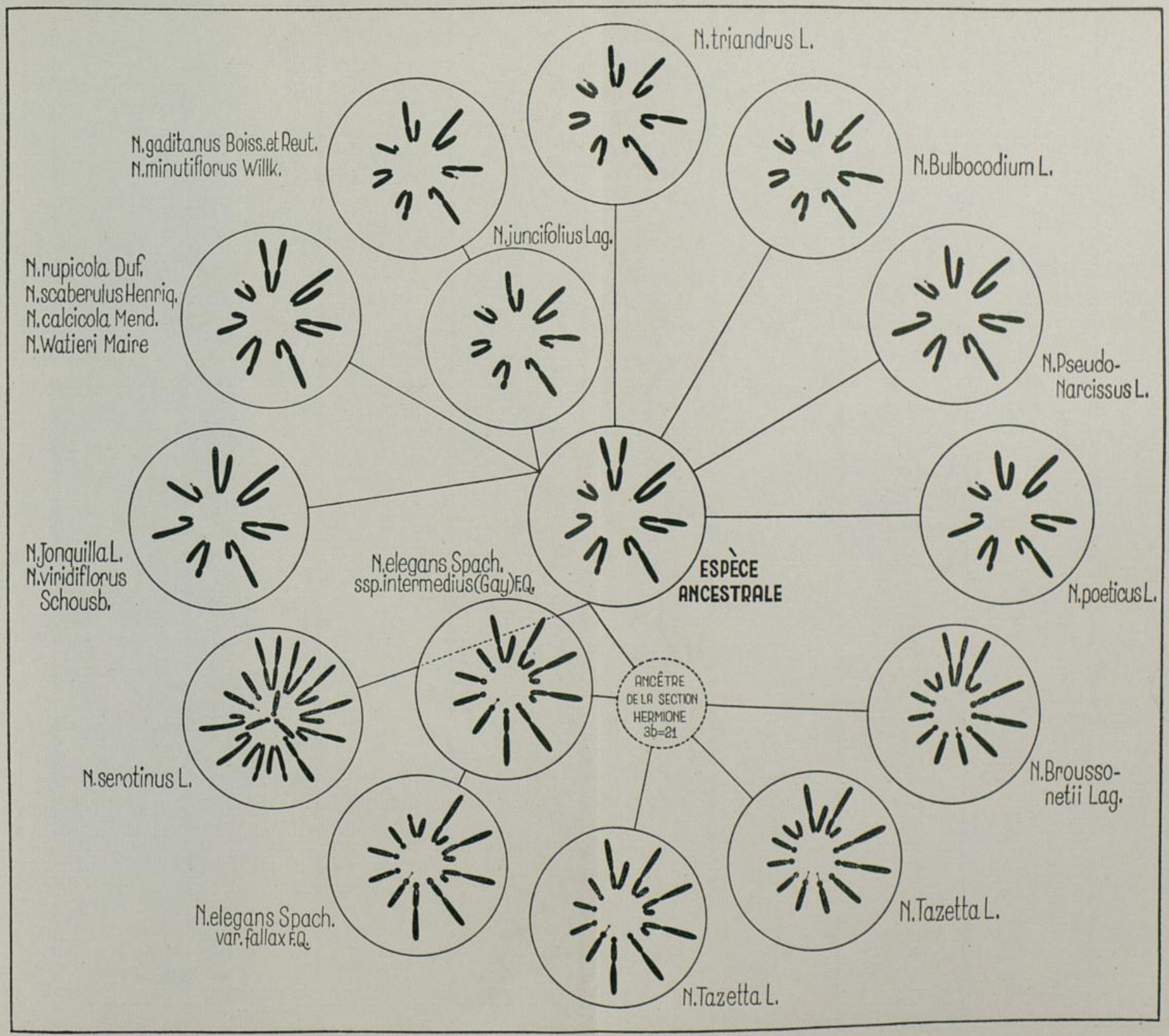
Note: Au lieu de *Queltia* (Haw.), lire *Queltia* (Salisb.) Spreng. et au lieu de *N. PS.* var. *hispanicus* Gouan, lire *N. PS.* ssp. *major* (Curtis) Baker.



JONQUILLEAE DC.
GANYMEDES Salisb. Schult. f.
CORBULARIA (Salisb.) Pax
AJAX Spach
QUELTIA (Haw.)
HELENA (Haw.) ASCHERS.& GRAEBN.
HERMIONE (Salisb.) Spreng.
EUNARCISSUS Pax
SEROTINI Parl.
ESPÈCE ANCESTRALE
14
N. minutiflorus Willk.
N. gaditanus Boiss. et Reut.
N. Watieri Maire
N. calcicola Mend.
N. Marvieri Jahand. et Maire
N. juncifolius Lag.
N. scaberulus Henriq.
N. rupicola Duf.
N. Fernandesii Pedro
N. jonquilloides Willk.
N. Jonquilla L. var. Henriquesii Samp.
N. Jonquilla L.
N. viridiflorus Schousb.
N. dubius Gouan
N. intermedius Lois.
N. serotinus L.
N. S.
N. H.
N. elegans Spach var. intermedius Quer.
N. elegans Spach var. fallax Quer.
N. Tazetta L.
N. Tazetta L. var.
N. T. ssp. papyraceus (Ker)
N. T. ssp. Panizzianus (Parl.)
N. T. ssp. polyanthus (Lois.)
N. T. ssp. canariensis (Herb.)
N. Broussonetii Lag.
N. biflorus Curt.
N. gracilis Sabine
N. poeticus L.
N. poeticus L. var.
N. incomparabilis Mill.
var. aurantius Hort.
var. Gloria Mundi Hort.
var. Sir Watkin Hort.
N. odorus L.
N. triandrus L. var. albus (Haw.)
N. triandrus L. var. cernuus (Salisb.) x x Bulbocodium L.
N. triandrus L. var. cernuus (Salisb.)
N. triandrus L. var. pulchellus (Salisb.)
N. triandrus L. var. concolor (Haw.)
N. Bulbocodium L. ssp. obesus (Salisb.)
N. Bulbocodium L.
N. Johnstonii Pugsley
N. Taiti Henriq.
N. cyclamineus DC.
N. asturiensis Pugsley
N. minor L.
N. PS. var. hispanicus (Gouan)
N. PS. var. tortuosus (Haw.)
N. PS. var. nobilis (Schult. f.)
N. PS. f. bicolor (L.) Cout.
N. Pseudo-Narcissus L.
N. PS. var. Hort.
Santos Siqueira

## PLANCHE II

Schéma montrant l'évolution de la garniture chromosomique chez le genre *Narcissus* L. Confronter avec le schéma de la Planche I. Explication détaillée dans le texte, particulièrement dans le chapitre « Rapports entre la caryologie et la systématique chez le genre *Narcissus* L. ».


N.triandrus L.
N.gaditanus Boiss.et Reut.
N.minutiflorus Willk.
N.Bulbocodium L.
N.juncifolius Lag.
N.rupicola Duf.
N.scaberulus Henriq.
N.calcicola Mend.
N.Watieri Maire
N.Pseudo-Narcissus L.
N.Jonquilla L.
N.viridiflorus Schousb.
N.elegans Spach. ssp.intermedius(Gay)F.Q.
ESPÈCE ANCESTRALE
N.poeticus L.
ANCÊTRE DE LA SECTION HERMIONE 3b=21
N.serotinus L.
N.Broussonetii Lag.
N.elegans Spach. var.fallax F.Q.
N.Tazetta L.
N.Tazetta L.