

L'EVOLUTION CHEZ LE GENRE *NARCISSUS* L. (*)

por

A. FERNANDES (**)

Travail dédié, en hommage au Prof. S. Rivas Goday dans son 70ème anniversaire.

INTRODUCTION

Dans un travail antérieur (FERNANDES, 1951), nous avons essayé à esquisser la phylogénie des espèces du genre *Narcissus* L. en partant de la supposition que le groupe ne possédait que le nombre chromosomique primaire de base 7. Cependant, des recherches ultérieures (FERNANDES, 1968), en montrant qu'il y avait chez *N. serotinus* L. des populations à $2n = 10$, ont révélé l'existence chez le genre des nombres

(*) Travail accompli d'après l'article 43 du Décret-Loi 132/70, du 30 Mars 1970.

(**) Au moment de commencer à écrire cet article, j'ai évoqué, avec émotion, un jour de Novembre de 1944 où j'ai eu le plaisir de recevoir à l'Institut Botanique de Coimbra le jeune Professeur de la Faculté de Pharmacie de l'Université de Madrid, Dr. SALVADOR RIVAS GODAY, qui, en compagnie de son Collègue et Ami le Prof. FRANCISCO BELLOT RODRÍGUEZ, s'était rendu à Coimbra pour s'associer aux commémorations du bicentenaire de la naissance de notre éminent FÉLIX DE AVELLAR BROTERO. Ce notre premier contact a été tel que ce jour lointain a vu naître une profonde amitié entre moi et M. le Prof. RIVAS GODAY, amitié qui s'est toujours maintenue sans qu'aucune ombre venait la troubler. Je suis donc particulièrement heureux de pouvoir contribuer avec ce modeste article au volume qui a pour but de consacrer le savant botaniste et lui rendre hommage à la date où il accompli sa 70^{ème} année et laisse l'enseignement entouré d'une atmosphère d'affection et d'admiration de la part de tous les pharmaciens et phytosociologues dispersés par tous les coins de l'Espagne, qui ont été des élèves du Maître éminent qui a su avec autant d'efficacité accomplir sa mission de professeur et d'éducateur.

A son Fils, le Prof. SALVADOR RIVAS-MARTÍNEZ, qui, avec autant d'éclat poursuit l'oeuvre de son Père, je lui remercie de l'honneur qu'il m'a accordée en m'invitant à collaborer dans le volume des Anales del Instituto Botánico A. J. Cavanilles en hommage à M. le Prof. SALVADOR RIVAS GODAY.

de base primaires 5 et 7, le premier correspondant au sous-genre *Hermione* (Haw.) Spach et le second au sous-genre *Narcissus*. D'après ces données, il faut donc envisager à présent l'évolution chez le genre d'une façon différente de celle que nous avons considérée en 1951. D'autre part, des observations ont été faites dans des taxa qui, à cette date, n'avaient pas encore été étudiés. Une révision de nos conceptions de 1951 s'imposait donc et c'est cette révision que nous présentons ici.

L'ANCÊTRE DU GENRE

Il y a chez les Narcisses les deux nombres de base primaires 5 et 7, ainsi que le chiffre secondaire 11, qui, étant donnés les caractères des plantes qui le portent, est nettement en rapport avec 5. Donc, la question suivante doit se poser tout d'abord : est-ce que les deux groupes —*Hermione* et *Narcissus*— correspondent à deux genres distincts ou bien est-ce qu'ils ne correspondent qu'à deux sous-genres ? On constate que tous les deux groupes sont assez polymorphes, ce qui explique le fait que HAWORTH (1831) y ait distingué 16 genres, qui ont été réduits à 6 par HERBERT (1837). Plus tard, BAKER (1869, 1875) ne distingue qu'un seul genre, en mettant ainsi ensemble les deux groupes. Bien qu'il y ait des différences morphologiques considérables entre quelques espèces, nous partageons l'opinion de BAKER par les raisons suivantes : 1) facilité d'hybridation entre *N. tazetta* s. lat. ($x = 5$ et 11) et quelques espèces à $x = 7$; 2) comportement méiotique de *N. × poetaz* «Alsace» qui montre que, probablement, tous les 7 chromosomes de *N. poeticus* L. peuvent s'apparier avec des chromosomes de *N. tazetta* (v. FERNANDES, 1950) ; 3) existence chez *N. serotinus* L. et *N. broussonetii* Lag. (espèces à $x = 5$ et à $x = 11$ respectivement) de quelques chromosomes de type semblable à ceux existant chez les espèces à $x = 7$.

A notre avis, les deux groupes mentionnés ci-dessous doivent correspondre à deux sous-genres —*Hermione* (Haw.) Spach et *Narcissus*— dont les caractères ont été référés dans un travail antérieur (FERNANDES, 1968). Dans ce même travail, nous avons suggéré que l'ancêtre du genre aurait été une plante à $n = 6$, qui aurait engendré des descendants à $n = 5$ et d'autres à $n = 7$. Quelques-uns des descendants à $n = 5$ s'auraient croisés avec la forme ancestrale, en engendrant des amphidiploïdes à $n = 11$. Les descendants des formes à $n = 5$ et à

$n = 11$ auraient constitué le sous-genre *Hermione* (Haw.) Spach, tandis que la progéniture des plantes à $n = 7$ aurait constituée le sous-genre *Narcissus*.

Comme nous l'avons remarqué aussi dans le travail mentionné, on peut dire que, d'une façon générale, les deux sous-genres présentent des distributions distinctes. En effet, tandis que le sous-genre *Hermione* habite les régions côtières de la Méditerranée et les côtes atlantiques de la Péninsule Ibérique et du Maroc, le sous-genre *Narcissus* croît surtout dans les régions montagneuses de la Péninsule Ibérique, du Maroc, des Pyrénées et des Alpes. Cependant, quelques espèces de ce dernier sous-genre sont aussi méditerranéennes — *N. viridiflorus* Schousb., *N. pusillus* (= *N. gaditanus* Boiss. & Reut.) et *N. humilis* (Cav.) Traub — et d'autres ont gagné dans certaines régions des endroits voisins du littoral (*N. bulbocodium* L., *N. requienii* Roem., *N. triandrus* L. var. *cernuus* (Salisb.) Bak., etc.).

Sous-genre HERMIONE (Haw.) Spach

Sect. SEROTINI Parl.

N. serotinus L. possède une aire de distribution très vaste (v. FERNANDES, 1951, fig. 10) autour du bassin de la Méditerranée et le long des régions côtières de l'Atlantique du Maroc et du sud-ouest de la Péninsule Ibérique. Ici il pénètre vers l'intérieur, ayant été récolté récemment au Nord de Cáceres par le Prof. F. MANGAS CATARINO (communication verbale). Chez cette espèce, l'évolution (fig. 1) a eu lieu par polyploïdie, des formes tétraploïdes à $2n = 20$ ayant été trouvées par PHYTOS & KAMARI (1974) dans l'île de Crète et des formes hexaploïdes par nous-mêmes à la Catalogne et aux îles Baléares. Par le fait que des chromosomes à morphologie différente de ceux qu'on trouve chez les formes diploïdes existent dans les hexaploïdes, la polyploïdie a été accompagnée de remaniements chromosomiques (v. FERNANDES, 1968). Il est à remarquer que les formes hexaploïdes se sont diploïdisées, puisque la méiose y découle presque régulièrement avec la formation de 15 bivalents (v. FERNANDES, 1943). Cette espèce constitue à elle seule la section *Serotini* Parl. (fig. 1).

Sect. HERMIONE subsect. ANGUSTIFOLII A. Fernandes

N. elegans Spach se serait différencié à partir de la souche ancestrale (fig. 1). On ne connaît chez cette espèce que des formes à $2n = 20$, qui doivent être probablement des anciens tétraploïdes diploïdisés. Cependant, étant donnée l'aire géographique occupée par l'espèce (v. FERNANDES, 1951, fig. 11 où il faut ajouter l'île de Majorca d'après une récolte faite par E. E. BROUGHTON, le 19 Octobre 1971, au voisinage de Cala d'Or), il pourra-t-arriver que des formes diploïdes existent aussi. Le type de l'espèce aurait engendré la var. *intermedius* J. Gay qui, probablement par suite d'une inversion dans un chromosome du type lm , aurait donné naissance à la var. *fallax* Font-Quer, pourvue d'une garniture différente de celle de la var. *intermedius* (v. FERNANDES, 1943). *N. elegans* est le seul représentant de la subsect. *Angustifolii* de la section *Hermione* (fig. 1).

Sect. HERMIONE subsect. HERMIONE

Cette sous-section a eu vraisemblablement une origine biphyléti-que (fig. 1). En effet, nous y trouvons trois séries dont la sér. *Hermione* possède $2n = 20$ et les sér. *Albiflori* Rouy et *Luteiflori* Rouy $2n = 22$. Étant donné que la garniture des formes à $2n = 20$ présente quelques différences par rapport à celle des formes à $2n = 22$ (v. FERNANDES, 1966 et 1967), parmi lesquelles on doit signaler la présence chez les dernières d'un chromosome L. au lieu d'un L_p , d'un autre l. au lieu d'un $L.$, d'un $P.$ au lieu d'un lp et l'existence d'un type nouveau pp , et que celui-ci est semblable à un autre existant chez la section *Aurelia* (J. Gay) Bak., nous considérons probable que la sér. *Hermione* soit constituée par des taxa tétraploïdes à base 5, tandis que ceux des sér. *Albiflori* et *Luteiflori* seraient produits par l'hybridation entre des formes à $n = 5$ et $n = 6$ (voir schéma de la fig. 1) suivie de duplication chromosomique. Le nombre de base secondaire 11 aurait ainsi pris naissance. Chez la sér. *Hermione*, des formes hexaploïdes à $2n = 30$ se sont différenciées à l'état spontané (*N. cypri* Sweet) et dans les cultures (Soleil d'Or, *Canaliculatus* et *Chinensis*). D'autre part, l'hybridation entre les sér. *Hermione* et *Albiflori* d'un côté et *Hermione* et *Luteiflori* de l'autre ont amené à la différenciation de formes horticoles

à $2n = 21$, 31 et 32 (Grand Primo et Scilly White). Un hybride entre *N. bertolonii* Parl. et *N. serotinus* L., nommé *N. × chevassutii* Gorenflot, Guinochet & Quézel, et un autre de *N. tazetta* L. et *N. elegans* Spach, nommé *N. × rogendorfii* Batt., ont pris naissance respectivement au Maroc et en Algérie. On ne connaît pas la caryologie de ces hybrides.

Section AURELIA (*J. Gay*) *Bak.*

Cette section est constituée seulement par *N. broussonetii* Lag. Comme le schéma de la figure 1 le montre, il s'agirait d'un amphidiploïde à $2n = 22$ dont la garniture a beaucoup de ressemblances avec celle des sér. *Albiflori* et *Luteiflori*. Cependant, cette espèce conserve encore des chromosomes longs isobrachiaux qui se trouvent aussi chez *N. serotinus* L. et certaines espèces du sous-genre *Narcissus* (sect. *Apodanthi*). Par polyploïdie, le type de l'espèce a engendré la forme *grandiflorus* (Batt. & Trab.) Maire à $2n = 44$ (tétraploïde du chiffre de base secondaire 11).

Sous-genre NARCISSUS

Sect. APODANTHI *A. Fernandes*

Le caryotype de cette section peut être représenté par la formule :

$$X = 7 = 1 LL + 2 L1 + 1 Lp + 1 l' + 1 lp + 1 Pp'$$

Il est à remarquer que cette garniture se trouve chez toutes les espèces, ce qui montre que l'évolution a eu lieu dans ce groupe seulement par des mutations de gènes ou bien par ce processus accompagné d'altérations structurelles qui n'ont pas affecté la morphologie des chromosomes. La polyploïdie est inconnue dans ce groupe.

A notre avis, les espèces à ombelle pluriflore et à fleurs jaunes sont plus primitives que celles à ombelle 1-flore et à fleurs blanches. Alors nous suggérons l'évolution indiquée par la fig. 2. La souche de cette section aurait engendré *N. scaberulus* Henriq. et *N. calcicola* Mendonça, tous les deux à ombelle pluriflore, qui sont des espèces écologiquement vicariantes, la première croissant sur les granites et la seconde

sur les calcaires. De cette même souche, *N. cuatrecasii* Casas et al. et *N. rupicola* Duf. auraient aussi pris naissance, le premier à ombelle 2-1-flore et le deuxième presque toujours 1-flore. Ces deux espèces sont aussi des vicariantes écologiques, *N. cuatrecasii* sur les calcaires et *N. rupicola* sur les granites.

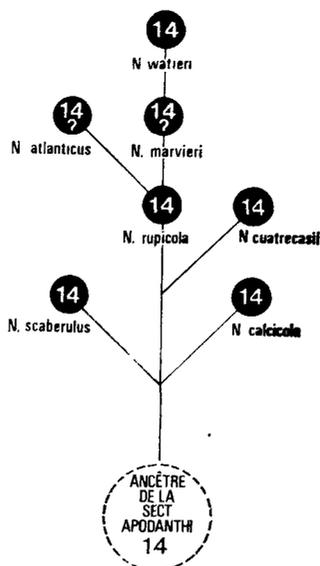


Fig. 2.—Évolution et rapports phylogénétiques chez la section *Apodanthi* A. Fernandes.

Au Maroc, *N. rupicola* aurait donné naissance à *N. atlanticus* Stern et à *N. marvieri* Jahand. & Maire. A partir de celui-ci, *N. watieri* Maire, à fleur blanche et à pédicelle très court (jusqu'à 1 mm), se serait différencié.

Un hybride naturel, *N. × carringtonii* Rozeira, résultant du croisement entre *N. scaberulus* et *N. triandrus* var. *cernuus*, est connu au Portugal (ROZEIRA, 1962).

Sect. JONQUILLA DC.

Subsect. JONQUILLA

Le caryotype de cette subsection peut être représenté par la formule suivante :

$$X = 7 = 2 L1 + 1 Lm + 1 Lp + 1 l + 1 lp + 1 Lp'$$

L'évolution et les rapports phylogénétiques chez cette subsection sont mises en évidence par la fig. 3. La souche de cette section aurait, d'une part, donné naissance à une forme tétraploïde, *N. viridiflorus* Schousb., espèce remarquable à floraison automnale et à fleurs vertes, qui croît à Gibraltar et au Maroc, le long des côtes de la Méditerranée et de l'Atlantique. D'autre part, *N. jonquilla* L., à $2n = 14$, se serait différencié aussi à partir de la même souche. Au Portugal, au bord

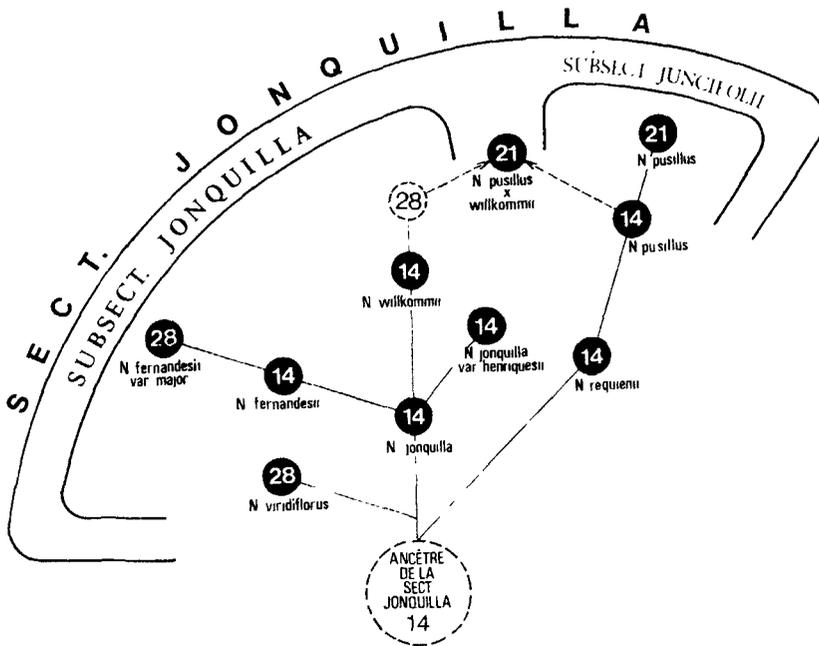


Fig. 3.—Evolution et rapports phylogénétiques chez la section *Jonquilla* DC.

occidental de son aire, cette espèce aurait engendré la var. *henriquesii* Samp., *N. willkommii* (Samp.) A. Fernandes et *N. fernandesii* Pedro, tous à $2n = 14$. Le type de cette dernière espèce a produit des tétraploïdes qui correspondent à la var. *major* A. Fernandes. Il est à remarquer que la polyploïdie a été accompagnée ici par des altérations structurelles qui ont donné des chromosomes d'un type nouveau qui n'existent pas dans les diploïdes (v. FERNANDES, 1966a). Il est probable que *N. willkommii* (Samp.) A. Fernandes ait aussi engendré des tétraploïdes (voir ci-dessous).

Subsect. JUNCIFOLII A. Fernandes

La souche de la section *Jonquilla* aurait donné aussi naissance à *N. requienii* Roem. (1) dont le caryotype est représenté par la formule :

$$X = 7 = 2 L1 + 2 Lp + 1 l1 + 1 Pp + 1 Pp'$$

La comparaison de cette formule avec celle de la subsect. *Jonquilla* montre que des altérations structurelles des chromosomes sont probablement les responsables de la différenciation de la subsect. *Juncifolii*. Des altérations du même type, accompagnées certainement de mutations de gènes, ont été à la base de la différenciation de *N. pusillus* à partir de *N. requienii* Roem. Au bord occidental de son aire, *N. pusillus* a engendré des formes triploïdes (FERNANDES & QUEIRÓS, 1970, sous le nom de *N. gaditanus* Boiss. & Reut.).

Un hybride de *N. willkommii* (Samp.) A. Fernandes et *N. pusillus*, croissant à l'Algarve et se multipliant végétativement, est connu. Cet hybride, dans lequel les caractères de *N. willkommii* dominent, ce qui explique le fait qu'il a été rangé par les taxonomistes dans cette espèce,

(1) Dans la carte de distribution géographique de cette espèce (FERNANDES, 1951, fig. 2), nous avons signalé sa présence aux îles Baléares et en Corse d'une façon douteuse. En examinant une collection de *Narcissus* de l'Université de Leicester, que M. le Prof. T. G. TURIN a bien voulu nous confier pour identification, nous avons constaté qu'une récolte (*N. Jardine* 4) effectuée à la Sardaigne le 31 Mars 1970, sur les versants du Mont Cugnara (alt. 300-500 m) à 4 km de San Pantaleo, aux alentours d'Olbia, pourrait se référer à *N. requienii* Roem., bien que le spécimen soit plus vigoureux et à feuilles plus larges par rapport aux échantillons que nous connaissions. Cette récolte montre donc qu'il est très probable que cette espèce existe aux Baléares, en Corse et en Sardaigne.

possède 21 chromosomes et sa méiose découle d'une façon irrégulière (FERNANDES, 1939), la plante n'étant pas fertile. Étant donné le nombre chromosomique de l'hybride et qu'il possède deux garnitures de *N. willkommii* et une de *N. pusillus*, il est probable que des formes tétraploïdes de la première espèce existent en Algarve (2).

En ce qui concerne l'évolution et les rapports phylogénétiques chez cette sous-section voir fig. 3.

Des hybrides entre des espèces de cette section avec celles d'autres sections sont connus à l'état spontané :

N. × *intermedius* Lois. (*N. jonquilla* × *tazetta*), $2n = 17$.

N. × *tenuior* Curt. (*N. jonquilla* × *poeticus*), $2n = 14$.

N. × *dubius* Gouan (*N. requienii* × *N. tazetta*), $2n = 50$.

Comme nous l'avons montré (FERNANDES, 1937), *N.* × *dubius* est remarquable, puisqu'il s'agit d'un hybride stable et fertile engendré au moyen du croisement d'une gamète diploïde de *N. requienii* Roem. avec une gamète aussi diploïde (en réalité 5 + 6) de *N. papyraceus* Ker-Gawl., suivi de duplication chromosomique (14 + 11) × 50. Donc ce taxon, possédant une aire géographique bien définie, doit être considéré comme espèce distincte.

N. × *magnenii* Rouv, croissant dans le sud de la France à Gard, a probablement résulté du croisement *N. requienii* × *tazetta*. Malheureusement, on ne connaît pas son nombre chromosomique.

N. × *pujolii* Font-Quer, croissant à la Catalogne, semble être issu d'un croisement entre *N. dubius* et *N. requienii*. Il serait très intéressant d'étudier la caryologie de cet hybride (garniture chromosomique et méiose), puisqu'il s'agirait de l'hybridation d'un amphidiploïde avec un de ses parents.

Des hybrides avec la section *Pseudonarcissus* sont aussi connus, mais, malheureusement, seule la caryologie de *N.* × *odorus* est connue. Ce sont :

N. × *poculiformis* Salisb. (*N. dubius* × *moschatus*?), $2n = ?$

N. × *lobatus* Poir. (*N. hispanicus* × *jonquilla*), $2n = ?$

N. × *infundibulum* Poir. (*N. abscissus* × *jonquilla*), $2n = ?$

(2) Nous croyons que *N. minutiflorus* Willk. ne méritera pas de distinction taxonomique (voir SMYTHIES, 1972).

- N.* × *odorus* L. (*N. hispanicus* × *jonquilla*), $2n = 14$ et 28.
N. × *laetus* Salisb. (*N. jonquilla* × *minor*), $2n = ?$
N. × *trilobus* L. (*N. bicolor* var. *lorifolius* × *jonquilla*), $2n = ?$
N. × *buxtonii* K. Richter (*N. abscissus* × *requienii*), $2n = ?$

Sect. TAPEINANTHUS Traub

Tapainanthus humilis (Cav.) Herbert a été récemment transféré dans le genre *Narcissus* par TRAUB (Plant Life, 25: 46, 1969) sous le nom



Fig. 4.—Schéma montrant l'évolution chez la sect. *Tapainanthus* Traub.

de *N. humilis* (Cav.) Traub. FERNANDES & FERNANDES (1945a) ont dénombré 28 chromosomes dans ce taxon et ils ont remarqué la grande analogie de son caryotype avec celui de *N. pusillus*. Par suite de sa floraison automnale (feuilles non contemporaines des fleurs), fleurs jaunes, tube du périanthe très court et couronne très courte, souvent rudimentaire, il s'agit certainement d'une forme primitive (voir fig. 4). Il pourra donc arriver que des formes diploïdes existent aussi dans ce taxon qui croît en Andalousie et au Maroc. Une étude caryologique détaillée de cette espèce serait sans doute souhaitable.

Sect. GANYMEDES (Haw.) Schult. f.

Le caryotype de cette section peut être représenté par la formule

$$X = 7 = 3 Lp + 1 l + 2 PP + 1 Pp'$$

semblable par conséquent à celle de *N. requienii* Roem., ce qui montre des rapports étroits de cette section avec la subsect. *Juncifolii* de la sect. *Jonquilla*. *N. concolor* Link, à fleur jaune et à distribution dans la Péninsule Ibérique qui ne dépasse pas à peu près le parallèle de Madrid, est sans doute la forme la plus primitive. Celle-ci, par mutation de gènes, aurait engendré *N. triandrus* L. var. *cernuus* (Salisb.) Bak. à fleur d'un jaune pâle (jaune de soufre) et à distribution généralement au nord du parallèle de Madrid et aux îles Glénans. La var. *cernuus*, aussi par mutation de gènes, aurait donné naissance à la var. *triandrus*, à fleur blanche et croissant aux Pyrénées. *N. pulchellus* Salisb., indiqué d'une façon douteuse pour les montagnes du Guadarrama, serait probablement un hybride de la var. *cernuus* de *N. triandrus* et *N. concolor*. En ce qui concerne l'évolution et les rapports phylogénétiques chez cette section voir fig. 5.

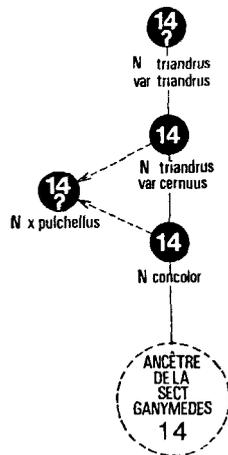


Fig. 5.—Schéma montrant l'évolution et les rapports phylogénétiques chez la section *Ganymedes* (Haw.) Schult. f.

Il est à remarquer que, bien que beaucoup de populations aient été examinées, des formes polyploïdes n'ont pas été trouvées à l'état spontané jusqu'à ce jour. Cependant, des formes horticoles triploïdes (*Thalia* et *Tresamble*) sont connues (FERNANDES & ALMEIDA, 1971).

En dehors *N. × carringtonii* Rozeira, auquel nous avons déjà fait allusion, les autres hybrides sont avec des espèces des sections *Bulbocodium* — *N. bulbocodium × concolor* ($2n = 14$) et *N. bulbocodium × N. triandrus* var. *cernuus* ($2n = 14$)— et *Pseudonarcissus*: *N. × taitii* Henriq. ($2n = 14$), *N. × johnstonii* (Bak.) Pugsley ($2n = 21$) et *N. × hannibalii* A. Fernandes, le dernier à $2n = 14$ et provenant du croisement *N. concolor × hispanicus* (FERNANDES, 1973).

Sect. BULBOCODIUM DC.

Le schéma de la fig. 6 montre l'évolution et les rapports phylogénétiques les plus probables chez cette section. A notre avis, la souche

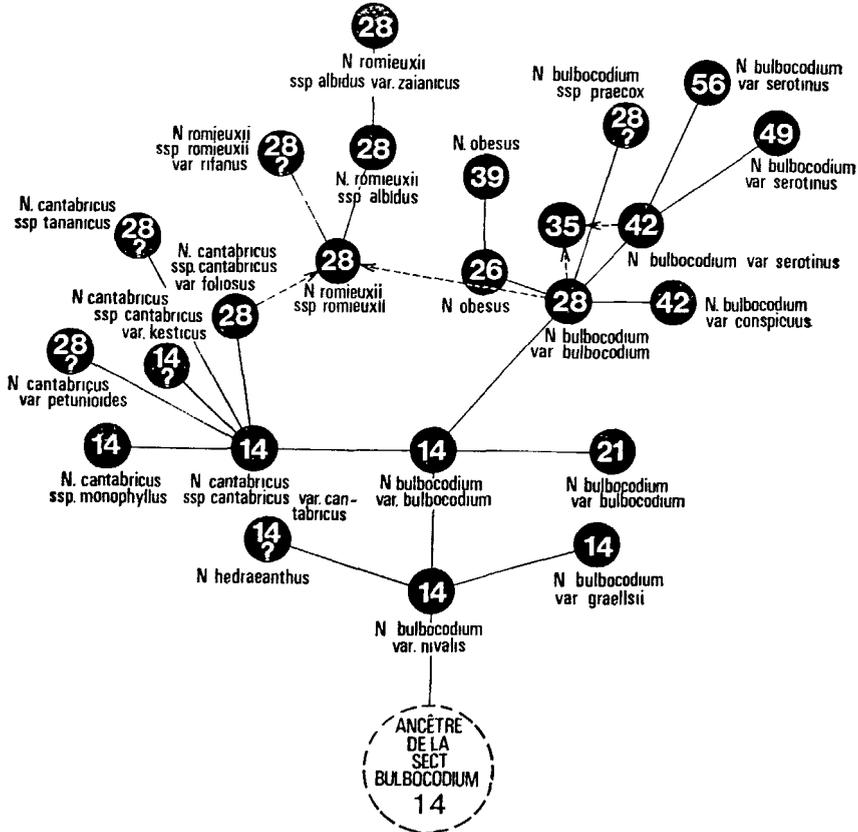


Fig. 6.—Schéma montrant l'évolution et les rapports phylogénétiques chez la section *Bulbocodium* DC.

de la section aurait tout d'abord, aux hautes montagnes, donné naissance à la var. *nivalis* (Graells) Bak. qui aurait engendré d'une part la var. *graellsii* (Webb) Bak. et de l'autre *N. hedraeanthus* (Webb & Heldr.) Colmeiro. En baissant vers les régions de moindre altitude, la var. *bulbocodium* aurait pris naissance et celle-ci aurait été la souche d'une série polyploïde dont le degré s'éleva au fur et à mesure que les plantes s'approchaient des régions littorales. Donc des formes triploïdes jusqu'à octoploïdes se sont produites, correspondant quelques-unes à des plantes ne pouvant pas se distinguer de la var. *bulbocodium* et d'autres aux vars. *conspicuus* (Haw.) Bak. et *serotinus* (Haw.) A. Fernandes. Cependant, les formes diploïdes ont accompagné les polyploïdes à travers leur progression et toutes ces formes se trouvent ensemble dans quelques endroits.

Au Portugal, vers le bord sud-ouest de l'aire, les formes tétraploïdes, au moyen du mécanisme décrit dans un travail antérieur (FERNANDES, 1963, p. 11 et fig. 5 et 6), ont produit des formes hypotétraploïdes à $2n = 26$ qui ont constitué *N. obesus* Salisb. Le nombre 14 s'est abaissé vers 13 , en se formant ainsi un nouveau nombre de base secondaire. Des plantes à $2n = 39$, donc triploïdes de $x = 13$, sont connues à l'Algarve.

Par suite d'altérations structurelles (inversions et translocations réciproques) décrites dans des travaux antérieurs (FERNANDES, 1959a, 1960), la var. *bulbocodium* a engendré *N. cantabricus* DC., pourvu de 14 chromosomes. La var. *cantabricus* aurait donné naissance à la subsp. *monophyllus* (Dur.) A. Fernandes ainsi qu'aux vars. *kesticus* (Maire & Wilczek) A. Fernandes, *petunioides* A. Fernandes, *tananicus* (Maire) A. Fernandes et *foliosus* (Maire) A. Fernandes, celle-ci étant tétraploïde.

En se rencontrant au Maroc des formes tétraploïdes de *N. cantabricus* DC. et de *N. bulbocodium* L. et en se croisant, une nouvelle espèce a été engendrée — *N. romieuxii* Br.-Bl. & Maire (FERNANDES, 1959b, c). Celle-ci aurait ensuite donné naissance aux taxa infraspécifiques mentionnés dans le schéma. *N. romieuxii* serait donc un amphidiploïde, mais, probablement, au lieu d'avoir été produit par suite de duplication chromosomique après hybridation, la duplication aurait résulté de la tétraploïdie des parents.

Des hybrides de cette section avec la section *Ganymedes* ont été déjà mentionnés. D'autres hybrides avec la section *Pseudonarcissus* sont

aussi connus : *N.* × *bakeri* [*N. bulbocodium* × *pseudonarcissus* (*portensis*?)], à $2n = 14$.

Sect. PSEUDONARCISSUS DC.

Le caryotype de cette section peut être représenté par la formule :

$$X = 7 = 1 L1 + 1 LP + 1 Lp + 2 II + 1 1p + 1 Pp'.$$

A notre avis, l'espèce *N. nevadensis* Pugsley serait la forme la plus primitive (le fait que des plantes à spathe biflore sont fréquentes chez cette espèce parle en faveur de cette idée) et à partir de celle-ci les espèces *N. longispathus* Pugsley, *N. portensis* Pugsley et *N. hispanicus* Gouan auraient pris naissance par mutation de gènes. *N. nevadensis* serait aussi la souche à partir de laquelle *N. pseudonarcissus* L. se serait engendré. Cette espèce serait devenue très importante, puisqu'elle aurait

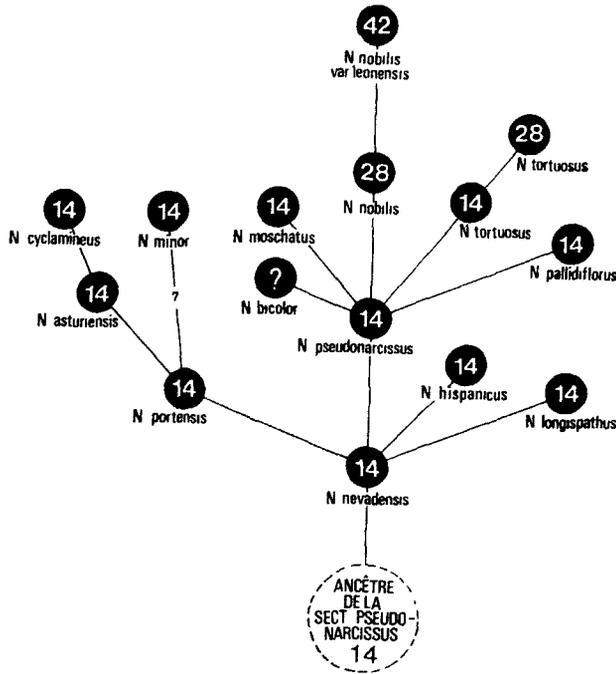


Fig. 7.—Schéma montrant l'évolution et les rapports phylogénétiques chez la section *Pseudonarcissus* DC.

produit, probablement par mutation de gènes, *N. pallidiflorus* Pugsley, *N. bicolor* L., *N. moschatus* L. (*N. albescens* Pugsley et *N. alpestris* Pugsley y inclus) et *N. tortuosus* Haw. Par polyploidie, *N. nobilis* (Haw.) Schult. f. ($2n = 28$) et *N. nobilis* var. *leonensis* (Pugsley) A. Fernandes ($2n = 42$) se seraient différenciés.

N. portensis Pugsley à $2n = 14$ serait peut-être la souche à partir de laquelle les formes naines de cette section se seraient différenciées. Il semble que toutes les espèces de ce groupe seront des diploïdes, ce qui montre que l'évolution a eu lieu par mutation de gènes. De cette façon, *N. portensis* Pugsley aurait engendré d'une part *N. minor* L. (*N. provincialis* Pugsley, *N. pumilus* Salisb., *N. nanus* Spach et *N. parviflorus* y inclus) et d'autre *N. asturiensis* (Jord.) Pugsley, qui à son tour aurait produit *N. cyclamineus* DC. au bord nord-ouest de son aire.

L'évolution et les rapports phylogénétiques chez la section *Pseudonarcissus* sont montrés par la fig. 7.

Beaucoup de formes horticoles sont connues (v. FERNANDES & ALMEIDA, 1971) dans cette section. Quelques-unes correspondent à des formes diploïdes, d'autres à des triploïdes, d'autres à des tétraploïdes (les plus fréquentes) et d'autres encore à des pentaploïdes (assez rares). Les formes triploïdes ont donné naissance à des hypertriploïdes à $2n = 22$ et les formes tétraploïdes ont donné souvent origine à des hypotétraploïdes à 26 et à 27 chromosomes, ainsi qu'à des hypertétraploïdes à $n = 29, 30$ et 31. Ces formes ont résulté certainement de la conjugaison de gamètes formées par suite d'anomalies survenues pendant la méiose des formes triploïdes et tétraploïdes.

Sect. NARCISSUS

Le caryotype de cette section est semblable à celui de la sect. *Pseudonarcissus*. La plupart des auteurs ne distinguent qu'une seule espèce (*N. poeticus* L.), tandis que d'autres en distinguent deux, en réalité très proches (*N. poeticus* L. et *N. radiiflorus* Salisb.). Des taxa infrasécifiques correspondant à chacune des deux espèces sont connues. Les rapports parmi ces taxa sont montrés par la fig. 8. La différenciation a eu surtout lieu par mutation de gènes, mais deux variétés triploïdes —*recurvus* et *poetarum*— sont connues.

Par le fait que *N. poeticus* est une des espèces les plus jolies du genre, elle a été employée assez souvent pour obtenir des hybrides avec d'autres espèces. De même, des hybrides de cette espèce avec d'autres se sont engendrés à l'état spontané (parfois, il est difficile d'établir si l'origine est spontanée ou s'il s'agit de plantes échappées des cultures):

N. × loretii Rouy (*N. poeticus* × *tazetta*), $2n = ?$

N. × medioluteus Mill. (= *N. biflorus* Curt.) (*N. poeticus* × *tazetta*), $2n = 17$.

N. × tenuior Curt. (*N. jonquilla* × *poeticus*), $2n = 14$.

Voir aussi Sect. × *Queltia*.

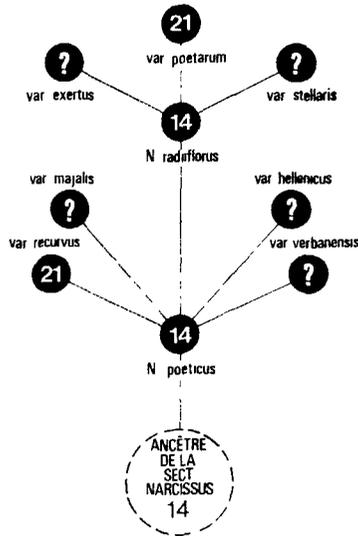


Fig. 8.—Schéma montrant l'évolution et les rapports phylogénétiques chez la section *Narcissus*.

Sect. × *QUELTIA* (*Salisb.*) *Spreng.*

Cette section se compose d'hybrides entre des espèces appartenant à des sections différentes. Deux groupes y peuvent se distinguer, le premier provenant de croisements entre des espèces des sections *Pseu-*

donarcissus et *Narcissus* (fig. 9) et le deuxième entre des espèces des sections *Pseudonarcissus* et *Jonquilla* (fig. 10).

N. x incomparabilis Mill. a engendré dans les cultures des formes horticoles triploïdes, tandis que *N. odorus* L. a produit des tétraploïdes.

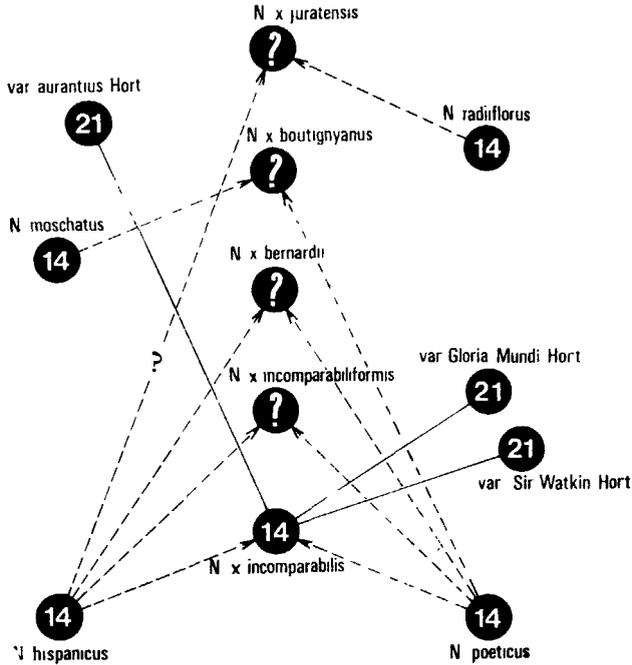


Fig. 9.—Schéma montrant la constitution d'une partie de la section \times *Queltia* (Salisb.) Spreng. dans laquelle les progéniteurs des hybrides appartiennent aux sections *Pseudonarcissus* DC. et *Narcissus*.

DISCUSSION

Il nous semble que les mécanismes les plus saillants qui ont agi et agissent encore dans l'évolution du genre sont les suivants (3) :

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

- a) *Mutations de gènes (à elles seules ou associées à des altérations structurelles qui ne peuvent pas être mises cytologiquement en évidence).*

Ce mécanisme a agi surtout chez les sections *Apodanthi* et *Ganymedes* dans lesquelles toutes les espèces possèdent le même caryotype et où la polyploïdie n'a pas été trouvée dans les conditions naturelles.

Chez les sections *Pseudonarcissus* et *Narcissus*, ce processus a agi aussi d'une façon remarquable, mais la polyploïdie s'y est ajouté, bien que son rôle n'ait pas été très important.

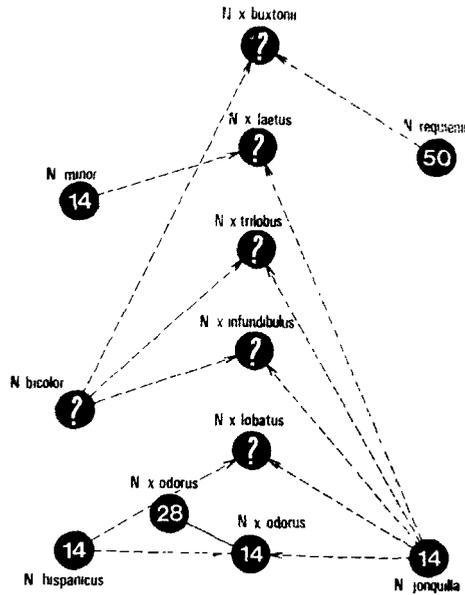


Fig. 10.—Schéma montrant la constitution d'une partie de la section *x Queltia* (Salisb.) Spreng. dans laquelle les progéniteurs appartiennent aux sections *Pseudonarcissus* DC. et *Jonquilla* DC.

- b) *Réarrangements chromosomiques*

A notre avis, ce mécanisme a joué un rôle de grand relief dans l'évolution du groupe, puisqu'il a été certainement le responsable

de la différenciation des deux chiffres de base 5 et 7, qui caractérisent, respectivement, les sous-genres *Hermione* et *Narcissus*.

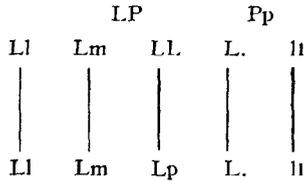
Par le fait que, comme nous l'avons remarqué dans un travail antérieur (FERNANDES, 1968), d'après le relevé des nombres chromosomiques connus jusqu'à présent chez la famille des *Amaryllidaceae*, comprise dans l'acception d'inclure des plantes soit à l'ovaire supère soit infère mais dont l'inflorescence est une ombelle, TRAUB (1963) a été amené à conclure que le chiffre de base de la famille doit être 6. Donc nous supposons que l'ancêtre du genre devrait avoir été une plante à $n = 6$. Nous pourrions supposer que celle-ci pourrait avoir une garniture diploïde comparable à celle représentée par la formule :

$$\begin{array}{cccccc} Ll & Lm & LP & Lp & L. & ll \\ Ll & Lm & LP & Lp & L. & ll \end{array}$$

En admettant qu'il y a eu une translocation réciproque entre les chromosomes LP et Lp, une cellule à constitution suivante pourrait avoir pris naissance :

$$\begin{array}{cccccc} Ll & Lm & Pp & LL & L. & ll \\ Ll & Lm & LP & Lp & L. & ll \end{array}$$

Cette cellule pourrait se multiplier et engendrer des cellules-mères dont la méiose pourrait avoir lieu avec la formation de deux univalents, comme le schéma suivant de la métaphase I le montre :



La disjonction suivante pourrait avoir lieu à l'anaphase I, en admettant que les univalents se sont divisés :

$$\begin{array}{ccccccccc} Ll & Lm & LP & LL & L. & Pp & ll & & \\ & & & LP & & & Pp & & \\ Ll & Lm & & Lp & L. & & & ll & \end{array}$$

et que deux des chromatides ont été inclus dans un des groupes polaires, tandis que les autres deux seraient éliminés dans le cytoplasme.

La cellule dont la garniture est écrite dans la partie inférieure du schéma antérieur serait déficiente en ce qui concerne le chromosome LP et elle avorterait. L'autre cellule, dont la formule est écrite au-dessus, pourvue de deux duplications (une partie du chromosome LP et une autre du chromosome LL), se développerait et elle pourrait se diviser à l'anaphase II en produisant les deux cellules suivantes :

LI	Lm		LL		L.	l.
LI	Lm	LP	LL	Pp	L.	l.

De cette façon, deux gamètes, une à 5 et l'autre à 7 chromosomes, seraient produites. La première serait déficiente quant au petit chromosome Pp. En admettant que celui-ci ne porterait pas des gènes indispensables au développement (nous devons considérer qu'il s'agit d'un chromosome provenant particulièrement des régions situées d'un et d'autre côté du centromère, constituées assez souvent par de l'hétérochromatine), la fusion de deux gamètes de ce type produirait des plantes à $2n = 10$. La fusion des deux autres gamètes (formule écrite au dessous), porteuses de deux duplications, engendrerait des plantes à $2n = 14$.

Des réarrangements chromosomiques ont eu lieu aussi pendant l'évolution du sous-genre *Hermione*. Ainsi, on constate l'existence chez les formes diploïdes de *N. serotinus* d'une seule paire de chromosomes céphalobrachiaux longs. Chez les formes hexaploïdes, qui devraient posséder 6 chromosomes de ce type, on vérifie la présence d'une seule paire L. et l'apparition de 10 chromosomes céphalobrachiaux bien plus courts. Ceux-ci doivent nécessairement avoir été engendrés par suite d'altérations structurelles parmi lesquelles des translocations et des inversions (v. FERNANDES, 1943). Ces altérations structurelles doivent probablement avoir été à la base de la différenciation des chromosomes courts céphalobrachiaux. Chez les autres espèces — *N. broussonetii*, *N. tazetta* s. lat. et *N. elegans* — il y a dominance de chromosomes céphalobrachiaux. Il est probable qu'ils aient été aussi engendrés par suite d'inversions de segments contenant les centromères. La différenciation de *N. elegans* var. *fallax* aurait lieu à partir de la subsp. *intermedius* par suite d'autres altérations qui auraient amené à la formation d'un chromosome Pp.

Des altérations structurelles ont eu certainement lieu chez le sous-genre *Narcissus*, particulièrement en ce qui concerne la différenciation des souches des sections *Jonquilla*, *Ganymedes*, *Bulbocodium*, *Pseudo-*

narcissus et *Narcissus*. Chez la sous-section *Jonquilla*, ils sont à remarquer les altérations structurelles qui ont agi dans la différenciation de *N. fernandesii* var. *major* (v. FERNANDES, 1966) au moyen desquelles des chromosomes des types MP, PP', Pp et M. n'existant pas chez les diploïdes ont résulté. Chez la sous-section *Juncifolii*, des réarrangements chromosomiques sont aussi à la base de la différenciation de *N. pusillus*. Des réarrangements chromosomiques ont amené aussi chez la section *Bulbocodium* à la différenciation de *N. oboesus* (v. FERNANDES & NEVES, 1941 et FERNANDES, 1963). Il est à remarquer que le mécanisme qui a agi dans ce cas et qui a amené à l'abaissement du nombre chromosomique de 14 vers 13 est semblable à celui qui aurait engendré le sous-genre *Hermione* (v. FERNANDES, 1963, fig. 5).

Un autre cas intéressant est celui de *N. cantabricus*, espèce à fleur blanche, qui s'est différenciée à partir de *N. bulbocodium* par suite des

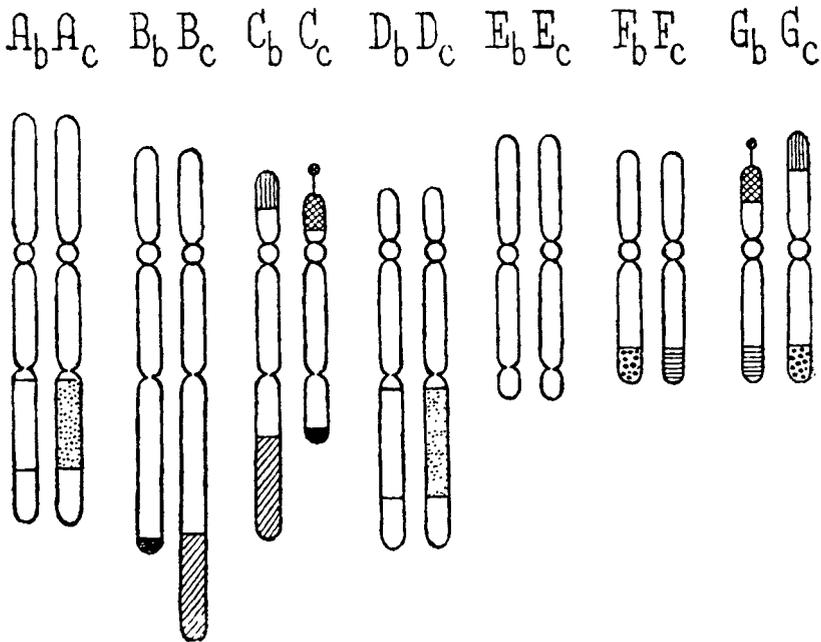


Fig. 11.—Représentation schématique des garnitures chromosomiques de *N. bulbocodium* (Ab-Gb) et de *N. cantabricus* (Ac-Gc) en accord avec les données fournies par la méiose de l'hybride entre les deux espèces. Les régions en pointillé fin indiquent des inversions, celles en tirés et en pointillé gros, etc. indiquent des régions homologues de chromosomes différents résultant de translocations réciproques.

altérations structurelles représentées sur la fig. 3 de nos travaux de 1959 et 1960 et reproduite ici (fig. 11). Ces altérations ont été déduites de l'étude de la méiose de l'hybride entre les deux espèces (pour des explications plus détaillées voir FERNANDES, 1959 et 1960).

c) *Polypléidie*

Tandis qu'il y a des groupes (sections *Apodanthi* et *Ganymedes*) où la polypléidie n'a pas été constatée dans les conditions naturelles (il semble que le phénomène pourra être conditionné génétiquement), il y a d'autres dans lesquels la multiplication des garnitures chromosomiques a fréquemment lieu. En effet, on connaît chez *N. serotinus* des formes diploïdes, tétraploïdes (PHYTOS & KAMARI, 1974) et hexaploïdes. Les plantes de *N. elegans* ($2n = 20$) connues jusqu'à ce jour correspondent à des formes tétraploïdes. Étant donné que l'espèce occupe une aire assez vaste, il est probable que des populations à d'autres degrés de polypléidie existent. Dans un de nos premiers travaux (FERNANDES, 1931), nous avons rapporté l'existence chez une plante de *N. tazetta* de l'Algarve de $2n = 10$. Dans des observations ultérieures, nous n'avons pas réussi à confirmer ce chiffre (voir FERNANDES, 1966). Donc on ne connaît chez cette espèce que des formes tétraploïdes et hexaploïdes. Cependant, il est probable que des formes à d'autres degrés de polypléidie existent. Chez les plantes de *N. tazetta* s. lat. à $2n = 22$ et chez *N. broussonetii* dont l'origine sera discutée plus loin, des formes polypléïdes à $2n = 33$ et $2n = 44$, multiples, par conséquent, du chiffre 11, sont connues.

La polypléidie a agi aussi chez le section *Jonquilla* où nous trouvons *N. viridiflorus* à $2n = 28$, *N. fernandesii* var. *major* aussi à $2n = 28$ et des formes triploïdes de *N. pusillus*. D'autre part, bien qu'elles n'aient pas été trouvées jusqu'à présent, il est probable que des formes tétraploïdes existent aussi chez *N. requienii* et *N. willkommii*, puisqu'il y a des hybrides dans l'origine desquels ces formes ont certainement pris part. La polypléidie est particulièrement fréquente chez la section *Bulbocodium* où nous avons rapporté seulement au Portugal des populations à $2n$, $3n$, $4n$, $5n$, $6n$, $7n$ et $8n$ (v. FERNANDES, 1963, 1967). La polypléidie dans les conditions spontanées est connue aussi chez la section *Pseudonarcissus*, où elle a agi dans la différenciation de *N. nobilis* ($2n = 28$), *N. nobilis* var. *leonensis*

($2n = 42$) et des formes de *N. tortuosus* ($2n = 28$). À la polyploïdie, particulièrement à la tétraploïdie, doit être aussi attribuée la production de la plupart des formes horticoles de ce groupe (v. FERNANDES & ALMEIDA, 1971). Chez la sect. *Narcissus*, des formes triploïdes existent, mais il est probable qu'elles aient été engendrées dans les cultures.

Il est à remarquer que les formes à degré impair de polyploïdie sont assez rares à l'état spontané (chez *N. bulbocodium* on connaît une population triploïde, une autre pentaploïde et une autre encore heptaploïde; chez *N. pusillus* une population triploïde). Dans ces plantes, l'irrégularité de la méiose amène à leur stérilité et, par ce fait, seul les espèces pouvant se propager végétativement pourront persister.

Comme on le sait, les Narcisses sont en général allogamiques et, étant donné que la polyploïdie résulte surtout de la fusion de gamètes non réduites, les formes polyploïdes sont plutôt des allopolyploïdes que des autopolyploïdes. D'autre part, les polyploïdes à degré pair ont une grande tendance à se comporter comme des diploïdes avec la formation régulière de bivalents. De cette façon, à la polyploïdie doit être attribuée la différenciation de nouveaux taxa, tout au moins de taxa infraspécifiques. Par le fait que les polyploïdes possèdent parfois des caractères plus avantageux que les diploïdes, ils pourront avoir une grande importance dans l'avenir du genre.

d) *Hybridation d'espèces*

L'hybridation entre les espèces a lieu assez souvent dans les conditions naturelles et beaucoup d'hybrides ont été mentionnés jusqu'à ce jour (voir les pages précédentes, ainsi que notre travail de 1968). Il est à remarquer que l'hybridation a eu lieu non seulement entre des espèces appartenant à la même section, mais aussi entre des espèces appartenant à des sections différentes du même sous-genre ou même à des sections des deux sous-genres.

Quelques-uns de ces hybrides pouvant se multiplier végétativement se sont naturalisés, mais la plupart n'a pas réussi à se maintenir et ils ont disparu de la nature.

Comme il devrait s'attendre, l'hybridation entre des espèces a joué un rôle très important dans l'horticulture où les croisements les plus divers ont été faits par les éleveurs. Presque tous les croisements sont susceptibles de réussir et, par ce fait, les hybrides sont assez nombreux

Ces formes horticoles s'échappent assez souvent des cultures et alors elles peuvent s'établir dans la nature et parfois il est très difficile de distinguer entre ces plantes et celles qui se sont engendrées dans les conditions naturelles.

Comme nous l'avons signalé, la section *Queltia* (voir fig. 9 et 10) est d'origine hybride, une partie étant résulté du croisement de plantes de la section *Narcissus* avec d'autres de la section *Pseudonarcissus*, et une autre partie du croisement entre les sections *Jonquilla* et *Pseudonarcissus*.

e) *Hybridation d'espèces + duplication chromosomique*

A ce processus doit être attribuée l'origine de *N. broussonetii* et des formes de *N. tazetta* s. lat. à $2n = 22$. Les plantes à $n = 5$ qui venaient de prendre naissance se seraient croisées avec l'ancêtre à $n = 6$, en engendrant des hybrides à $2n = 11$ et ceux-ci, par duplication, auraient produit les taxa à $2n = 22$. Il est à remarquer que, bien que le mécanisme ait été le même, *N. broussonetii* et les formes de *N. tazetta* à $2n = 22$ auraient été issus de deux croisements différents, puisque les formules chromosomiques des deux groupes sont différentes aussi. Les formes de *N. odoratus* à $2n = 28$ auraient eu la même origine. En ce qui concerne *N. romieuxii* voir ci-dessous.

f) *Polypléidie + hybridation d'espèces*

A ce processus doit être attribuée l'origine de *N. × johnstonii* à $2n = 21$, résultant du croisement d'une forme tétraploïde de *N. pseudonarcissus* (probablement *N. portensis*) avec une forme diploïde de *N. triandrus* var. *cernuus*; de l'hybride *N. pusillus* ($2n = 14$) × *N. willkommii* ($2n = 28$); et de *N. romieuxii*, engendré probablement par le croisement de formes tétraploïdes de *N. bulbocodium* et *N. cantabricus* (remarquer que cette espèce pourrait naître aussi d'après le processus mentionné sous e).

g) *Polypléidie + hybridation d'espèces + duplication chromosomique*

Naissance de *N. dubius* Gouan ($2n = 50$), par suite de l'hybridation d'une forme tétraploïde de *N. requienii* ($n = 14$) et d'une forme de *N.*

papyraceus ($n = 11$), suivie de duplication chromosomique $(14 + 11) \times 2 = 50$.

h) *Inactivation de gènes par suite d'hétérochromatinisation*

Comme nous l'avons montré (FERNANDES, 1939, 1949, 1951), il y a chez quelques espèces de *Narcissus* (*N. bulbocodium*, *N. asturiensis*, *N. pusillus*, *N. requienii*, etc.) des races pourvues d'un gène dominant H sous l'action duquel l'euchromatine qui provoque du déséquilibre génique est transformée en hétérochromatine. De cette façon, les phénomènes de non-disjonction amenant à l'acquisition de centromères pourra avoir une grande importance dans l'évolution, puisque si elle a lieu dans des races porteuses du gène H, le déséquilibre génique pourra être supprimé par suite de l'hétérochromatinisation des gènes qui ne sont pas en équilibre. D'autre part, des hétérochromatinosomes peuvent s'engendrer dans ces races, ce qui amène aussi à l'acquisition de centromères. Des translocations réciproques pourront avoir lieu entre des euchromatinosomes ou entre des mixochromosomes ou bien entre des chromosomes de ces deux types et des hétérochromatinosomes et de nouveaux taxa pourront prendre naissance (v. FERNANDES, 1952).

Des duplications peuvent se produire dans les garnitures en conséquence d'altérations structurelles. L'effet nocif de ces duplications en déséquilibre n'aura pas lieu dans les plantes pourvues du gène H par suite de l'hétérochromatinisation. Donc nous croyons que l'hétérochromatine constitutionnelle des chromosomes peut avoir une telle origine, c'est-à-dire résulter de l'hétérochromatinisation de duplications en déséquilibre.

D'autre part, nous pourrions penser que des délétions pourront avoir lieu quand elles sont compensées par l'existence de duplications. Ce processus a probablement agi dans la différenciation de *N. pusillus* à partir de *N. requienii*.

En admettant que l'hétérochromatinisation est, tout au moins dans certains cas, un phénomène réversible, c'est-à-dire que l'hétérochromatine peut devenir euchromatine lorsqu'il n'y a pas de déséquilibre génique, l'importance des duplications deviendra encore bien plus grande pour l'évolution.

i) *Polyplôidie + réarrangements chromosomiques*

Ce processus a agi dans l'évolution de *N. serotinus*, *N. elegans*, *N. tazetta* s. lat., *N. broussonetii*, *N. fernandesii*, *N. obesus*, etc.

j) *Polyplôidie + aneuplôidie*

Des formes hypopolyploïdes et hyperpolyploïdes résultent des irrégularités de la méiose des formes polyplôïdes. Ainsi, chez *N. pseudonarcissus* s. lat. on trouve des plantes hypertriploïdes à $2n = 22$, des hypotétraploïdes à $2n = 26$ et 27 et d'autres hypertétraploïdes à $2n = 29$, 30 et 31 . Chez *N. bulbocodium* on connaît aussi ces formes, ainsi que d'autres hyperhexaploïdes. Comme FERNANDES & ALMEIDA (1971) l'ont remarqué, ces plantes sont connues seulement dans les cultures. Comme ces auteurs l'ont référé aussi, il est probable que ces formes prendront naissance dans les conditions naturelles, mais elles sont certainement éliminées en concurrence avec les formes équilibrées.

En résumé nous pourrions dire que dans l'évolution du genre *Narcissus* ont agi et agissent encore les processus qu'on trouve en général chez les végétaux :

- a) Mutation de gènes.
- b) Réarrangements chromosomiques.
- c) Polyplôidie.
- d) Hybridation d'espèces.
- e) Hybridation d'espèces + duplications chromosomiques (amphidiploïdie).
- f) Polyplôidie + hybridation d'espèces.
- g) Polyplôidie + hybridation d'espèces + duplication chromosomique.
- h) Inactivation de gènes par suite d'hétérochromatinisation.
- i) Polyplôidie + réarrangements chromosomiques.
- j) Polyplôidie + aneuplôidie.

Ces processus n'agissent pas isolément, mais ils se combinent de toutes les façons possibles, ce qui rend le phénomène évolutif assez complexe.

En ce qui concerne les tendances évolutives du genre, il nous semble qu'elles seront celles mentionnées dans le tableau ci-dessous :

<i>Caractères primitifs</i>	<i>Caractères dérivés</i>
Feuilles étroites	Feuilles larges
Hampe florale cylindrique	Hampe florale comprimée
Floraison automnale	Floraison printanière
Ombelle multiflore	Ombelle pauci- à uniflore
Fleurs jaunes concolores	Fleurs bicolores (tépales blanches et couronne jaune), jaune de soufre et blanc pur
Tube du périgone court	Tube du périgone long
Tube du périgone cylindrique	Tube du périgone obconique
Tube du périgone droit	Tube du périgone courbe
Couronne rudimentaire	Couronne très développée
Étamines libres	Étamines soudées au tube du périgone
Homostylie	Hétérostylie

Il est à remarquer que des formes primitives peuvent présenter certains caractères évolués et que des formes avancées peuvent présenter aussi des caractères primitifs. Donc, au cours de l'évolution, certains caractères évoluent, tandis que d'autres se maintiennent et ceci d'une façon très variable.

R E S U M E N

Se discute, en primer lugar, el origen del género *Narcissus* L., llegándose a la conclusión de que se ha originado, muy probablemente, a partir de un ancestro de $n = 6$, el cual, a consecuencia de una translocación recíproca, habrá engendrado los números básicos 5 y 7. El número básico secundario 11 se habría originado por cruzamiento de una planta de $n = 5$ con el ancestro de $n = 6$, seguido de duplicación cromosómica. Los números básicos 5 y 11 caracterizan al subgénero *Hermione* (Haw.) Spach, mientras que el 7 caracteriza al subgénero *Narcissus*. A continuación se intenta establecer la evolución, así como las relaciones filogenéticas entre las especies de cada una de las secciones. Finalmente, se discuten los procesos evolutivos que han obrado y obran todavía sobre la diferenciación de los táxones y se ponen en evidencia las tendencias evolutivas del grupo.

R É S U M É

On discute tout d'abord l'origine du genre *Narcissus* L., en arrivant à la conclusion qu'il a été très probablement issu d'un ancêtre à $n = 6$, lequel, par suite d'une translocation réciproque, aurait engendré les chiffres de base 5 et 7. Le chiffre de base secondaire 11 aurait pris naissance au moyen du croisement d'une plante à $n = 5$ avec l'ancêtre à $n = 6$, suivi de duplication chromosomique. Les nombres de base 5 et 11 caractérisent le sous-genre *Hermione* (Haw.) Spach, tandis que 7 caractérise le sous-genre *Narcissus*. Ensuite, on essaye à établir l'évolution, ainsi que les rapports phylogénétiques entre les espèces de chacune des sections. Finalement, on discute les processus évolutifs qui ont agi et agissent encore sur la différenciation des taxa et on met en évidence les tendances évolutives du groupe.

B I B L I O G R A P H I E

- Baker, J. G. — 1875 — In Burbidge, *The Narcissus — Its history and culture*: 61.
 — — 1888 — *Handbook of the Amaryllideae* — London.
- Fernandes, A. — 1931 — Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas — *Bol. Soc. Brot.*, Sér. 2, 7: 3-110.
 — — 1937 — Sur l'origine du *Narcissus dubius* Gouan — *Bol. Soc. Brot.*, Sér. 2, 12: 93-118.
 — — 1939a — Sur l'origine du *Narcissus jonquilloides* Willk. — *Scientia Genetica*, 1: 16-61.
 — — 1939b — Sur le comportement d'un chromosome surnuméraire pendant la mitose — *Scientia Genetica*, 1: 141-166.
 — — 1943 — Sur la caryo-systématique de la section *Autumnales* Gay du genre *Narcissus* L. — *Bol. Soc. Brot.*, Sér. 2, 17: 5-54.
 — — 1949 — Le problème de l'hétérochromatination chez *Narcissus bulbocodium* L. — *Bol. Soc. Brot.*, Sér. 2, 23: 5-88.
 — — 1950 — La méiose chez *Narcissus Poetaz* «Alsace» — *Genética Ibérica*, 2: 149-174.
 — — 1951a — Sur la phylogénie des espèces du genre *Narcissus* L. — *Bol. Soc. Brot.*, Sér. 2, 25: 113-100.
 — — 1951b — Sur l'hétérochromatination des chromosomes nucléolaires — *Bol. Soc. Brot.*, Sér. 2, 25: 248-284.
 — — 1952 — Sur le rôle probable des hétérochromatinosomes dans l'évolution des nombres chromosomiques — *Scientia Genetica*, 4: 168-181.
 — — 1959a — On the origin of *Narcissus cantabricus* DC. — *Bol. Soc. Brot.*, Sér. 2, 33: 47-66.
 — — 1959b — On the origin of *Narcissus romieuxii* Br.-Bl. & Maire — *Bol. Soc. Brot.*, Sér. 2, 33: 103-117.

- — 1959c — Sobre a origem de *Narcissus romieuxii* Br.-Bl. & Maire — Las Ciencias (Madrid), 24: 777-792.
- — 1960 — Sobre a origem de *Narcissus cantabricus* DC. — Las Ciencias (Madrid), 25: 721-739
- — 1963 — Sobre a evolução no subgénero *Corbularia* do género *Narcissus* L. — Mem. Acad. Ciênc. Lisboa, Cl. Ciênc., 8: 3-21.
- — 1966a — Nouvelles études caryologiques sur la section *Jonquilla* DC. du genre *Narcissus* L. — Bol. Soc. Brot., Sér. 2, 40: 207-261.
- — 1966b — Le problème de *Narcissus tazetta* L. II. Les formes à 20, 21, 30, 31 et 32 chromosomes somatiques — Bol. Soc. Brot., Sér. 2, 40: 277-319.
- — 1967 — Contribution à la connaissance de la biosystématique de quelques espèces du genre *Narcissus* L. — Portug. Acta Biol. (B), 9: 1-44.
- — 1968a — Keys to the identification of native and naturalized taxa of the genus *Narcissus* L. — Daffodil and Tulip Year Book, 1968: 37-66.
- — 1968b — Sur la caryologie du *Narcissus serotinus* L. — Collect. Bot., 7: 381-392.
- — 1973 — Um novo híbrido de *Narcissus* — Anuário Soc. Brot., 39: 15-17.
- — & Almeida, M. T. — 1971 — Sur les nombres chromosomiques de quelques formes horticoles du genre *Narcissus* L. I — Bol. Soc. Brot., Sér. 2, 45: 227-252.
- — & Fernandes, R. — 1945a — On the origin of *Tapeinanthus humilis* Herb. *Herbertia*, 12: 85-96.
- — 1945b — Sobre a origem de *Tapeinanthus humilis* Herb. — Las Ciencias (Madrid), 11: 761-765
- — & Neves, J. B. — 1941 — Sur l'origine des formes de *Narcissus bulbocodium* L. à 26 chromosomes — Bol. Soc. Brot., Sér. 2, 15: 43-132.
- — & Queirós, M. — 1970 — Sur quelques particularités d'une population triploïde de *Narcissus gaditanus* Boiss. & Reut. — Bol. Soc. Brot., Sér. 2, 44: 55-66.
- Haworth — 1831 — Monographia Narcissinae in Sweet, *Brit. Flow. Gard.*, Ser. 2, 1.
- Herbert, W. — 1837 — *Amaryllidaceae* — London.
- Phytos, D. & Kamari, G. — 1974 — Zytotaxonomische Beiträge zur Flora von Kreta I — *Botaniska Notiser*, 127: 302-308.
- Rezeira, A. — 1962 — *Narcissus* × *Carringtonii*, novo híbrido do género *Narcissus* — Est. Cient. Hom. Prof. Carrington da Costa: 711-713.
- Smythies, B. E. — 1972 — A note on *Narcissus gaditanus* Boiss. & Reut. and *N. minutiflorus* Willk. — *Lagascalia*, 2, 1: 15-21.
- Traub, H. P. — 1963 — The genera of *Amaryllidaceae* — The American Plant Life Society.

Institut Botanique de l'Université
de Coimbra, Portugal