

PUBLICATIONS DE L'INSTITUT NATIONAL
POUR L'ÉTUDE AGRONOMIQUE DU CONGO BELGE
(I.N.É.A.C.)

Recherches taxonomiques
et caryologiques
chez quelques espèces du genre *Hevea*

PAR

J. BOUHARMONT

Ingénieur agronome Lv.

Licencié en Sciences botaniques Lv.

Assistant à la Division de Génétique de l'I.N.É.A.C. à Yangambi

SÉRIE SCIENTIFIQUE N° 85
1960

PRIX : 100 F

INSTITUT NATIONAL POUR L'ÉTUDE AGRONOMIQUE DU CONGO BELGE

(I. N. É. A. C.)

(A. R. du 22-12-33 et du 21-12-39)

L'I.N.É.A.C., créé pour promouvoir le développement scientifique de l'agriculture au Congo belge, exerce les attributions suivantes :

1. Administration de Stations de recherches dont la gestion lui est confiée par le Ministère du Congo belge et du Ruanda-Urundi.
2. Organisation de missions d'études agronomiques et formation d'experts et de spécialistes.
3. Études, recherches, expérimentation et, en général, tous travaux quelconques se rapportant à son objet.

Administration :

A. — COMMISSION

Président :

S.A.R. le prince ALBERT de Belgique.

Vice-Président :

M. JURION, F., Directeur général de l'I.N.É.A.C.

Secrétaire :

M. LEBRUN, J., Secrétaire général de l'I.N.É.A.C.

Membres :

MM. BOUILLENNE, R., Membre de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique;

BRIEN, P., Membre de l'Académie Royale des Sciences d'Outre-Mer;

DEBAUCHE, H., Professeur à l'Université Catholique de Louvain;

DE BRUYNE, E., Président du Conseil Académique de l'Institut Universitaire des Territoires d'Outre-Mer, à Anvers;

DE WILDE, L., Professeur à l'Institut Agronomique de l'État, à Gand;

DONIS, C., Professeur à l'Institut Agronomique de l'État, à Gembloux;

GEURDEN, L., Professeur à l'École de Médecine Vétérinaire de l'État, à Gand;

GILLIEAUX, P., Membre du Comité Cotonnier Congolais;

GUILLAUME, A., Président du Comité Spécial du Katanga;

HELBIG DE BALZAC, L., Président du Comité National du Kivu;

HENRARD, J., Directeur de l'Agriculture, Forêts et Élevage, au Ministère du Congo belge et du Ruanda-Urundi;

HOMÈS, M., Professeur à l'Université Libre de Bruxelles;

JANSSENS, P., Directeur de l'Institut de Médecine Tropicale « Prince Léopold », à Anvers;

MAQUET, M., Vice-Président du Comité de Direction de l'Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge;

OPSOMER, J., Professeur à l'Institut Agronomique de Louvain;

PEETERS, G., Professeur à l'Université de Gand;

PONCELET, L., Météorologiste, Chef du Service de Climatologie, à l'Institut Royal Météorologique, à Uccle;

ROBYNS, W., Membre de l'Académie Royale Flamande des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique;

RECHERCHES TAXONOMIQUES
ET CARYOLOGIQUES
CHEZ QUELQUES ESPÈCES DU GENRE *HEVEA*

PUBLICATIONS DE L'INSTITUT NATIONAL
POUR L'ÉTUDE AGRONOMIQUE DU CONGO BELGE
(I.N.É.A.C.)

Recherches taxonomiques
et caryologiques
chez quelques espèces du genre *Hevea*

PAR

J. BOUHARMONT

Ingénieur agronome Lv.

Licencié en Sciences botaniques Lv.

Assistant à la Division de Génétique de l'I.N.É.A.C. à Yangambi

SÉRIE SCIENTIFIQUE N° 85

1960

TABLE DES MATIÈRES

| | Pages |
|--|----------------|
| INTRODUCTION | 9 |
| CHAPITRE PREMIER. — Observations morphologiques. | 11 |
| A. Le genre <i>Hevea</i> | 11 |
| B. Description des espèces | 13 |
| C. Synthèse et discussion | 26 |
| CHAPITRE II. — Recherches caryologiques | 31 |
| A. Mitose et chromosomes somatiques | 31 |
| B. Microsporogenèse | 35 |
| C. Discussion | 53 |
| CONCLUSIONS | 60 |
| RÉSUMÉ | 61 |
| BIBLIOGRAPHIE | 63 |
| PHOTOGRAPHIES | <i>in fine</i> |

INTRODUCTION

Hevea brasiliensis est la seule espèce du genre qui soit exploitée et cultivée très largement. Son importance économique est à l'origine des études plus ou moins nombreuses dont elle est l'objet dans divers domaines. Jusqu'ici, les autres espèces n'ont guère attiré que l'attention des systématiciens. L'intérêt réduit porté à ces espèces n'est peut-être que passager car ces *Hevea*, voisins de l'espèce cultivée, possèdent chacun des caractères particuliers et des qualités qui peuvent un jour être pris en considération. Aucun ne semble produire un latex aussi abondant ou de meilleure qualité que *H. brasiliensis*, mais ils n'ont subi aucune amélioration et sont d'ailleurs mal connus. Certains fournissent un produit dont les caractéristiques particulières sont susceptibles d'applications bien déterminées [SCHULTES, 1949]. Ces *Hevea* sont surtout intéressants par leur adaptation à des milieux spéciaux et leur résistance à certaines maladies. L'hybridation peut ajouter au patrimoine héréditaire des formes cultivées l'un ou l'autre caractère souhaitable et il n'est pas impossible que l'hétérosis donne des individus plus vigoureux et de croissance plus rapide [CHEVALIER, 1942].

L'I.N.É.A.C. a introduit, à Yangambi, quelques espèces dont l'utilisation éventuelle peut se concevoir sous forme de greffes ou d'hybridations. Cette seconde méthode surtout exige que les affinités des espèces soient établies. Pour répondre à cette nécessité, les caractères morphologiques et caryologiques des espèces disponibles ont été étudiés et ces dernières ont été comparées entre elles et à *H. brasiliensis*.

CHAPITRE PREMIER

OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES

A. *Le genre Hevea.*

Le genre *Hevea*, de la famille des Euphorbiacées, se rencontre exclusivement, à l'état spontané, en Amérique du Sud, dans le bassin de l'Amazone et dans les régions limitrophes. La plupart des espèces se ressemblent et possèdent en commun de nombreux caractères.

Ce sont des arbres de taille variable, qui produisent du latex dans l'écorce, les feuilles, les fleurs et le péricarpe du fruit. Les feuilles sont plus ou moins coriaces, trifoliolées, à pétiole assez long et folioles portées par un pétiolule; deux ou trois glandes s'observent à l'insertion des pétiolules sur le pétiole.

Les inflorescences sont des panicules groupées sur des rameaux florifères. Les fleurs mâles, beaucoup plus nombreuses que les femelles, tombent peu après la floraison. Les fleurs femelles sont situées à l'extrémité de l'axe principal et des ramifications primaires, éventuellement secondaires et tertiaires, les plus importantes.

Dans la fleur mâle, le péricone, soudé à la base en une clochette hémisphérique, est terminé par cinq lobes triangulaires, étalés ou recourbés, avec chacun trois nervures généralement peu visibles, une médiane et deux latérales. Les nervures latérales des deux lobes voisins sont fusionnées sur la partie tubulaire du péricone. Une colonne centrale, de longueur variable, obtuse, pointue ou trifurquée, porte cinq à dix étamines de couleur jaune pâle, disposées en un ou deux verticilles plus ou moins réguliers. Les anthères sont presque sessiles et comportent quatre loges parallèles s'ouvrant vers le péricone. A la base de la colonne staminale, existe un disque composé de cinq glandes plus ou moins distinctes. Le péricone et la colonne sont couverts de poils courts et laineux.

La fleur femelle est un peu plus grande; son péricone est semblable à celui de la fleur mâle, mais le tube est plus allongé et les lobes sont un peu plus étroits. L'ovaire, globuleux-conique et de teinte blanchâtre, est surmonté par trois stigmates sessiles, luisants, jaune pâle au début de la floraison et brunissant ensuite. Autour de la base de l'ovaire, on observe une dizaine de protubérances, languettes de taille et forme variées, presque toujours très petites et à peine visibles. L'ovaire est typiquement triloculaire et contient trois ovules anatropes pendants.

Le fruit est une tricoque à déhiscence élastique ou non. La surface des graines est brun clair, avec des points et taches plus foncés de forme irrégulière.

Le nombre des espèces décrites est assez important, mais beaucoup ne sont plus reconnues actuellement. En 1913, HUBER en signalait vingt-quatre. Plus tard, DUCKE donna de nouvelles descriptions mais, à la suite de divers regroupements, il ne signalait plus, en 1929, que dix-sept espèces. Leur nombre a diminué par suite de la mise en synonymie de plusieurs noms spécifiques; d'autres types sont maintenant considérés comme des variétés ou formes et certains ont été reconnus comme des hybrides interspécifiques naturels. La plupart de ces variétés sont rattachées aux espèces *H. spruceana*, *H. benthamiana* et *H. guianensis* [DUCKE, 1931 et 1943; SCHULTES, 1953].

En 1947, BALDWIN ne reconnaît plus que neuf *Hevea* différents.

L'étude taxonomique des *Hevea* est rendue difficile par l'hybridation naturelle qui atteint, en certains endroits, une importance telle que les lignées spécifiques perdent leur identité [BALDWIN, 1947]. Une seconde source de difficultés provient du grand nombre de variations subs spécifiques, biologiquement stabilisées ou provoquées par des conditions particulières de milieu [SCHULTES, 1949]. Les premières descriptions botaniques étaient basées sur des échantillons peu nombreux, en apparence caractéristiques; ultérieurement, des récoltes effectuées sur plusieurs individus, en différents endroits, ont montré la très grande variabilité des *Hevea* [DUCKE, 1931].

Le nombre d'étamines dans les fleurs mâles était considéré comme un caractère assez important et stable pour permettre la distinction dans le genre des sections *Euhevea*, avec un verticille régulier de cinq anthères, et *Bisiphonia*, avec un second verticille rudimentaire ou complet. Les autres caractères spécifiques les plus importants sont la forme acuminée ou obtuse des boutons mâles et le développement du disque autour de la colonne staminale. Cependant, ces caractères ne sont pas constants : le verticille des anthères, chez *H. guianensis* (section *Euhevea*), est parfois un peu irrégulier et la forme des boutons mâles est très variable [DUCKE, 1931]. Chez *H. benthamiana*, on observe, sur un même substrat, des individus qui s'écartent de la forme typique; en outre, sur sols peu favorables, des carences alimentaires peuvent certainement provoquer une réduction de la taille de la plante, du nombre des anthères, de la dimension du disque, des capsules et des graines ainsi que l'absence de pubescence [DUCKE, 1943].

Sur les neuf espèces reconnues par BALDWIN, cinq seulement sont introduites à Yangambi : *H. guianensis*, *H. benthamiana*, *H. minor*, *H. brasiliensis* et *H. spruceana* (dans les classifications récentes, *H. collina* est considéré comme une forme de *H. guianensis*). Ces espèces sont

cependant représentatives du genre à plusieurs points de vue. Économiquement, la seule espèce cultivée est *H. brasiliensis*; on récolte en outre, en Amazonie, le latex de *H. benthamiana* et *H. guianensis*. D'un point de vue taxonomique, la collection comprend des plantes appartenant à la section *Euhevea* : *H. guianensis* (et *H. collina*), une espèce à deux verticilles d'anthères incomplets (*H. benthamiana*) et trois espèces avec deux verticilles réguliers : *H. minor*, *H. brasiliensis* et *H. spruceana*. Enfin, *H. guianensis*, *H. benthamiana*, *H. brasiliensis* et *H. spruceana* sont de loin les espèces les plus répandues dans la nature et qui présentent la plus grande variabilité. *H. minor*, ainsi que deux espèces non étudiées, *H. pauciflora* et *H. viridis*, occupent des aires géographiques restreintes, et les deux dernières, *H. camporum* et *H. rigidifolia*, sont des raretés botaniques connues par un seul exemplaire [DUCKE, 1943]. Cette dernière espèce, qui a été redécouverte plus récemment, est fortement endémique, très stable et probablement plus ancienne que les autres [SCHULTES, 1948].

Avant d'envisager l'étude caryologique de quelques espèces de *Hevea*, il est indispensable de donner une description morphologique assez détaillée du matériel disponible. En effet, les observations cytologiques relevées chez quelques individus ne sont pas valables, a priori, pour toutes les formes composant ces espèces. Ces descriptions morphologiques sont également intéressantes par le fait que, les espèces comparées étant placées dans des conditions semblables, les variations qui apparaissent à l'intérieur des espèces et entre celles-ci ont presque certainement pour origine la diversité génétique des individus.

B. Description des espèces.

Trois espèces ont été introduites, directement du Brésil à Yangambi, sous forme de graines : *H. benthamiana*, *H. guianensis* et *H. minor*. *H. spruceana*, *H. collina* et d'autres plants de *H. guianensis*, également originaires du Brésil, ont été plantés à Eala, d'où provient le bois de greffe introduit à Yangambi. Les différentes espèces ont été greffées sur *H. brasiliensis* et plantées en champs isolés en compagnie du clone Tj 16.

1. *Hevea guianensis* AUBL.

C'est un arbre de la taille de *H. brasiliensis*; son aspect général et le port de ses branches rappellent aussi cette espèce. L'écorce est brunâtre et finement crevassée longitudinalement. Son latex est jaune ou légèrement brunâtre, plus ou moins foncé suivant les organes et les plantes; par oxydation à l'air, il devient rouge foncé ou brun, puis noir.

Les feuilles sont de dimensions moyennes, plus ou moins pendantes. Le pétiole est mince et long de 12 à 20 cm; les pétiolules sont allongés et grêles (7 à 12 mm de longueur). Les folioles, oblancéolées, étroites, environ trois fois aussi longues que larges, ont 12 à 20 cm de longueur et 4 à 6 cm de largeur. La base est lentement atténuée et le sommet, progressivement ou brusquement rétréci, est courtement acuminé. Le limbe est mince; la face supérieure, vert sombre, est lisse mais non luisante; la face inférieure, plus claire, est cendrée et glabre. Les jeunes feuilles sont vert pourpre, puis deviennent vert clair; leurs folioles sont pendantes et se redressent avant d'atteindre la taille adulte.

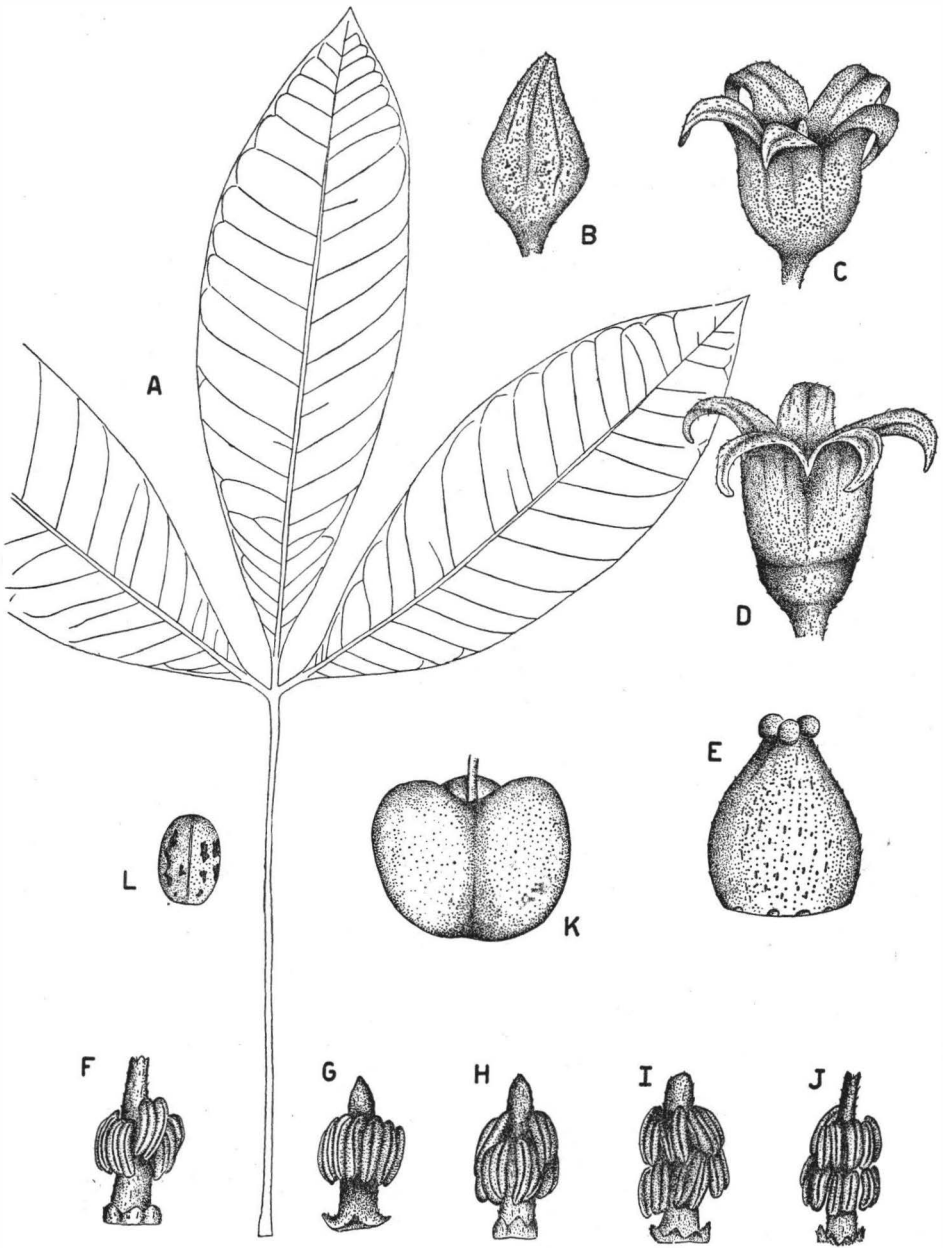
Les inflorescences sont moyennement longues (20 cm environ); leurs axes et rameaux sont couverts de poils blanchâtres. Les fleurs sont légèrement pubescentes sur le péricone, la colonne staminale et l'ovaire. Le péricone est jaune pâle.

Le bouton mâle est pointu et plus ou moins longuement acuminé. Dans la fleur mâle, la partie soudée du péricone est hémisphérique et souvent allongée en un tube cylindrique court. La fleur épanouie a un diamètre de 5 à 6 mm. Les lobes du péricone sont assez courts, recourbés et enroulés vers l'extérieur. La colonne staminale, de longueur variable (2 à 3 mm), est assez épaisse. Le disque qui l'entoure à la base est formé de cinq glandes courtes, étalées ou appliquées sur la colonne; elles sont réduites à des protubérances triangulaires peu apparentes dans la pubescence de la colonne; les glandes elles-mêmes sont pubescentes. Le nombre d'étamines est très variable, de cinq à dix, et celles-ci sont disposées en un à deux verticilles. Sur certains arbres, il n'y a qu'un verticille parfaitement régulier de cinq ou, plus souvent, de six étamines; en général, une anthère est insérée un peu plus haut que les autres. On peut aussi compter sept ou huit anthères formant un verticille très irrégulier. Sur d'autres plantes, semblables au point de vue végétatif, il y a huit à dix anthères à insertion irrégulière ou formant deux verticilles superposés et parfaitement réguliers.

Les fleurs femelles sont plus allongées : le tube est long et étroit; les lobes sont courts, étalés et recourbés; le diamètre de la fleur ouverte varie de 6 à 8 mm. L'ovaire est conique, peu ou pas rétréci à la base.

Les fruits mûrs mesurent 40 à 44 mm de longueur et 50 à 55 mm de diamètre. Les lobes correspondant aux trois carpelles sont assez développés. La surface est lisse et un sillon longitudinal marque le

Fig. 1. — *Hevea guianensis* AUBL.: A, feuille ($\times 0,5$). — B, bouton floral mâle ($\times 5$). — C, fleur mâle ($\times 5$). — D, fleur femelle ($\times 5$). — E, gynécée ($\times 10$). — F à J, androcée ($\times 10$). — K, fruit ($\times 0,5$). — L, graine ($\times 0,5$).



milieu de chaque carpelle. Les graines sont petites; l'épaisseur (sens radial) est légèrement supérieure à la largeur (sens tangentiel); leurs dimensions moyennes sont : longueur : 23 mm, largeur : 17 mm, épaisseur : 18 mm.

2. **Hevea collina** HUBER [*Hevea guianensis* AUBL. var. *collina* (HUBER) DUCKE].

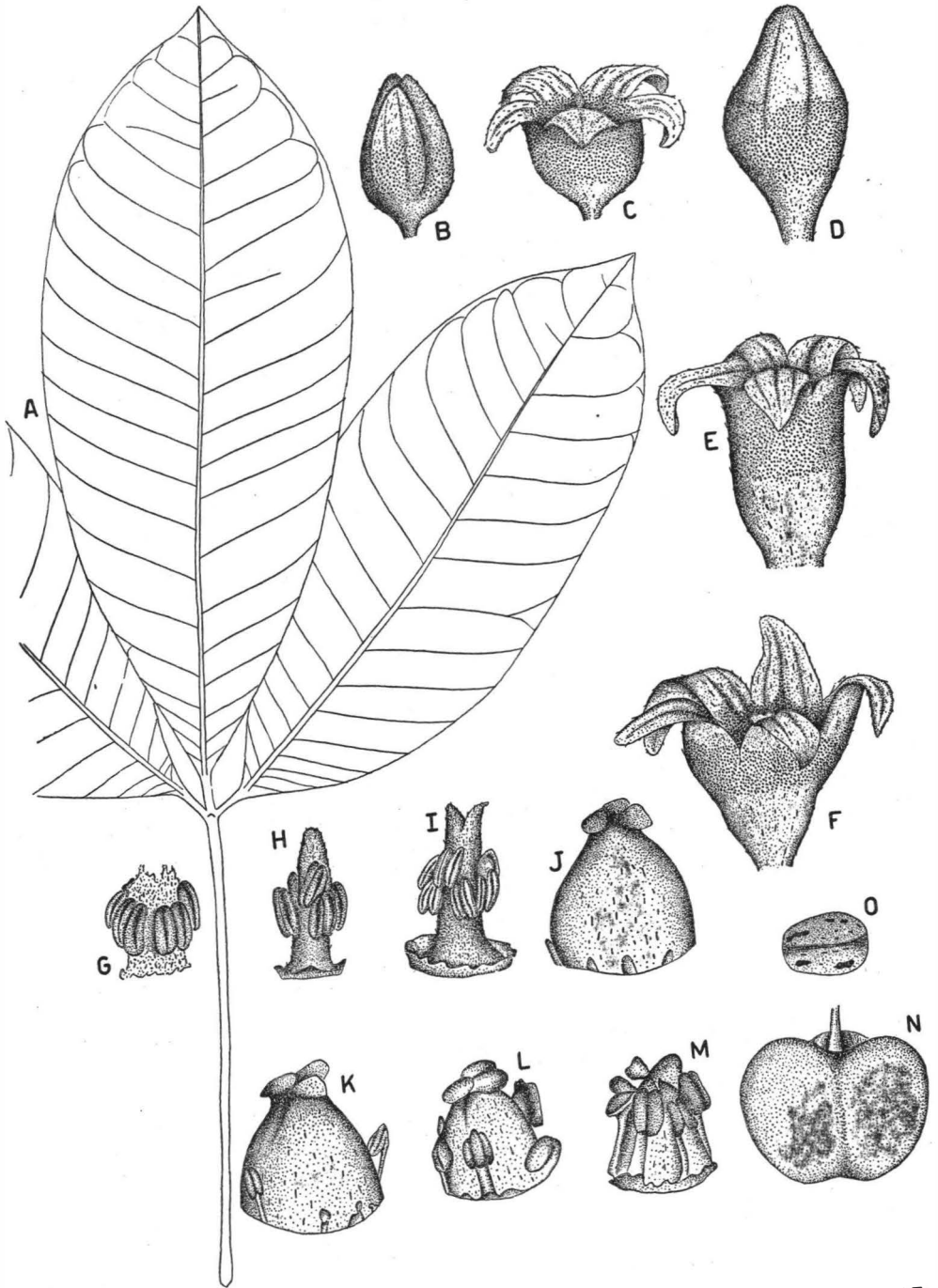
C'est un arbre d'assez grande taille, à peu près comme *H. brasiliensis* et *H. guianensis*; son port est semblable à celui de ces deux espèces, mais ses branches principales sont plus redressées et son feuillage est un peu plus sombre et dense. Le latex, jaunâtre, devient rouge puis noir par oxydation, comme chez *H. guianensis*.

Les feuilles sont grandes, horizontales ou légèrement pendantes. Le pétiole est raide et long de 10 à 20 cm; le pétiole est relativement long (6 à 10 mm). Les folioles, elliptiques ou obovales, généralement grandes, ont 15 à 25 cm de longueur et 7 à 10 cm de largeur; leur longueur vaut, en moyenne, 2,3 fois leur largeur. Elles sont assez progressivement rétrécies à la base, plus brusquement au sommet, et terminées par un acumen. La texture des feuilles est légèrement coriace; la face supérieure est vert foncé et lisse, non luisante; la face inférieure, claire et glabre. Les jeunes feuilles sont d'un vert brunâtre et pendantes; les folioles se redressent avant d'atteindre leur taille définitive.

Les inflorescences ont une longueur moyenne de quelque 20 cm; les axes et les rameaux sont couverts de poils blancs. Les fleurs sont pubescentes; chez certains individus, elles sont jaunes et rappellent exactement celles de *H. guianensis*. Chez d'autres, elles sont bicolores : le fond du tube est jaune vif, les lobes du périgone jaune pâle; la face interne du tube du périgone et de la gorge sont rouge pourpre velouté, de même qu'une petite pointe le long de la nervure médiane de chaque lobe; extérieurement, le tube du périgone est brunâtre. Quelle que soit la coloration de la fleur, les caractères végétatifs et floraux sont semblables chez toutes les plantes.

Les boutons mâles sont ovoïdes et obtus. La fleur mâle a une largeur totale de 5 à 7 mm; la partie soudée du périgone est hémisphérique; les lobes sont courts, étalés et recourbés vers l'extérieur. La colonne staminale est plus ou moins courte et épaisse (1,5 à 2,5 mm de longueur). Comme chez l'espèce précédente, le nombre d'étamines varie beaucoup d'une fleur à l'autre; quand le périgone est jaune, l'androcée comprend le plus souvent deux verticilles incomplets ou

Fig. 2. — *Hevea collina* HUBER (plante à fleur pourpre et jaune): A, feuille ($\times 0,5$). — B, bouton floral mâle ($\times 5$). — C, fleur mâle ($\times 5$). — D, bouton floral femelle ($\times 5$). — E, fleur femelle ($\times 5$). — F, fleur hermaphrodite ($\times 5$). — G à I, androcée ($\times 10$). — J, gynécée ($\times 10$). — K à M, fleurs anormales ($\times 10$). — N, fruit ($\times 0,5$). — O, graine ($\times 0,5$).



deux étages de cinq anthères qui alternent régulièrement. Dans les fleurs colorées, le nombre des étamines est moindre : il peut y avoir un verticille unique de cinq ou, plus souvent, de six anthères; elles sont toutes insérées au même niveau ou l'une d'elles est située plus haut. Assez souvent, il y a sept et même huit anthères : deux ou trois sont disposées plus ou moins régulièrement à un niveau supérieur et constituent l'amorce d'un second verticille. Dans les deux cas, les cinq glandes du disque sont peu visibles : ce sont de simples protubérances sur la base élargie de la colonne staminale; elles sont pubescentes comme la colonne.

Dans la fleur femelle, le tube du périgone est long (4-5 mm) et étroit; les lobes sont courts, recourbés ou enroulés. L'ovaire, conique à ovoïde, est peu ou pas rétréci à la base. Les languettes insérées sur le pourtour de l'ovaire sont plus développées que chez les autres espèces et atteignent 0,5 mm. Parmi les fleurs femelles prélevées sur une plante où le périgone est coloré en rouge, beaucoup possèdent un nombre plus au moins important d'étamines de taille très variable, insérées à la base de l'ovaire. Tous les stades se rencontrent, depuis la languette courte et indifférenciée jusqu'à l'étamine aussi longue que l'ovaire (1-1,5 mm), formée d'un filet mince et d'une anthère à deux thèques déhiscentes et contenant du pollen. On trouve des languettes ou protubérances variées, surmontées d'un petit renflement, et des étamines de dimensions très diverses avec anthères rudimentaires, difformes ou presque normales (fig. 2). La taille et la différenciation des étamines d'une fleur peuvent varier très fortement. Le développement de l'ovaire montre une corrélation négative avec la différenciation des étamines; quand celles-ci sont presque normales, la taille de l'ovaire est réduite et certains stigmates peuvent être absents : ils sont remplacés par des protubérances pointues des carpelles, ressemblant au sommet trifurqué de la colonne des fleurs mâles. Le périgone des fleurs bisexuées est intermédiaire entre celui des fleurs mâles et femelles.

Le fruit est semblable à celui de *H. guianensis* et de mêmes dimensions (environ 40 mm de longueur et 50 mm de largeur). Les graines des deux espèces sont aussi fort semblables : chez *H. collina*, elles mesurent, en moyenne, 23 mm de longueur et 18 mm de largeur; leur section transversale est à peu près circulaire.

3. *Hevea benthamiana* MÜLL. ARG.

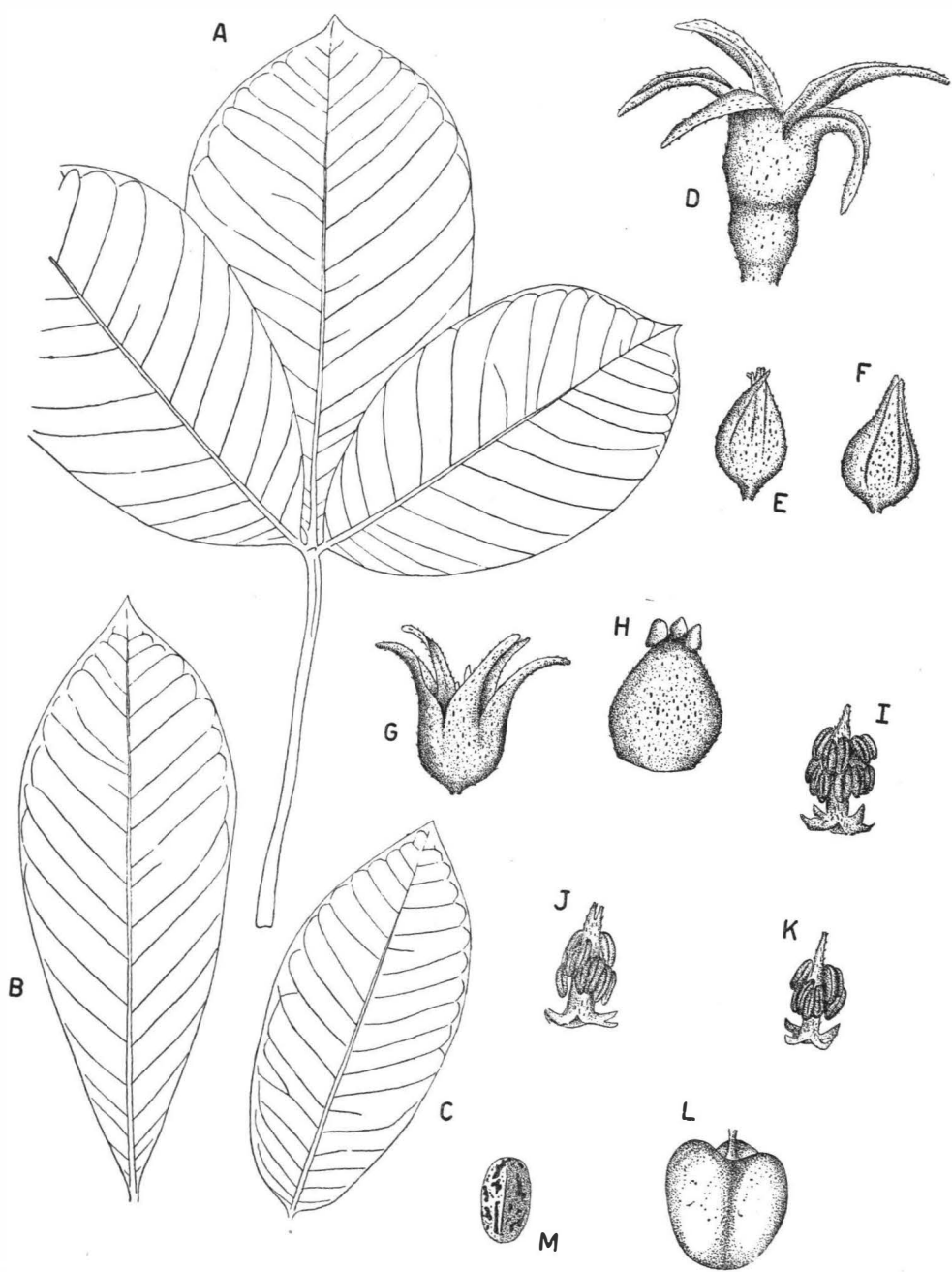
C'est un arbre de taille réduite à branches le plus souvent horizontales ou peu ascendantes; son latex est blanc.

Les feuilles sont planes, généralement horizontales et relativement petites. Le pétiole est court et raide, long de 10 à 15 cm, et pubescent (poils roux); le pétiolule est court (3-5 mm). La forme des folioles

diffère fortement d'un individu à l'autre; chez la plupart, elles sont obovales et larges (le rapport entre la longueur et la largeur vaut, en moyenne, 1,8). Elles sont planes ou légèrement repliées sur la nervure médiane, longues le plus souvent de 10 à 15 cm et larges de 6 à 9 cm. Leur base est brusquement rétrécie, triangulaire ou arrondie; leur sommet est arrondi et terminé par un court acumen. Un individu, de taille et d'aspect semblables aux autres, montre des feuilles très différentes : le pétiole est long et mince (10-20 cm); le pétiolule, plus allongé (5 à 10 mm); les folioles, oblancéolées, étroites (rapport longueur sur largeur d'environ trois), longues de 12 à 20 cm, larges de 4 à 6 cm, sont très progressivement rétrécies à la base et plus rapidement au sommet : la plus grande largeur est en général proche du sommet et celui-ci est courtement acuminé. D'autres individus ont des feuilles plus ou moins intermédiaires entre ces deux types extrêmes. L'un d'eux a des feuilles raides, avec pétiole de 10 à 15 cm et pétiolule épais, long de 4 à 6 mm. Les folioles sont oblancéolées, longues de 10 à 15 cm, larges de 4 à 6 cm; le rapport longueur/largeur vaut 2,6. Le latex de cette plante est jaunâtre, plus pâle que chez la plupart des *H. guianensis*; il est blanc chez les autres individus à feuilles intermédiaires. Quelle que soit la forme des folioles, elles sont toujours raides et leur texture est coriace; la face supérieure est vert foncé, lisse et luisante; la face inférieure est plus claire, cendrée et pubescente, à poils roux appliqués, peu denses. Les très jeunes feuilles sont d'un vert pourpre et leurs folioles sont pendantes; elles deviennent ensuite vert clair et se redressent tôt, bien avant d'atteindre leur taille définitive.

Les inflorescences sont petites (5 à 15 cm); leur pubescence est rousse et assez dense; les ramifications sont courtes et peu nombreuses. Les panicules comportent un nombre réduit de fleurs; assez souvent, il n'y a qu'une fleur femelle, à l'extrémité de l'axe principal. Les fleurs sont petites, pubescentes sur toutes leurs parties (périgone, ovaire, colonne staminale); le périgone des fleurs mâles et femelles est de couleur jaune vif.

Le bouton mâle est assez large, pointu ou acuminé. Le périgone de la fleur mâle est étroit, large de 5 mm environ, à lobes triangulaires, étroits, raides, peu étalés et non enroulés. La colonne staminale, assez courte (2 à 3 mm), présente à la base cinq glandes bien distinctes, glabres, triangulaires à la base et acuminées, à pointe redressée, assez souvent disposées irrégulièrement autour de la colonne; certaines sont soudées deux à deux sur une grande partie de leur longueur. Les anthères sont au nombre de sept à dix, le plus souvent huit ou neuf; elles sont réparties soit en un verticille complet et un groupe de deux ou trois anthères, soit en deux verticilles irréguliers et imbriqués l'un dans l'autre, soit encore en deux verticilles distincts et presque régu-



liers. Le nombre d'étamines varie d'une fleur à l'autre; suivant les arbres, le nombre le plus fréquemment rencontré est aussi un peu différent. On n'observe aucune différence dans les inflorescences et les fleurs en relation avec la forme variable des feuilles (nous n'avons pas trouvé de fleurs sur l'individu à latex jaunâtre).

Les fleurs femelles sont plus grandes; le tube du péricône est étroit et allongé, les lobes sont linéaires et étalés; le diamètre de la fleur épanouie mesure 7 à 10 mm. L'ovaire est ovoïde, rétréci à la base, fortement pubescent, à poils blanchâtres appliqués sur la surface des carpelles.

Les fruits sont petits (30-35 mm de longueur) et relativement étroits; la plus grande largeur est légèrement supérieure à la longueur; les trois lobes sont très saillants. La surface du péricarpe est lisse et de couleur vert clair avant maturité; le fruit est déhiscent et éclate quand il est mûr. La graine, longue d'un peu plus de 20 mm et large de 13 à 15 mm, présente une section transversale quadrangulaire, avec arêtes arrondies; elle n'est pas aplatie.

4. *Hevea brasiliensis* MÜLL. ARG.

C'est un arbre assez grand, à ramification plus ou moins étalée ou oblique; son latex est blanc.

Les feuilles sont de dimensions moyennes, glabres, étalées ou pendantes. Le pétiole est mince et long de 15 à 25 cm; les pétiolules sont allongés (10 à 16 mm) et forment entre eux des angles assez aigus. Les folioles, oblancéolées, glabres, minces, longuement acuminées aux deux bouts, parfois assez obtuses au sommet, environ trois fois aussi longues que larges, ont 15 à 25 cm de longueur et 5 à 8 cm de largeur. La face supérieure est vert foncé, non luisante; l'inférieure est cendrée et glabre. La jeune feuille est vert brunâtre foncé, puis vert clair; les folioles pendent verticalement à peu près jusqu'à ce qu'elles atteignent leur taille définitive.

Les inflorescences sont assez longues (15 à 25 cm) et larges, pubescentes (poils blancs), à fleurs velues sur toutes leurs parties. Le péricône, jaune pâle ou vif, présente des nervures assez marquées.

Le bouton mâle est pointu et longuement acuminé; la fleur mâle est large de 8 à 10 mm environ. La partie soudée du péricône est hémisphérique; les lobes sont longs et larges, étalés, enroulés de façon irrégulière, à bords souvent recourbés vers l'extérieur. La colonne staminale, assez longue (3 à 3,5 mm), présente à sa base un disque

Fig. 3. — *Hevea benthamiana* MÜLL. ARG.: A, feuille ($\times 0,5$). — B et C, folioles d'autres individus ($\times 0,5$). — D, fleur femelle ($\times 5$). — E et F, boutons floraux mâles ($\times 5$). — G, fleur mâle ($\times 5$). — H, gynécée ($\times 10$). — I à K, androcée ($\times 10$). — L, fruit (0,5). — M, graine ($\times 0,5$).

peu important, en forme de bourrelet circulaire portant cinq protubérances peu visibles et pubescentes. En général, il y a dix étamines réparties en deux verticilles réguliers, rapprochés et alternant; parfois, l'insertion des anthères est moins régulière et l'une d'elles peut manquer au verticille supérieur.

Les fleurs femelles sont un peu plus grandes (10-12 mm) et le tube du péricône est plus allongé. L'ovaire est ovoïde, non rétréci à la base.

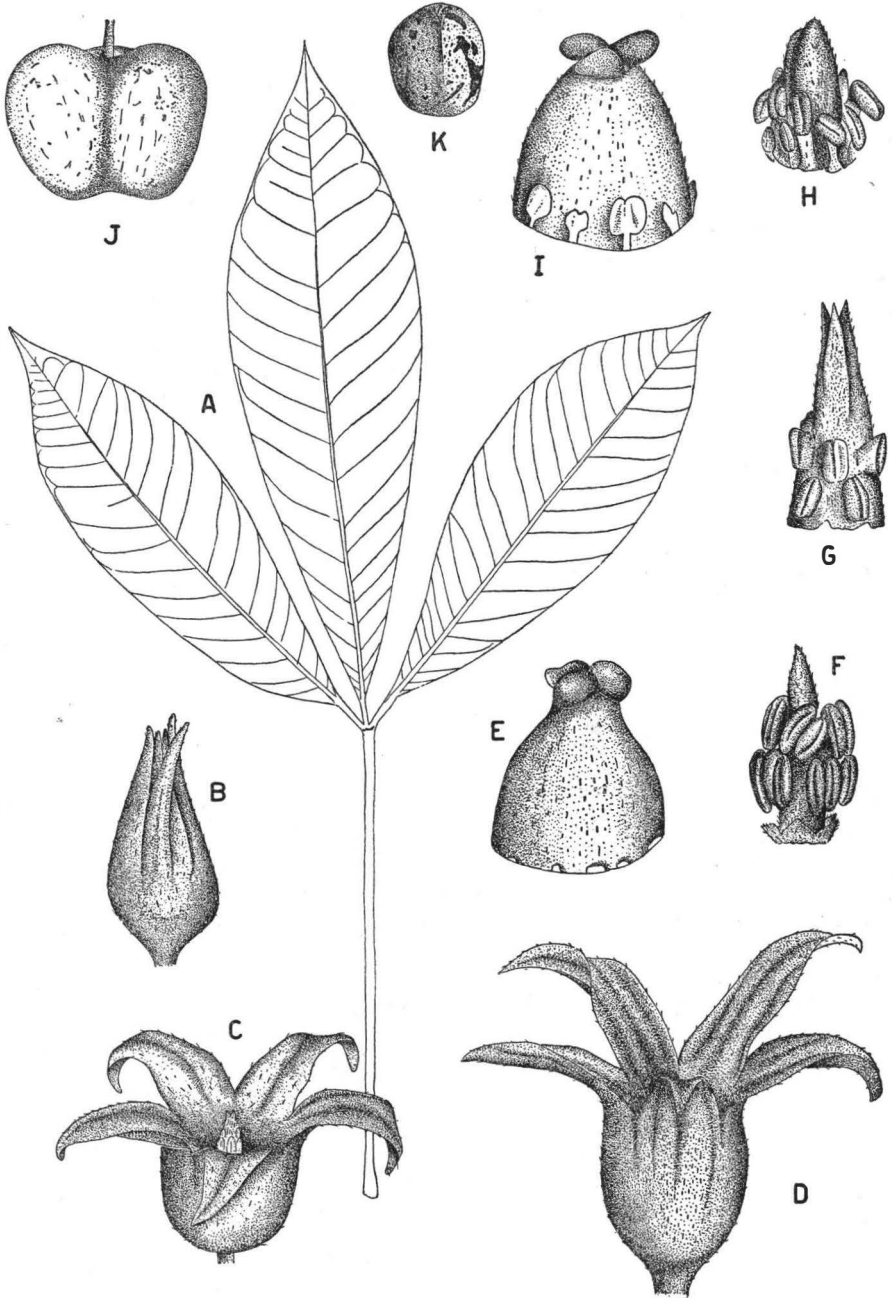
Le fruit est assez volumineux, court (environ 40 mm de longueur et large de 50 à 55 mm), à lobes assez peu saillants. La graine, ovoïde, large et plate, mesure 25 à 30 mm de longueur, 22 à 25 mm de largeur et 18 à 20 mm d'épaisseur. Les deux surfaces planes sont assez peu marquées sur la face ventrale.

Comme chez *H. collina*, nous avons observé des fleurs anormales, plus ou moins intermédiaires entre les mâles et les femelles; leur fréquence est très faible. Dans deux fleurs mâles, les étamines des deux verticilles sont insérées à la base de la colonne staminale (fig. 4 G); elles sont sessiles et contiennent du pollen normal. La colonne est nettement trifide au sommet; elle est creusée sur toute sa longueur par un canal étroit (dans les fleurs mâles typiques, la colonne présente une structure pleine). Aucune trace des cavités ovariennes ni des ovules n'est visible.

Une autre fleur possède une colonne staminale plus courte, uniquement formée de trois lobes épais, presque indépendants jusqu'au niveau du réceptacle et simplement accolés par les bords à la base (fig. 4 H); ils possèdent un système vasculaire. Les anthères sont portées par un filet large, plus ou moins long, inséré sur le réceptacle à la base du péricône. Elles sont au nombre de douze et leurs dimensions sont très diverses.

Dans plusieurs fleurs femelles, les petites protubérances existant à la base de l'ovaire prennent un développement anormalement important et irrégulier. Certaines sont nettement différenciées en étamines rudimentaires pourvues d'un filet court et aplati, et d'une anthère partiellement développée (fig. 4 I); en général, on en compte douze. Bien que leur taille soit toujours réduite, les anthères sont parfois complètement formées et produisent un pollen relativement abondant : les grains sont parfaitement constitués, leur forme et leur diamètre ne les distinguent nullement des grains de pollen émis par les fleurs mâles. D'autre part, ces fleurs, possédant trois ovules bien différenciés, avec sacs embryonnaires normalement constitués, sont donc entièrement hermaphrodites.

Fig. 4. — *Hevea brasiliensis* MÜLL. ARG.: A, feuille ($\times 0,5$). — B, bouton floral mâle ($\times 5$). — C, fleur mâle ($\times 5$). — D, fleur femelle ($\times 5$). — E, gynécée ($\times 10$). — F, androcée ($\times 10$). — G à I, fleurs anormales ($\times 10$). — J, fruit ($\times 0,5$). — K, graine ($\times 0,5$).



Ces fleurs aberrantes sont toujours localisées, dans l'inflorescence, à l'extrémité de rameaux primaires et secondaires moins importants que ceux qui portent les fleurs femelles.

5. *Hevea spruceana* (BENTH.) MÜLL. ARG.

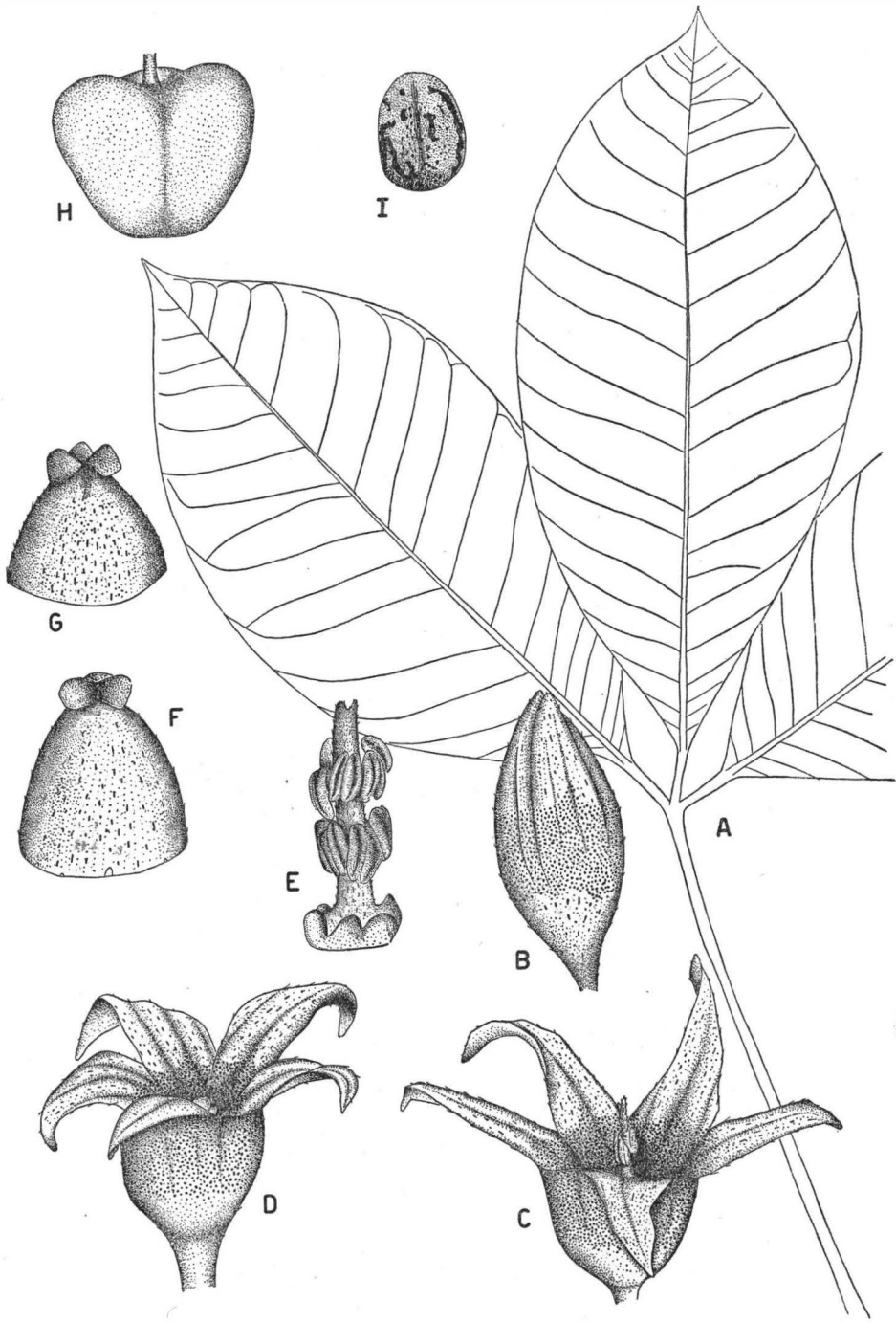
C'est un arbre vigoureux, un peu plus grand que *H. brasiliensis* dans les mêmes conditions; à branches principales ascendantes, à feuillage dense et sombre; son latex est blanc.

Les feuilles sont grandes, planes ou retombantes. Le pétiole est horizontal, parfois très long (15 à 20 cm, jusqu'à 30 cm), pendant, à glandes très marquées à son extrémité supérieure; les pétiolules sont relativement très longs (12 à 17 mm). Les folioles, elliptiques ou obovales, grandes et larges (le rapport longueur/largeur vaut, en moyenne, 2), ont 15 à 25 cm de longueur et 8 à 10 cm de largeur; elles sont assez brusquement rétrécies à la base, puis atténuées sur le pétiolule; leur sommet est arrondi ou rapidement rétréci et acuminé. La face supérieure, foncée et lisse, est légèrement luisante; la face inférieure, claire et glabre (sauf quelques poils courts sur les nervures). Le limbe, assez épais, plan, présente souvent des bords un peu ondulés. Les jeunes feuilles sont vertes, légèrement brunâtres, et pendantes; les folioles deviennent rapidement vert clair et se redressent très tôt.

Les inflorescences sont très grandes (20 à 40 cm), larges, très ramifiées et multiflores, à fleurs femelles nombreuses. L'axe et les rameaux des panicules sont pubescents (poils blancs). Les fleurs, légèrement pubescentes sur toutes leurs parties, sont grandes et bicolores comme chez *H. collina*. Le fond du périgone est jaune vif; les lobes, jaune pâle. La face intérieure du tube est rouge pourpre velouté; cette zone colorée remonte en une pointe étroite sur la nervure médiane et sur le bord des lobes. La couleur apparaît par transparence à l'extérieur des boutons et des fleurs, sous l'aspect d'une zone rouge brunâtre. Les nervures sont assez marquées sur les lobes et le tube.

Le bouton mâle est allongé, ovoïde, obtus; la fleur mâle est large de 10 à 13 mm. La partie soudée du périgone est hémisphérique; les lobes sont larges et longs, étalés et diversement tordus ou enroulés, à bords recourbés vers l'extérieur. La colonne staminale, mince et longue (3,5 à 4 mm), présente à sa base cinq glandes glabres, dressées, bien visibles, ovoïdes, en forme de protubérances du disque qui entoure la colonne. Les dix anthères forment deux verticilles bien séparés; les anthères d'un même verticille sont souvent insérées à des niveaux légèrement différents.

Fig. 5. — *Hevea spruceana* (BENTH.) MÜLL. ARG.: A, feuille ($\times 0,5$). — B, bouton floral mâle ($\times 5$). — C, fleur mâle ($\times 5$). — D, fleur femelle ($\times 5$). — E, androcée ($\times 10$). — F et G, gynécée ($\times 10$). — H, fruit ($\times 0,5$). — I, graine ($\times 0,5$).



Les fleurs femelles sont peu différentes des mâles : leur taille est identique et leur forme presque semblable, avec le tube un peu plus développé. L'ovaire est conique, plus ou moins ovoïde, peu ou pas rétréci à la base.

Le fruit, volumineux, porté par un long pédoncule, a une longueur de 45 mm et une largeur de 55 mm environ; ses lobes sont très peu saillants. La graine, assez plate, est longue de 30 à 32 mm, large de 22 à 23 mm et épaisse de 17 mm; sa face ventrale, anguleuse, présente deux faces planes et un creux très marqué à l'extrémité de la graine opposée à son insertion.

6. *Hevea minor* HEMSLEY.

Un seul plant de cette espèce existe actuellement en collection à Yangambi. Il n'a pas fleuri jusqu'ici et nous avons dû nous limiter à l'examen des caractères végétatifs.

C'est un petit arbre assez frêle, de croissance lente; son latex est blanc.

Les feuilles sont horizontales et planes; le pétiole, court et raide, est long de 8 à 15 cm; le pétiolule est très court (2 à 5 mm). Les folioles sont coriaces, obovales, et environ deux fois plus longues que larges; leur base est presque arrondie; leur sommet, terminé en une pointe obtuse ou arrondi, est prolongé par un très petit acumen. Les folioles mesurent, en moyenne, 11 à 17 cm de longueur et 6 à 8 cm de largeur. Leur face supérieure est vert foncé, luisante; l'inférieure est cendrée et presque glabre. Les feuilles de *H. minor* rappellent celles de *H. benthamiana* mais elles s'en distinguent surtout par l'absence de poils roux à leur face inférieure. Les jeunes feuilles sont brunâtres.

C. Synthèse et discussion.

1. Variation des caractères spécifiques.

Les plantes introduites à Yangambi ne représentent qu'un échantillon des populations naturelles de *Hevea* et elles sont cultivées dans des conditions uniformes; les variations sont cependant encore importantes et la définition de critères spécifiques précis reste difficile.

a. Caractères végétatifs.

Certaines espèces atteignent un développement plus important que d'autres, mais la taille est influencée par la vigueur et l'âge de l'arbre. L'architecture de la ramification et la densité du feuillage sont différentes sans être bien caractéristiques : la diversité est grande parmi les clones de *H. brasiliensis*. L'écorce brunâtre et fissurée longi-

tudinalement différencie les arbres assez jeunes de *H. guianensis* de ceux de *H. brasiliensis* et des autres espèces, dont le tronc est plus lisse et grisâtre. La couleur jaunâtre du latex, qui devient rouge puis noir par oxydation, est caractéristique de *H. guianensis* et de *H. collina*.

b. Feuilles.

Les dimensions des feuilles varient fortement d'après leur situation sur le rameau, leur éclaircissement et la vigueur de la tige : les premières et dernières feuilles d'un rameau mesurent souvent quelques centimètres seulement, tandis que, sur des rejets très vigoureux, les feuilles sont grandes : chez *H. brasiliensis*, les folioles peuvent atteindre 50 cm. Pour que les comparaisons restent valables, les feuilles de chaque espèce doivent être prises sur des branches semblables.

La forme des folioles et le rapport entre leur longueur et leur largeur sont constants chez certaines espèces ; chez *H. brasiliensis*, il y a cependant des différences entre clones et la variabilité est surtout grande chez *H. benthamiana*. La longueur du pétiole évolue parallèlement à la forme de la foliole : il est très court quand la foliole est large, beaucoup plus long quand elle est étroite.

La texture des feuilles est un assez bon critère : elles sont épaisses et coriaces chez *H. benthamiana* et *H. minor*, minces chez *H. brasiliensis* et *H. guianensis*, intermédiaires chez *H. spruceana* et *H. collina*. La face supérieure des folioles adultes est luisante chez les deux premières espèces seulement.

La pubescence rousse de la face inférieure des folioles est caractéristique de *H. benthamiana*, quelle que soit la forme des feuilles de l'individu considéré.

c. Inflorescences et fleurs.

Les panicules sont petites chez *H. benthamiana*, très grandes chez *H. spruceana* et intermédiaires chez les autres espèces. L'axe primaire et les ramifications sont pubescents : les poils sont roux chez *H. benthamiana*, blancs chez les autres *Hevea*.

La couleur du périgone est un caractère constant : jaune plus ou moins pâle chez *H. guianensis* et *H. brasiliensis*, ainsi que chez certains individus de *H. collina*, jaune foncé chez *H. benthamiana*, jaune et pourpre chez *H. spruceana* et *H. collina*.

La dimension et la forme des fleurs sont peu variables : celles de *H. brasiliensis* et de *H. spruceana* sont grandes, celles des autres espèces sont plus petites. Les lobes du périgone sont régulièrement étalés et raides chez *H. benthamiana*, enroulés chez *H. guianensis* et *H. collina*.

La forme de l'ovaire et le développement des stigmates varient

dans une même inflorescence et de façon semblable chez toutes les espèces. Dans les fleurs femelles de *H. benthamiana* cependant, la base de l'ovaire est régulièrement rétrécie et sa surface est très pubescente.

La forme des boutons mâles est souvent considérée comme un des principaux caractères distinctifs des espèces : ils sont obtus (*H. spruceana* et *H. collina*), pointus (*H. guianensis* et *H. benthamiana*) ou longuement acuminés (*H. brasiliensis*). La forme des boutons n'est cependant pas toujours typique.

Le disque qui entoure la base de la colonne staminale dans la fleur mâle est un autre critère de choix : les glandes sont allongées chez *H. benthamiana*, courtes chez *H. spruceana*, peu apparentes chez les autres espèces.

Le nombre d'anthères est très irrégulier : *H. guianensis* et *H. collina* possèdent cinq à huit étamines, parfois dix; *H. benthamiana* en a de sept à dix et *H. brasiliensis* et *H. spruceana* ont généralement dix anthères.

d. *Fruits et graines.*

La dimension et la forme des fruits (lobes saillants ou peu marqués) sont constantes, mais peu caractéristiques (sauf pour *H. benthamiana*). On signale que les fruits de *Hevea* éclatent à maturité, sauf ceux de *H. spruceana*. On observe cependant de nombreux fruits mûrs en décomposition sur des arbres appartenant à toutes les espèces et, par temps sec, les fruits de *H. spruceana* sont parfois déhiscents.

Les graines sont bien caractéristiques; elles sont longues chez *H. brasiliensis*, aplaties chez *H. spruceana*, très étroites et presque cylindriques chez *H. benthamiana*; il n'y a pas de différence nette entre les graines de *H. guianensis* et de *H. collina*: elles sont assez petites, mais plus larges et plus anguleuses que celles de *H. benthamiana*.

2. Caractères distinctifs des espèces.

H. guianensis se distingue par son latex jaune, son écorce crevassée, ses folioles étroites; ses boutons mâles sont pointus et plus ou moins acuminés; les lobes du périgone sont courts et étroits, régulièrement enroulés vers l'extérieur. Les fleurs mâles possèdent huit anthères au maximum dans la plupart des plantes, et leur disque est peu apparent. La partie soudée du périgone des fleurs femelles est long et tubulaire.

Les descriptions de cette espèce [HUBER, 1902] signalent un seul verticille régulier ou parfois irrégulier de cinq étamines, alors que chez les quelques arbres observés en fleurs à Yangambi, ce verticille comporte, le plus souvent, six anthères et est fréquemment accompagné d'un second verticille rudimentaire ou complet. Les feuilles des individus observés sont peu différentes de celles de *H. brasiliensis*, alors que

les folioles sont dressées presque verticalement et que les glandes du sommet du pétiole sont presque absentes. Ces différences importantes sont peut-être des manifestations de la grande variabilité de l'espèce ou la conséquence de la modification des conditions de milieu; on pourrait aussi les attribuer à l'hybridation naturelle d'un *H. guianensis* typique avec une autre espèce telle que *H. brasiliensis*.

Dans la description qu'il donne de *H. collina*, HUBER [1908] signale la présence dans les fleurs mâles d'un seul verticille de cinq étamines. Pour cette espèce, comme pour la précédente, les plantes observées en collection diffèrent du type décrit au Brésil. Beaucoup de ses caractères rappellent ceux de *H. guianensis* : latex jaune, forme des fleurs mâles et femelles, nombre d'anthères et développement réduit du disque, aspect des fruits et des graines. Ces ressemblances ont permis à DUCKE de réunir les deux espèces en une seule. Cependant, *H. collina* se distingue par des caractères foliaires (densité du feuillage, dimensions des feuilles et largeur des folioles) et floraux (forme obtuse des boutons mâles) qui rappellent *H. spruceana*. C'est aussi à cette espèce que fait penser la coloration pourpre des fleurs de certains individus.

Chez *H. benthamiana*, tous les individus sont caractérisés par la pubescence rousse de la face inférieure des feuilles, par leur texture coriace et leur face supérieure luisante. Les pieds fertiles sont en outre facilement reconnaissables par la teinte jaune foncé et la forme des fleurs ainsi que par les glandes acuminées et redressées des fleurs mâles; les fruits et graines sont également typiques.

Les différences importantes dans la forme des folioles sont probablement attribuables, pour une grande part, à la variabilité de l'espèce, mais l'hybridation naturelle est peut-être responsable de certaines d'entre elles; l'individu à feuilles assez étroites et à latex jaune montre des caractères de *H. guianensis*.

DUCKE [1931, 1943] a observé des déviations assez importantes par rapport à certains caractères typiques : pubescence des feuilles partiellement ou totalement blanchâtre, nombre d'anthères réduit à cinq - sept, disque peu développé.

H. brasiliensis ressemble surtout à *H. guianensis* par son port ainsi que par ses feuilles étroites et minces; il s'en distingue par son latex blanc, ses boutons mâles plus longuement acuminés et par la forme de ses fleurs. Celles-ci sont grandes et jaune pâle; le disque des fleurs mâles est très peu développé et il y a régulièrement deux verticilles de cinq étamines. Le fruit est court et large; la graine, largement ovale.

H. spruceana est l'espèce la plus facile à reconnaître et la plus constante dans les collections de Yangambi : cette constance est pro-

bablement attribuable moins à la variabilité restreinte de l'espèce qu'à l'origine de ces plantes. En effet, elles proviennent toutes de quelques individus introduits précédemment à Eala.

Le feuillage dense et les larges folioles sont typiques, mais les fleurs fournissent les meilleurs critères. Les inflorescences sont très développées; les fleurs mâles et femelles sont presque semblables, larges, avec un périgone bicolore. Comme chez *H. brasiliensis*, les fleurs mâles possèdent deux verticilles d'étamines. Les fruits sont volumineux et généralement indéhiscents; les graines sont longues et anguleuses.

3. Fleurs bisexuées.

L'apparition fréquente de fleurs femelles anormales, sur une plante de *H. collina* et beaucoup plus rare chez *H. brasiliensis*, donne des indications intéressantes sur les homologues existant entre les fleurs mâles et femelles. Les très petites protubérances qui s'observent chez toutes les espèces entre l'ovaire et la base du périgone sont des étamines rudimentaires. Dans certaines fleurs, elles montrent un développement plus ou moins important : petites languettes arrondies, pied très court surmonté d'un petit renflement, filet aplati de longueur variable, portant une anthère stérile ou fertile et semblable à celles des fleurs mâles. Ces fleurs bisexuées ont également été observées par WARMKE [1950b] sur trois arbres de *H. brasiliensis*.

La colonne qui porte les anthères dans la fleur mâle est l'homologue de l'ovaire. Dans les fleurs bisexuées, celui-ci est moins développé, plus étroit et surmonté par trois pointes; le sommet de la colonne staminale, fréquemment trifurqué, correspond à la partie supérieure des trois carpelles des fleurs femelles.

La monoecie des fleurs de *Hevea* doit donc être secondaire, les fleurs mâles et femelles dérivant de fleurs hermaphrodites soit par réduction de l'ovaire et soudure des filets des étamines, soit par réduction et disparition presque totale des étamines.

CHAPITRE II

RECHERCHES CARYOLOGIQUES

A. *Mitose et chromosomes somatiques.*

Des fruits mûrs ont été récoltés sur cinq espèces et les noyaux et chromosomes somatiques ont été observés dans des jeunes racines provenant de graines germées, fixées au GRAF. Les coupes à la paraffine, épaisses de 10 à 12 μ , ont été colorées à l'hématoxyline ferrique et au crystal violet.

1. Noyau et mitose.

Dans le méristème radiculaire, les noyaux interphasiques sont sphériques; leur diamètre atteint le plus souvent 8 à 10 μ dans le périlème mais ils sont plus petits dans le plérome.

Le nucléole est presque toujours unique; il porte à sa surface un nombre variable de corpuscules qui se colorent comme la chromatine; ils sont souvent quatre, jamais plus. Leur taille est très réduite et peut varier (voir photo 9). Plus rarement, ils s'allongent ou sont reliés par un filament à la substance nucléaire.

Les chromocentres sont plus ou moins nombreux et probablement tous localisés à la surface nucléaire. La plupart sont volumineux; leur taille varie et leur forme est très irrégulière. On observe en outre des corpuscules beaucoup plus petits, isolés ou groupés : un filament mince et très peu apparent les relie parfois aux extrémités des chromocentres ou les unit entre eux (fig. 6). Il n'y a pas de réseau bien net mais des filaments plus ou moins nombreux reliant entre eux chromocentres et corpuscules ou paraissant sans liaison avec eux.

Dans la zone d'étirement, les noyaux quiescents sont à peu près semblables, un peu plus petits, et leurs chromocentres sont plus réguliers; les autres corpuscules chromatiques n'apparaissent pas.

Le début de la prophase se marque par une chromaticité croissante des filaments et une diminution de l'épaisseur des chromocentres. A partir de ces deux éléments, se forment des chromosomes d'épaisseur irrégulière, qui montrent des zones plus colorées et plus ou moins larges à l'emplacement des chromocentres et corpuscules interphasiques, et qui sont diversement courbés dans le noyau; ils semblent

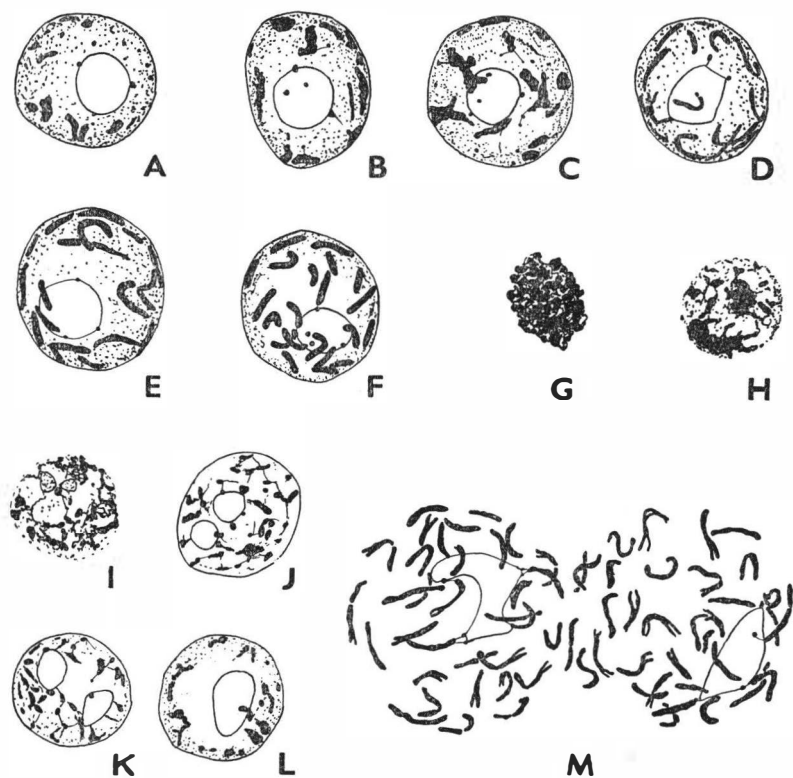


Fig. 6. — Mitose somatique : A à C, noyaux interphasiques ou préprophasiques. — D à F, prophase. — G à L, divers stades télophasiques. — M, prophases conjuguées dans le tapis de l'anthère. (A à L: $\times 2.000$; M: $\times 1.170$). Coloration : hématoxyline ferrique (A à F); crystal violet (G à L); carmin acétique (M).

limités en grande partie à la zone externe de celui-ci. La chromatocité devient ensuite uniforme sur toute la longueur des chromosomes, l'épaisseur augmente et devient constante, la longueur diminue et la forme se régularise. Les corpuscules persistent sur le nucléole et sont reliés à certains chromosomes dont ils constituent les satellites, ou encore ils se confondent avec eux; quatre chromosomes satellitifères sont parfois associés au nucléole.

En prométaphase, les chromosomes se groupent avant de former la plaque équatoriale, la paroi nucléaire disparaît et la taille du nucléole diminue. Un fragment de celui-ci persiste souvent en métaphase.

En anaphase, les chromosomes fils commencent à se déchromatiser et la partie colorable se réduit à un petit granule. Parvenus aux pôles du fuseau, ils se groupent assez étroitement; ils se réunissent par des anastomoses très courtes et peu visibles, puis se tassent fortement.

Les amas polaires gonflent ensuite; les chromosomes redeviennent apparents, se dispersent et forment un réseau assez lâche et granuleux, sur lequel apparaissent les nucléoles, généralement deux principaux et parfois un ou deux petits. Typiquement, le noyau télophasique, limité par une paroi, possède deux nucléoles assez petits et des granules chromatiques : le nombre de ceux-ci est proche du nombre des chromosomes somatiques (36). Leur dimension est réduite et assez uniforme; ils sont reliés par des anastomoses peu visibles. Plus tard, les nucléoles se réunissent souvent et leur volume et colorabilité augmentent; les granules chromosomiques deviennent moins nombreux et plus volumineux : certains sont très petits et disparaissent, d'autres se fusionnent peut-être partiellement.

2. Chromosomes somatiques.

Toutes les espèces étudiées possèdent 36 chromosomes somatiques relativement longs et épais; à première vue, il n'y a pas de différence entre les espèces. La détermination de la longueur chromosomique totale a donné les résultats suivants (moyennes pour dix plaques métaphasiques de chaque espèce) :

| | |
|----------------------------------|---------------|
| <i>H. guianensis</i> | 66,7 ± 0,84 μ |
| <i>H. collina</i> | 66,0 ± 0,94 μ |
| <i>H. benthamiana</i> | 68,8 ± 1,18 μ |
| <i>H. brasiliensis</i> | 73,0 ± 1,41 μ |
| <i>H. spruceana</i> | 68,8 ± 0,96 μ |

La longueur totale des chromosomes est identique, ou à peu près, d'une part, chez *H. benthamiana* et *H. spruceana*, d'autre part, chez *H. guianensis* et *H. collina*. Il n'y a pas de différence significative entre ces quatre espèces. Par contre, les chromosomes de *H. brasiliensis* sont plus longs; bien que cette dernière espèce diffère de manière statistiquement significative de plusieurs autres, les différences ne dépassent pas 10 % et restent donc sans grande signification pratique.

Dans chaque cellule en division, certains chromosomes se différencient nettement des autres par leur taille. Il n'a cependant pas été possible de les caractériser tous et d'établir un idiogramme. A côté de quelques chromosomes assez typiques, la plupart ont une taille intermédiaire et uniforme. Le centromère n'est pas visible; dans certains chromosomes seulement, sa position peut être estimée par un léger rétrécissement, par une courbure plus ou moins nette ou par l'écartement éventuel des bras des deux côtés du point d'insertion.

Les plus grands chromosomes, au nombre de quatre dans les cas les plus clairs, mesurent 2,5 à 3,0 μ; ils sont souvent courbés au niveau

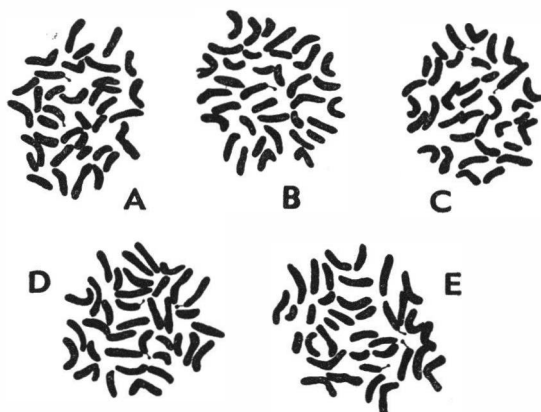


Fig. 7. — Chromosomes somatiques : A, *H. guianensis*. — B, *H. collina*. — C, *H. benthamiana*. — D, *H. brasiliensis*. — E, *H. spruceana*. ($\times 2.000$). Coloration : hématoxyline (A et B); crystal violet (C à E).

du point d'insertion; celui-ci est submédian et détermine deux bras inégaux. Dans certaines métaphases, le grand bras montre parfois un léger rétrécissement (constriction secondaire) près de son extrémité.

D'autres chromosomes, de longueur un peu moindre, ont un centromère subterminal; ils sont droits ou courbés en L, avec un bras beaucoup plus long que l'autre et les deux chromatides souvent divergentes.

Le nombre des satellites visibles n'est pas constant et, dans beaucoup de cellules, on en distingue aucun; il n'y en a jamais plus de quatre. Chez toutes les espèces, les chromosomes satellitifères sont de deux types. Les uns sont assez longs et leur centromère les divise en deux parties inégales, la plus longue portant le satellite. Les autres sont nettement plus courts et le centromère est probablement assez proche de l'origine du filament satellitifère. Chez *H. spruceana*, ces deux types de chromosomes mesurent respectivement 2,0 et 1,6 μ environ. Chaque espèce possède une paire de chacun de ces types : dans une même cellule, on n'en trouve jamais plus de deux de même longueur.

La plupart des chromosomes ont une longueur comprise entre 1,4 et 2,2 μ et sont trop peu différents pour être distingués; certains ont une insertion médiane ou submédiane; d'autres, un centromère subterminal. Les homologues des satellitifères dont les satellites n'apparaissent pas font partie de ce groupe.

On reconnaît enfin, plus ou moins facilement, quatre chromosomes très petits (1,0 à 1,3 μ chez *H. benthamiana* et *H. spruceana*, 1,2 à 1,5 μ chez *H. brasiliensis*), presque ovoïdes, dont le centromère est probablement subterminal.

L'absence de floraison chez *H. minor* a rendu impossible l'étude des chromosomes somatiques dans des plantules issues de graines. Pour connaître le nombre chromosomique de cette plante, nous avons utilisé des frottis de jeunes feuilles, colorés à l'orcéine acétique. Comme les autres *Hevea*, celui-ci possède 36 chromosomes somatiques, apparemment sans caractère particulier.

3. Cellules du tapis.

L'assise interne de l'anthère est formée de cellules binucléées; leurs noyaux sont volumineux et subissent des divisions synchroniques pendant la microsporogénèse. Les mitoses, après coloration au carmin acétique, sont généralement peu claires mais, en prophase, on observe parfois aisément les chromosomes, longs et minces, de structure granuleuse; quatre d'entre eux sont unis au nucléole et montrent parfois, du côté de la liaison au nucléole, un satellite plus ou moins distinct du corps chromosomique (voir fig. 6 M).

B. Microsporogénèse.

La microsporogénèse a été étudiée chez cinq espèces : *H. collina*, *H. guianensis* (un arbre avec un verticille d'anthères et un autre avec deux verticilles irréguliers), *H. benthamiana* (forme à folioles larges), *H. brasiliensis* (clone Tj 16) et *H. spruceana*.

Les boutons floraux ont été fixés dans un mélange d'alcool à 94° (trois parties) et d'acide acétique glacial (une partie), et conservés dans l'alcool à 70°. Le déroulement de la méiose, étudié par frottis à l'acétocarmin, est identique chez toutes les plantes; les observations sont donc rassemblées en une description commune de la microsporogénèse.

Chez les trois dernières espèces, la méiose a lieu quand le bouton mâle est bien développé, tandis que, chez les deux premières, il faut disposer de boutons nettement plus petits et moins différenciés.

1. Début de prophase.

Quand débute la méiose, les sporocytes sont de grandes cellules à cytoplasme abondant, assez facilement dissociables les unes des autres. Le noyau est volumineux et possède un nucléole, le plus souvent unique; parfois, on en distingue deux ou trois. Le noyau est rempli de filaments minces, nombreux et peu colorables, qui lui donnent un aspect granuleux et finement réticulé. Certaines zones du réseau sont plus distinctes et des morceaux de filaments plus épais se perdent dans la masse granuleuse du noyau.

Pendant le début de la prophase (leptotène), le noyau gonfle nota-

blement; le réseau granuleux devient plus lâche, sans que la structure soit plus nette et plus colorable. Ensuite, les épaisissements chromosomiques s'amincissent et disparaissent, tandis que l'on peut suivre le parcours de filaments minces et granuleux, relativement longs. L'écrasement du sporocyte isole plus ou moins quelques chromosomes, mais la plupart restent confondus, totalement ou en partie, dans quelques amas accolés au nucléole ou séparés de lui. En plus du nucléole habituel, on observe parfois quelques gouttelettes d'aspect semblable, probablement composées de la même substance.

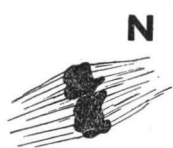
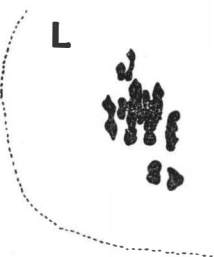
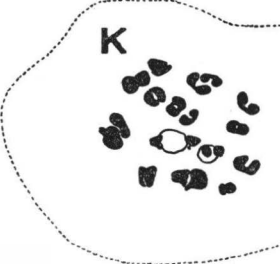
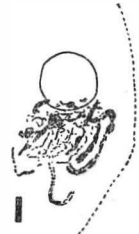
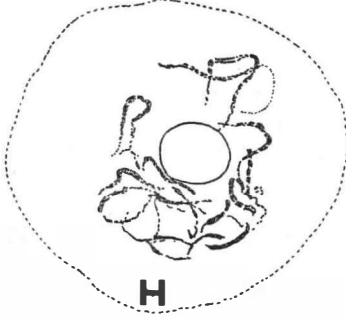
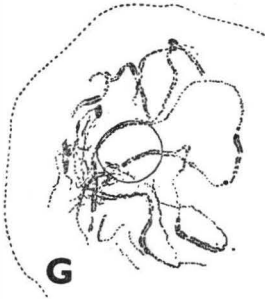
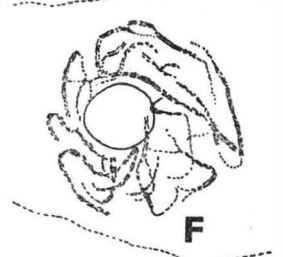
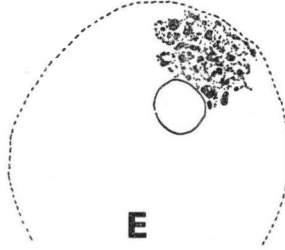
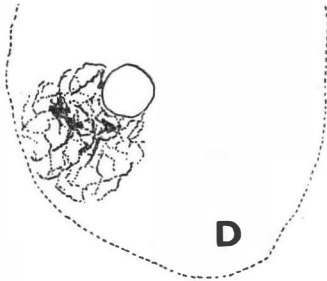
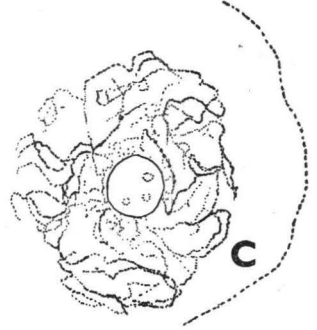
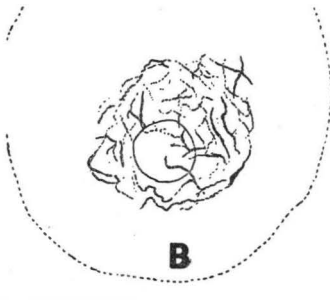
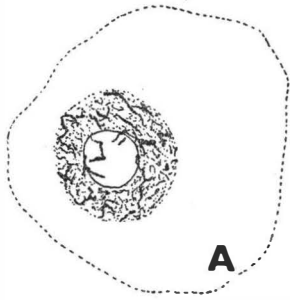
Parmi les chromosomes isolés, certains possèdent une longue zone chromatique médiane et les deux extrémités s'atténuent graduellement dans la substance nucléaire (voir fig. 14 B); d'autres sont chromatiques à une extrémité et deviennent progressivement achromatiques à l'autre extrémité. Dans les deux catégories, de nombreuses zones achromatiques partagent le chromosome en un chapelet de granules colorés. D'autres chromosomes encore sont pratiquement achromatiques.

Le stade suivant de la prophase est confus : les chromosomes se rassemblent et se confondent en une masse très compacte à côté du nucléole; cette masse se réduit en un volume semblable à celui du nucléole. L'examen des stades ultérieurs montre que l'appariement des chromosomes a lieu, du moins en partie, pendant cette contraction; elle correspond donc au zygotène.

Les filaments chromatiques s'écartent ensuite : ils sont moins nombreux, plus épais et plus colorables que précédemment. Les chromosomes suffisamment isolés montrent nettement une structure double : ce sont des bivalents formés de deux filaments parallèles associés. Il n'est pas possible de distinguer les dix-huit bivalents pachyténiques, la plupart restant agglomérés près du nucléole.

Parmi les bivalents dont l'observation est la plus facile, certains, comme les chromosomes en leptotène, ont une région médiane formée de zones chromatiques importantes et très rapprochées. Ces zones sont identiques sur les deux chromosomes de chaque bivalent. La plupart des grandes régions chromatiques sont visiblement composées de nombreux granules élémentaires très rapprochés. On observe souvent, vers le milieu de ces chromosomes, un intervalle achromatique formé de deux filaments très minces; le bivalent est assez fréquemment plié en cet endroit, qui correspond vraisemblablement au centromère. Les deux extrémités de ces bivalents sont peu colorables et indistinctes; elles portent aussi des chromomères mais ils sont de plus en plus espacés et de plus en plus petits.

Fig. 8. — Microsporogenèse de *Hevea benthamiana* : A et B, sporocyte préméiotique. — C, leptotène. — D et E, zygotène. — F à H, pachytène. — I, diplotène. — J et K, diacynèse. — L et M, première prométaphase. — N à P, métaphase. ($\times 1.000$).



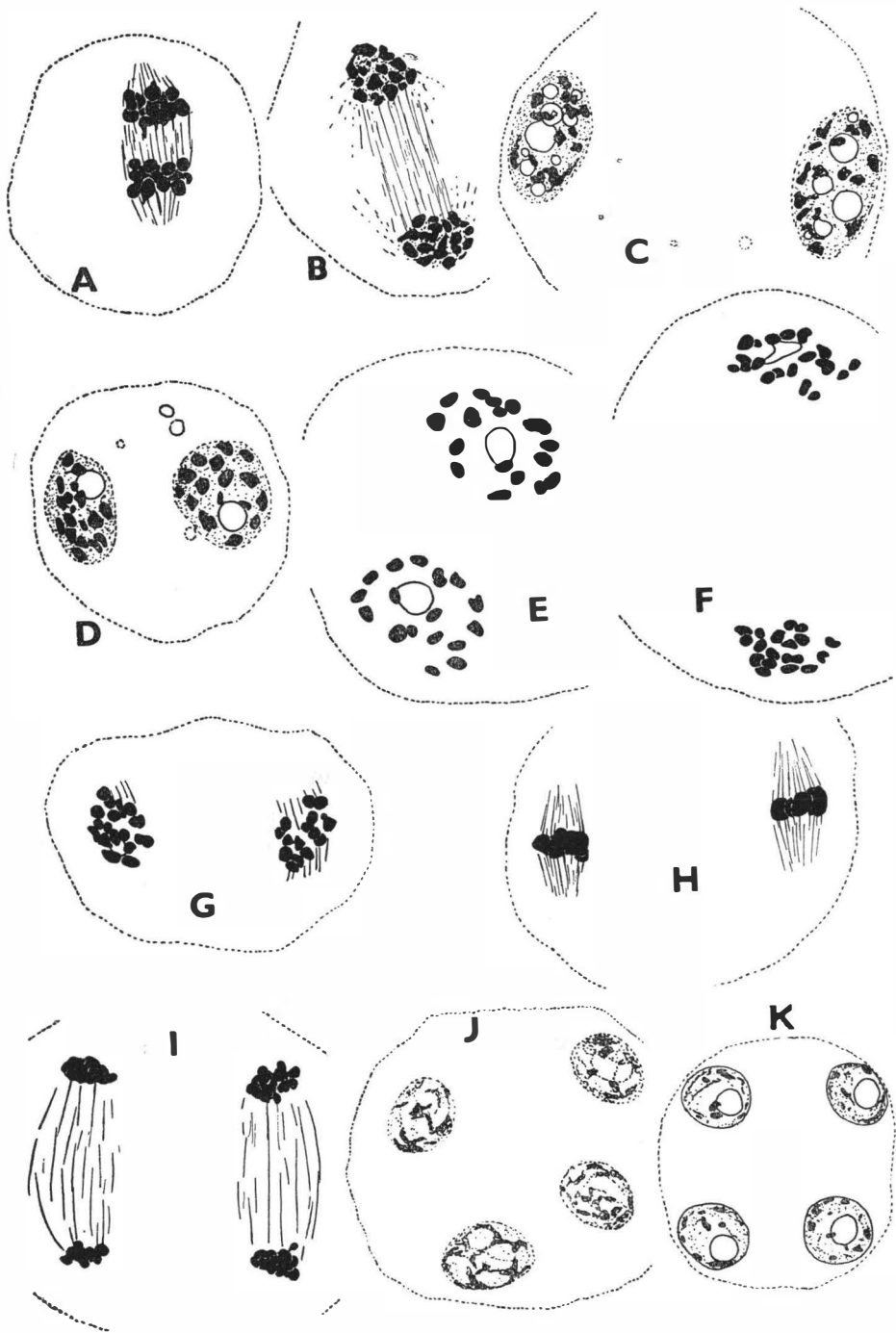




Fig. 10. — A, bivalents pachyténiques chez *H. guianensis*. — B, bivalents pachyténiques chez *H. brasiliensis*. — C, quadrivalent pachyténique chez *H. brasiliensis*. ($\times 2.000$).

D'autres bivalents sont plus courts : ils sont semblables à l'un des bras des plus grands bivalents, tandis que le second bras est remplacé par un seul granule chromatique volumineux et allongé. Le filament double, qui relie ce granule au bras chromosomique principal, constitue probablement un centromère subterminal.

On observe aussi des chromosomes dont les épaisissements chromatiques sont beaucoup moins nombreux et plus écartés les uns des autres; certains sont très courts mais sont peut-être prolongés par une partie achromatique non apparente.

On n'a observé qu'un seul quadrivalent en pachytène (chez *H. brasiliensis*) : quatre chromosomes sont associés en croix et quatre bras chromosomiques homologues sont accolés deux à deux. Des deux côtés des chiasmata, les chromosomes possèdent des granules de même taille, disposés dans le même ordre, mais la longueur des intervalles qui les séparent varie légèrement (fig. 10 C).

Fig. 9. — Microsporogénèse de *Hevea benthamiana* (suite): A, première anaphase. — B, télophase. — C et D, interphase. — E, seconde prophase. — F et G, prométaphase. — H, métaphase. — I à K, seconde télophase. ($\times 1.000$).

La taille des chromomères, leur écartement et leur confluence varient avec l'intensité de la coloration et l'importance de la contraction des chromosomes; celle-ci provoque le raccourcissement et l'épaississement des chromosomes au cours du pachytène et beaucoup de chromomères deviennent indistincts. La fin de ce stade s'observe cependant avec difficulté, car les bivalents se réunissent en une masse presque aussi compacte qu'en zygotène.



Fig. 11. — Chromosomes en fin de pachytène ($\times 2.000$).

Le groupement des chromosomes se prolonge pendant la plus grande partie du diplotène. Vers la fin de ce stade, on distingue pourtant l'un ou l'autre bivalent et, dans quelques sporocytes, leur dispersion dans le noyau est plus précoce (voir fig. 17 D et 19 E). Dans ces bivalents, les deux chromosomes sont écartés l'un de l'autre et ils ne restent unis que par les chiasmas; parfois, ils sont encore accolés sur une certaine distance. Parmi les bivalents observés à ce stade, beaucoup possèdent deux chiasmas; les autres, moins nombreux, en ont un ou trois.

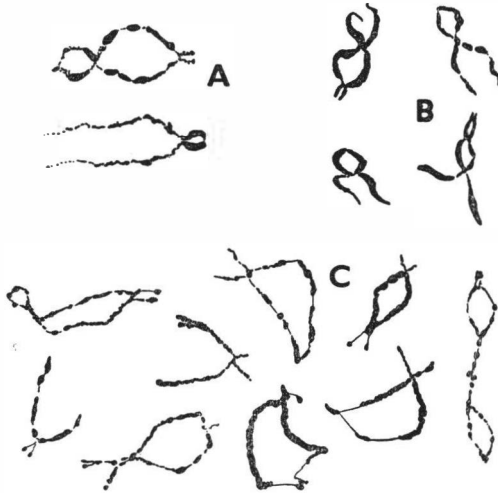


Fig. 12. — Bivalents en diplotène et début de diacynèse : A, chez *H. collina*. — B, chez *H. spruceana*. — C, chez *H. brasiliensis*. ($\times 2.000$).

Les chromosomes sont encore relativement longs; ils montrent des granules chromatiques plus ou moins distincts et des portions filamenteuses. Les deux chromosomes de chaque bivalent ont une structure semblable mais la contraction des régions chromatiques et la longueur des zones achromatiques qui les séparent peuvent être différentes. Les chromatides sont confondues et ne se distinguent, dans quelques bivalents, qu'aux extrémités libres.

2. Diacinese.

Après le diplotène, les chromosomes sont régulièrement dispersés dans le noyau; ils sont courts et épais, leur structure est compacte; les chromomères sont confondus et les zones achromatiques ne s'observent plus; seules leurs extrémités restent minces et étirées quand ils sont unis par un seul chiasma terminal.

Dans la majorité des sporocytes, on compte dix-huit bivalents. Chez toutes les espèces cependant, il existe un pourcentage assez faible de cellules avec un ou plusieurs quadrivalents; ce pourcentage est probablement semblable chez tous les *Hevea* étudiés. Le plus souvent, il n'y a qu'un quadrivalent par cellule; parfois aussi, il y en a deux et, exceptionnellement, trois. On n'a pas vu d'autres associations multivalentes ni d'univalents.

L'estimation de la fréquence des sporocytes avec un, deux ou trois quadrivalents est difficile; elle est en effet peu élevée et l'analyse de nombreuses diacèses serait nécessaire pour obtenir des valeurs précises. L'observation d'un nombre élevé de prophases méiotiques ne suffit pas, car la plupart de celles-ci sont trop peu claires pour permettre la distinction certaine du mode d'association des 36 chromosomes. A première vue cependant, il ne semble pas que la fréquence de ces sporocytes diffère notablement d'une espèce à l'autre.

Dans les bivalents, le nombre de chiasmas varie de un à trois. Les bivalents les plus fréquents sont ceux à deux chiasmas : ceux-ci peuvent être tous deux terminaux ou intercalaires mais, le plus souvent, un seul des chiasmas est terminal et la forme de l'association rappelle la lettre α . Les bivalents à chiasma unique sont surtout fréquents chez les plus petits chromosomes; l'association forme un X si le chiasma est plus ou moins médian, un V s'il est subterminal, et les deux chromosomes globuleux sont reliés par une région mince s'il est terminal. Quand il y a trois chiasmas, deux sont en général terminaux ou subterminaux; parfois aussi, un seul est terminal.

Les quadrivalents sont formés par l'association de quatre chromosomes semblables. Les petits chromosomes donnent très rarement des quadrivalents : dans tous les cas observés, ils sont associés en anneau. L'association de quatre grands chromosomes est plus fré-



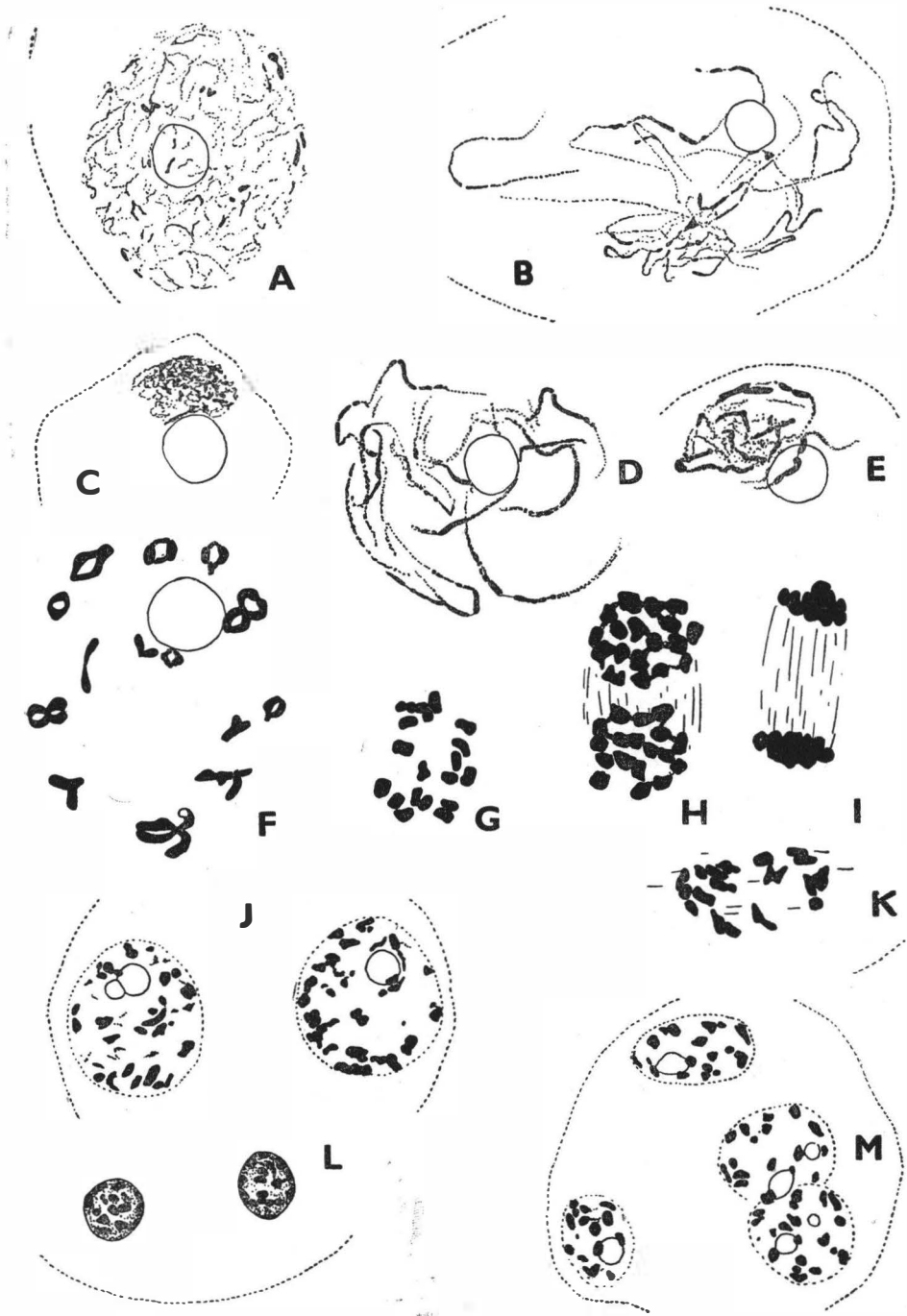
Fig. 13. — Divers aspects des bivalents et quadrivalents chez les *Hevea* en diacinèse. (× 2.000).

quente. Elle peut être de quatre types : disposition en anneau, en 8, en α ou en X. Les deux derniers types correspondent au second, avec un ou les deux chiasmata terminaux en moins. Les quadrivalents en anneau et en X sont nettement plus rares que les deux autres types. On n'a pas observé de quadrivalents en chaîne.

La taille des chromosomes diminue encore pendant la diacinèse et les bivalents sont finalement globuleux. Les chiasmata deviennent presque tous terminaux par suite de la terminalisation et leur nombre diminue. A la fin de ce stade, on ne retrouve pratiquement plus de bivalents avec trois chiasmata et les chiasmata uniques sont aussi nombreux que les doubles. La contraction des dix-huit bivalents n'est pas toujours synchronique et quelques-uns sont souvent en retard par rapport aux autres.

Dans tous les sporocytes, quelques bivalents entourent le ou les nucléoles. La plupart n'y sont nullement associés mais, très souvent, une ou deux paires de chromosomes sont visiblement en contact avec le nucléole; cette connexion est surtout visible quand les chromosomes se trouvent dans le même plan optique que le nucléole : celui-ci est parfois étiré entre les chromosomes, ce qui montre l'existence d'une

Fig. 14. — Microsporogénèse de *Hevea brasiliensis* : A, sporocyte préméiotique. — B, leptotène. — C, zygotène. — D et E, pachytène. — F, diacinèse comprenant trois quadrivalents et douze bivalents. — G, métaphase avec un quadrivalent en chaîne. — H, début de télophase. — I, télophase vue de profil. — J, interphase. — K, un des deux groupes chromosomiques en seconde prométaphase. — L, deux noyaux de seconde télophase. — M, fin de télophase. (× 1.000).



union réelle. Dans certains sporocytes, on observe, à la surface du nucléole, un ou deux corpuscules chromatiques reliés au bivalent par de minces filaments. Ces deux bivalents correspondent aux quatre chromosomes somatiques satellitifères.

La liaison du nucléole avec certains chromosomes existe déjà dans les stades antérieurs mais son observation est beaucoup plus difficile. En zygotène, la masse des chromosomes est condensée contre le nucléole et l'on distingue parfois quelques granules sur la surface nucléolaire. En pachytène, deux bivalents sont terminés par un gros granule accolé au nucléole. Cette observation est cependant très rare, car les bivalents ne sont généralement pas dans le plan du nucléole et la masse des chromosomes obscurcit les figures.

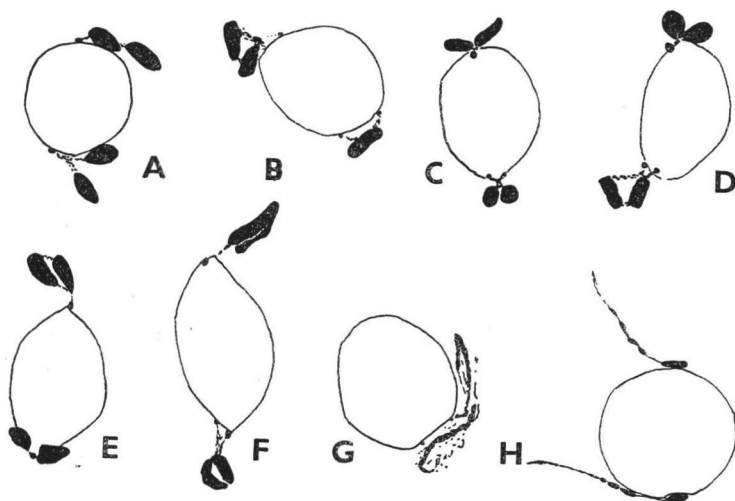


Fig. 15. — Association des chromosomes au nucléole en diacynèse chez : A et B, *H. brasiliensis*. — C et D, *H. benthamiana*. — E et F, *H. spruceana*. — G, en zygotène chez *H. guianensis*. — H, en pachytène chez *H. collina*. ($\times 2.000$).

La prométaphase constitue une transition entre la diacynèse et la métaphase. Pendant ce stade intermédiaire, les chromosomes poursuivent leur contraction. Le nucléole disparaît rapidement, les bivalents s'orientent et les fibres du fuseau apparaissent.

3. Métaphase et anaphase.

Les bivalents orientés en prométaphase se disposent en une plaque à l'équateur du fuseau. Vus du pôle, les chromosomes sont souvent très rapprochés; quand il est possible de les distinguer tous, on observe

des différences de taille entre eux; ils sont fortement colorables et de forme plus ou moins irrégulière.

Il ne semble pas y avoir d'association secondaire : les bivalents de même taille ne montrent aucune tendance nette à se rapprocher.

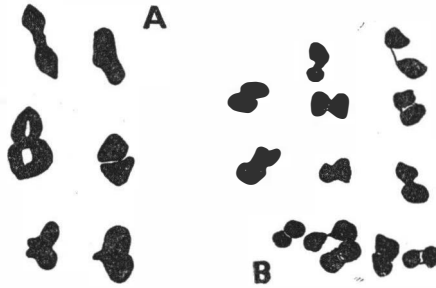


Fig. 16. — Bivalents (et un quadrivalent en 8) en prométaphase et métaphase chez : A, *H. guianensis*. — B, *H. collina*. ($\times 2.000$).

Comme en prométaphase, les bivalents sont formés de deux masses chromatiques compactes séparées par une zone moins colorée ou étirée en forme de filament. Chaque masse est dirigée vers un pôle; elle est parfois atténuée en une pointe reliée aux fibres fusoriales.

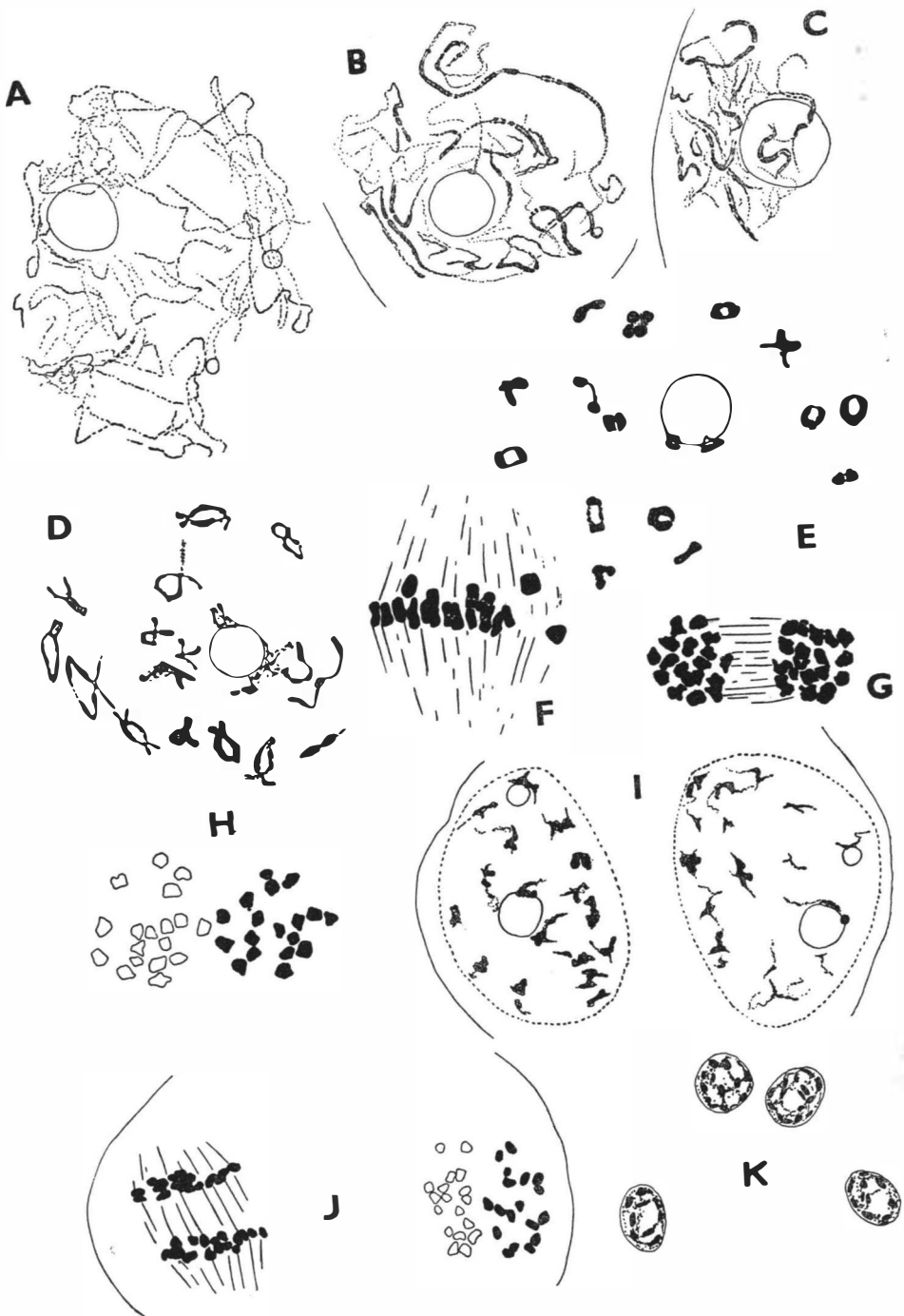
Dans un seul sporocyte (chez *H. brasiliensis*), nous avons observé avec certitude un quadrivalent en métaphase. Il est formé de quatre petits chromosomes associés en chaîne (fig. 14 G). Ce type d'association, qui n'a pas été observé en diacinèse, provient peut-être d'un quadrivalent en anneau, ouvert par la rupture d'un chiasma. Dans les métaphases vues de profil, il est impossible de voir si les chromosomes rapprochés forment deux bivalents ou un quadrivalent.

La dissociation anaphasique est régulière et synchronique. Il est très rare qu'un bivalent tarde à se séparer et reste plus longtemps à l'équateur du fuseau.

4. Télaphase et interphase.

Pendant leur mouvement anaphasique, les chromosomes ont un contour moins régulier qu'en métaphase. De légères indentations montrent que leur déchromatinisation superficielle a déjà commencé quand ils parviennent aux pôles du fuseau. Ils se réunissent par des anastomoses plus ou moins larges et peu colorables, puis se groupent, à chaque extrémité du fuseau, en un amas très dense.

Le noyau télaphasique se forme par gonflement des amas polaires : dans une substance achromatique, limitée par une membrane nucléaire d'abord peu distincte, on retrouve, avec difficulté, 18 chromosomes



encore relativement compacts; les anastomoses sont moins colorées et partiellement rompues. La plupart des chromosomes, peut-être tous, sont à la périphérie du noyau; à leur contact, apparaissent des gouttelettes de substance nucléolaire qui confluent plus tard en deux nucléoles sphériques, puis parfois en un seul.

L'interphase qui sépare la division hétérotypique de l'homotypique est caractérisée par l'évolution importante des noyaux télophasiques dont l'aspect finit par rappeler celui des noyaux somatiques interphasiques.

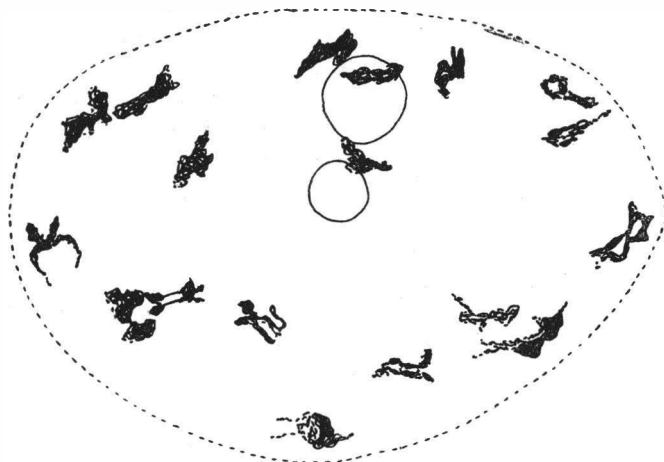


Fig. 18. — Noyau interphasique (*Hevea collina*) ($\times 2.000$).

En général, les 18 chromosomes télophasiques ne restent pas tous discernables : leur chromatocité diminue fortement; certaines parties des chromosomes s'atténuent plus que les autres et ils peuvent ainsi sembler remplacés par plusieurs petits chromocentres, en réalité réunis par des filaments ou des zones moins colorables. Certains chromosomes deviennent totalement achromatiques et d'autres restent unis par des anastomoses. Ces disparitions, regroupements et fractionnements apparents expliquent qu'il est rare de retrouver, dans les noyaux interphasiques, les 18 chromosomes de la télophase. Cette évolution varie suivant les noyaux, et le nombre de chromocentres n'est pas constant.

Fig. 17. — Microsporogénèse de *Hevea collina* : A, leptotène. — B et C, pachytène. — D, fin de diplotène ou début de diacynèse. — E, diacynèse avec un quadrivalent. — F, première métaphase. — G et H, fin d'anaphase. — I, interphase. — J, seconde anaphase. — K, télophase. ($\times 1.000$).

La forme de certains chromocentres montre qu'ils sont formés de deux chromatides réunies par quelques points. Ces chromocentres interphasiques rappellent des bivalents dont les chromosomes sont réunis par un ou plusieurs chiasmas.

Aucune paroi cellulaire ne se forme dans le fuseau téléphasique et les deux noyaux restent dans une même cellule.

5. Seconde division.

Cette division ne présente aucun caractère spécial et se déroule, pour chacun des noyaux interphasiques, comme une mitose somatique quelconque. Seules, deux différences mineures sont à signaler : le clivage précoce des chromosomes, qui s'observe dès avant la prophase, et la forme des chromosomes prophasiques et métaphasiques.

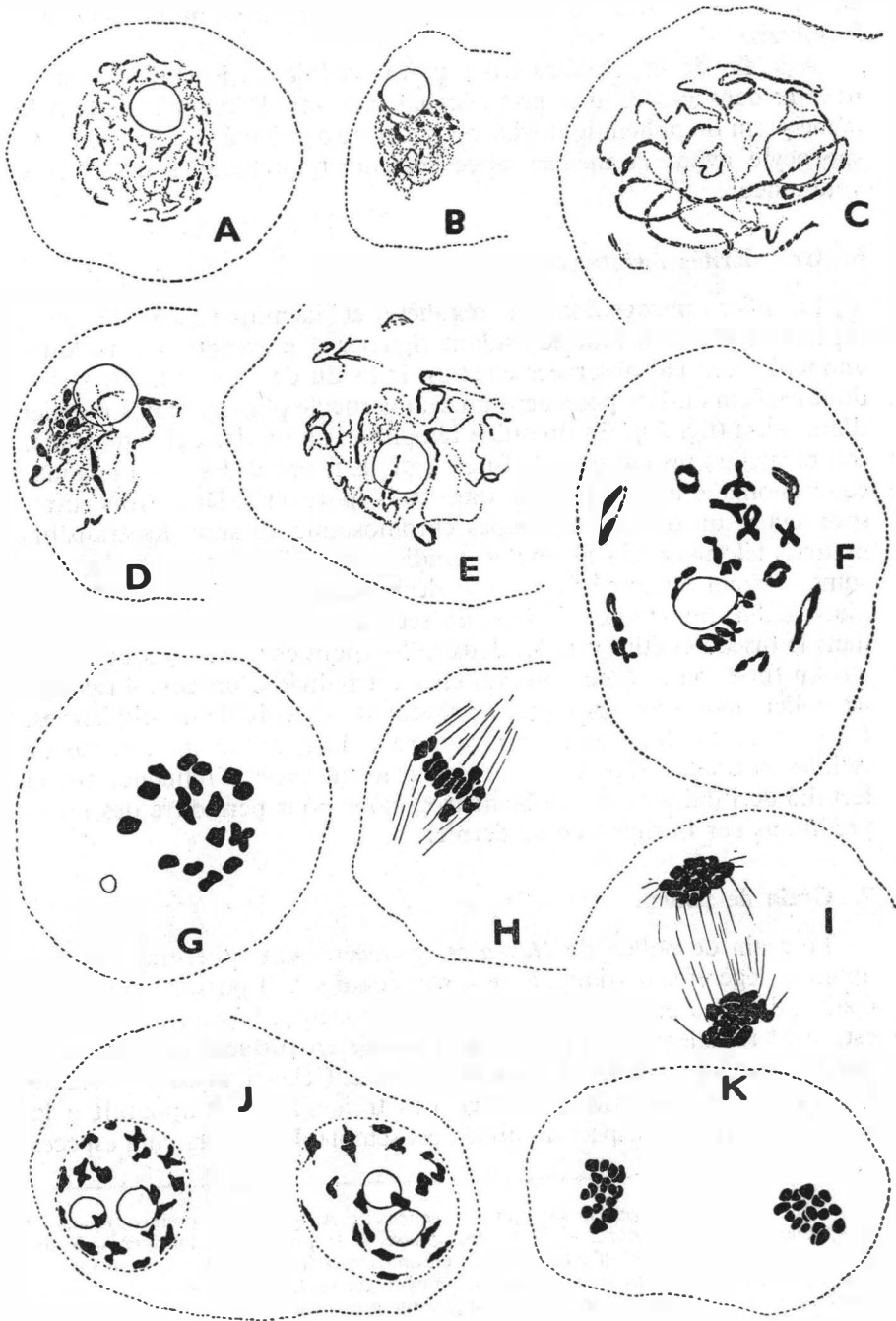
En prophase, les 18 chromosomes s'individualisent dans les noyaux interphasiques, deviennent très colorables et se contractent fortement; ils deviennent globuleux et leur forme est variée. Certains sont associés aux nucléoles jusqu'à la disparition de ceux-ci. Le clivage des chromosomes, qui n'apparaît plus en prophase, redevient parfois visible en prométaphase.

En métaphase, les fuseaux sont orientés parallèlement, perpendiculairement ou de façon quelconque l'un par rapport à l'autre. Les chromosomes sont assez étroitement groupés mais leur faible taille et leur compacité permettent souvent une numération exacte en vue polaire.

Les fuseaux anaphasiques s'allongent fortement et les quatre amas chromosomiques de la téléphase sont largement écartés dans une cellule unique.

Comme en première téléphase, les chromosomes s'unissent par des anastomoses peu colorables, ils se renflent et perdent peu à peu leur chromaticité, tandis qu'apparaissent la paroi nucléaire et les nucléoles; le nombre de ceux-ci est variable (voir fig. 22), mais presque toujours assez élevé (jusqu'à douze); certains sont très petits et la plupart sont accolés à un ou plusieurs chromocentres, comme de petites vésicules; d'autres passent certainement inaperçus. Ils confluent ensuite en un ou deux nucléoles auxquels restent unis un ou deux chromocentres; ceux-ci montrent parfois un petit satellite fixé à la surface nucléolaire. On retrouve 18 chromocentres dans certains noyaux mais, le plus souvent, le nombre est différent : les uns disparaissent, d'autres se fractionnent

Fig. 19. — Microsporogenèse de *Hevea spruceana* : A, sporocyte préméiotique. — B, contraction des filaments en zygotène. — C, pachytène. — D, seconde condensation chromosomique à la fin du pachytène. — E, zygotène. — F et G, début et fin de diacinèse. — H, première métaphase. — I, téléphase. — J, interphase. — K, seconde prométaphase. ($\times 1.000$).



en plusieurs parties ou sont tellement rapprochés qu'ils semblent fusionnés.

A la fin de la télophase, des parois cellulaires isolent les quatre noyaux dans des cellules groupées en une tétrade régulière. Dans le jeune grain de pollen, le noyau est granuleux-réticulé, comme celui du sporocyte avant la méiose, avec seulement quelques granules plus volumineux.

6. Irrégularités méiotiques.

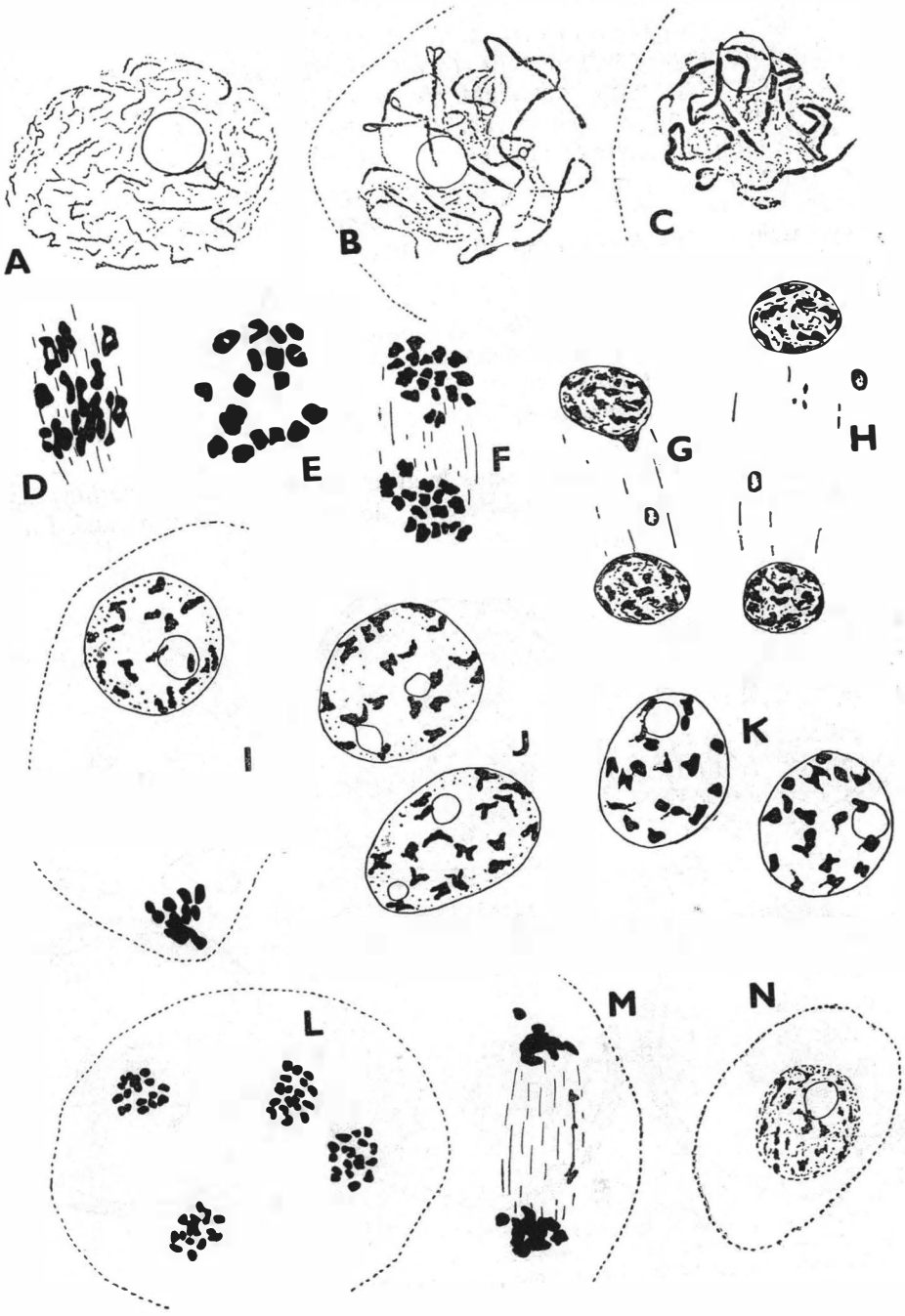
La microsporogénèse est régulière et identique chez les cinq espèces étudiées. Il faut cependant signaler une exception : quelques anomalies ont été observées chez un individu de *H. guianensis* (arbre dont les fleurs mâles possèdent un seul verticille plus ou moins régulier d'anthers) (fig. 20). En première télophase, un ou deux chromosomes (ou bivalents) restent dans le fuseau, où ils forment des micronoyaux : cette anomalie a été observée dans trois sporocytes. Dans trois autres sporocytes, un des deux groupes chromosomiques subit les transformations télophasiques normales, tandis que, dans l'autre, les chromosomes restent agglomérés sans se déchromatiser. En seconde anaphase enfin, on a observé, dans un seul cas, un chromosome restant dans le fuseau et étiré vers les deux pôles (pont chromosomique).

Au total, on a donc observé, chez cet individu, un comportement irrégulier dans sept sporocytes provenant de trois fleurs différentes. Ce nombre est très faible par rapport à la quantité importante de cellules normales. Ces anomalies ne peuvent avoir d'influence sur la fertilité de l'individu et semblent trop rares pour permettre des interprétations sur l'origine de ce dernier.

7. Grain de pollen.

Le grain de pollen de *Hevea* est grossièrement sphérique, un peu aplati et légèrement triangulaire à son équateur. Il possède une paroi épaisse de 2,5 μ environ, formée de deux couches. L'extérieure (exine) est striée radialement et finement ponctuée en surface; elle est interrompue par trois sillons où apparaît l'intine. Celle-ci, aussi importante que l'exine, est épaissie au milieu des trois sillons et apparaît à la surface du grain. L'aspect du pollen est semblable chez les cinq espèces

Fig. 20. — Microsporogénèse de *Hevea guianensis* : A, sporocyte préméiotique. — B, leptotène. — C, pachytène. — D, prométaphase. — E, première métaphase. — F, fin d'anaphase. — G et H, télophase : perte de chromosomes formant des micronoyaux. — I, interphase : noyau normal et chromatine condensée. — J, interphase. — K, seconde prophase. — L, anaphase. — M, pont chromosomique en seconde télophase. — N, microspore haploïde. ($\times 1.000$).



de *Hevea*. Les sillons sont plus ou moins marqués: ils sont en général très nets chez *H. guianensis* et *H. brasiliensis*, moins apparents chez *H. benthamiana* et surtout chez *H. collina* et *H. spruceana*. La constance de ce caractère n'est cependant pas parfaite. La paroi est probablement un peu moins épaisse chez *H. brasiliensis*.

La taille des grains de pollen varie très peu à l'intérieur de l'espèce et il n'y a pratiquement pas de différence entre leur diamètre moyen chez les divers *Hevea* (sauf peut-être pour *H. benthamiana*, dont les grains de pollen sont un peu plus petits) :

| | |
|----------------------------------|------------|
| <i>H. collina</i> | 37,7 μ |
| <i>H. guianensis</i> | 38,1 μ |
| <i>H. benthamiana</i> | 36,1 μ |
| <i>H. brasiliensis</i> | 38,2 μ |
| <i>H. spruceana</i> | 38,2 μ |

HEUSSER [1919] a trouvé dans le grain de pollen de *H. brasiliensis* deux noyaux de taille un peu différente : le végétatif et le génératif. En

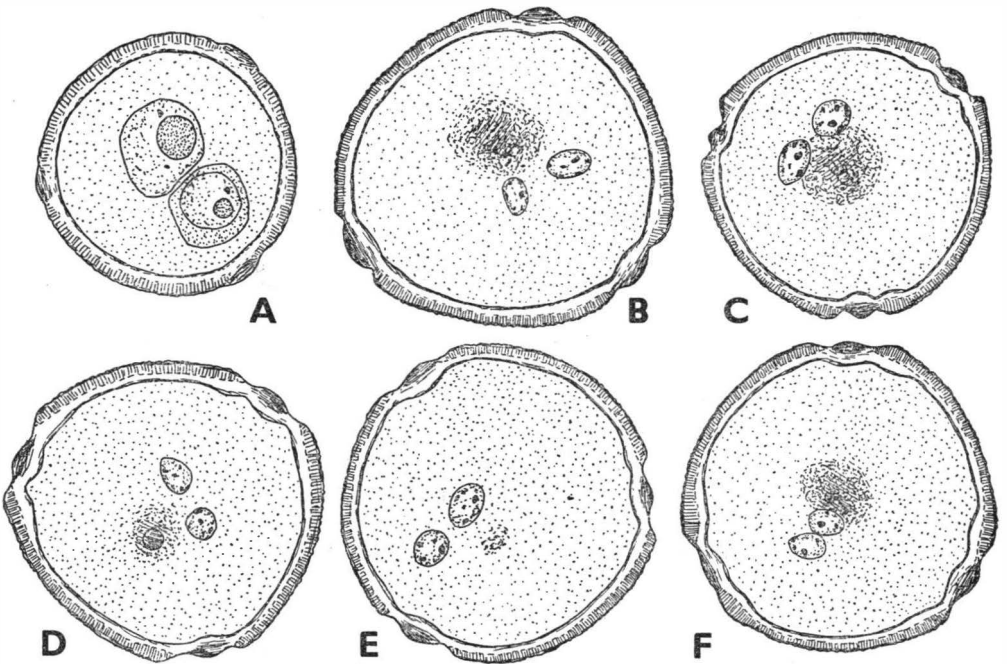


Fig. 21. — Grains de pollen de *Hevea* : A, pollen de *H. collina*, deux jours environ avant la floraison: noyaux végétatif et génératif. — B à F, pollen mûr avec deux noyaux génératifs et quelques traces du végétatif chez *H. collina*, *H. guianensis*, *H. benthamiana*, *H. brasiliensis* et *H. spruceana*. ($\times 1.000$).

réalité, chez cet *Hevea* et chez les autres espèces, le grain de pollen mûr possède deux noyaux semblables, ovoïdes et de petite taille (5-6 μ), sans nucléole visible, avec de nombreuses granulations chromatiques. Ces deux noyaux sont les gamètes mâles qui proviennent de la division précoce du noyau génératif avant l'émission du pollen. Le noyau végétatif a presque toujours disparu à la floraison; il n'en reste que quelques traces, parfois un nucléole.

Environ deux jours avant la floraison, le grain de pollen possède un noyau végétatif assez volumineux (12 μ), avec un nucléole bien visible et un noyau génératif à peu près semblable mais plus petit, isolé par une paroi dans une petite cellule (fig. 21 A). Après la division du second noyau, le végétatif dégénère et la paroi cellulaire n'apparaît plus.

C. Discussion.

1. Nombre chromosomique.

Le nombre de chromosomes est connu chez plusieurs espèces de *Hevea*. Dès 1919, HEUSSER signalait 8 chromosomes haploïdes à la microsporogénèse de *H. brasiliensis*. Ce chiffre n'est probablement pas exact, mais il est possible que cet auteur ait observé une forme à 18 chromosomes somatiques.

En 1931, BANGHAM a dénombré 34 chromosomes somatiques chez *H. brasiliensis*, ainsi que chez *H. collina*, *H. guianensis* et *H. spruceana*; en outre, chez *H. brasiliensis*, il a observé 17 chromosomes à la méiose.

RAMAER [1935] a trouvé 36 chromosomes dans les cellules somatiques et 18 à la méiose chez ces quatre espèces, ainsi que chez les hybrides de *H. collina* \times *H. brasiliensis* et de *H. spruceana* \times *H. brasiliensis*.

C'est aussi ce nombre que PERRY [1943] signale pour *H. brasiliensis* et *H. spruceana*; il pense que les numérations de BANGHAM [*op. cit.*] sont incorrectes, car il n'y a pas de séries à nombre de base 17 chez les Euphorbiacées; il n'exclut cependant pas la possibilité de deux races à nombres chromosomiques différents.

En 1946, MENDES a vérifié le nombre chromosomique de *H. brasiliensis* et *H. spruceana*.

BALDWIN [1947a] a étudié d'autres espèces : il a compté 36 chromosomes dans de jeunes feuilles de *H. rigidifolia*. Chez *H. pauciflora*, BALDWIN [1947b] a trouvé 18 chromosomes somatiques dans du matériel prélevé sur un arbre, mais des graines récoltées au même endroit ont donné des plantules à 36 chromosomes. *H. guianensis* possède en général 36 chromosomes; cependant, à Belterra (Brésil), un clone

accuse 54 chromosomes somatiques. Sa méiose est très irrégulière: bivalents et univalents en diacinèse, anaphase non synchronique, tétrades presque toutes anormales, microspores très petites.

La méiose de *H. brasiliensis* a été étudiée par WARMKE [1950a]: les chromosomes s'apparient régulièrement en dix-huit bivalents; il n'y a pas de multivalents, d'univalents, ni de ponts anaphasiques ou non-disjonction.

Nos observations confirment les numérations de RAMAER, PERRY, MENDES et BALDWIN pour les quatre espèces examinées par eux et par nous. Quant à *H. benthamiana* et *H. minor*, leurs chromosomes semblent ne pas avoir été dénombrés jusqu'ici; nous avons vu qu'ils possèdent aussi 36 chromosomes somatiques.

2. Polyplôïdie.

RAMAER [1935] trouve le nombre 18 assez élevé mais le considère cependant comme le nombre de base du genre. Au contraire, PERRY [1943] pense que les espèces de *Hevea* à 18 chromosomes méiotiques sont des tétraploïdes. Son opinion se fonde sur les autres nombres chromosomiques connus chez les Euphorbiacées, sur les observations de HEUSSER [1919] et sur l'existence des multivalents observés par RAMAER [*op. cit.*] à la méiose, chez des formes stériles et hybrides. C'est aussi l'opinion de PADDOCK [1943] et de BALDWIN [1947a]; celui-ci estime que le nombre chromosomique 36, habituel chez les *Hevea*, est tétraploïde. En effet, les observations méiotiques chez la forme à 54 chromosomes de *H. guianensis* montrent qu'elle est hexaploïde et non triplôïde.

Chez *H. brasiliensis*, au cours d'observations préliminaires réalisées à Yangambi [XXX, 1954], il a été trouvé un ou deux quadrivalents dans certains sporocytes diacinétiques; ces associations témoignent en faveur de l'origine tétraploïde de l'espèce.

L'étude détaillée des chromosomes somatiques et de la méiose fournit plusieurs indices en faveur de la tétraploïdie des espèces de *Hevea*.

Si le nombre de base primitif est 9, on doit trouver dans chaque métaphase somatique neuf groupes de quatre chromosomes semblables et, en méiose, neuf paires de bivalents comparables. En réalité, ces observations sont assez difficiles et imprécises et l'on ne retrouve assez régulièrement ces homologues que pour les chromosomes les plus caractéristiques: les plus longs, les plus courts et les satellitifères.

La présence de quatre chromosomes satellitifères et nucléolaires est un indice de l'origine tétraploïde des plantes, mais ne constitue toutefois pas une preuve irréfutable car si, généralement, un chromo-

some satellitifère est associé à chaque complément chromosomique haploïde, on connaît des exceptions à cette règle [MENSINKAI, 1939; DE WET, 1953].

L'association, assez rare mais régulière, des chromosomes en quadrivalents à la prophase méiotique est la meilleure preuve de l'origine tétraploïde des cinq espèces de *Hevea* étudiées. Elle montre que ces chromosomes sont partiellement homologues; l'homologie n'est pas limitée à un seul groupe de chromosomes : on trouve en effet jusqu'à trois quadrivalents dans un même sporocyte et ces associations peuvent être de taille différente.

L'existence d'individus à 18 chromosomes somatiques n'est pas une preuve de la tétraploïdie des plants normaux car, chez beaucoup d'espèces, des mutants haploïdes apparaissent spontanément. Ces plants à 18 chromosomes ne peuvent apporter une preuve de la tétraploïdie des *Hevea* que si leurs chromosomes s'apparient à la méiose.

Les *Hevea*, du moins les espèces étudiées, sont des tétraploïdes naturels. Le doublement chromosomique peut s'être produit spontanément chez une espèce ancestrale ou chez un hybride diploïde. L'étude du comportement méiotique des chromosomes est d'un grand intérêt pour savoir si une forme est auto- ou allopolyploïde.

Pour MÜNTZING [1936], la présence de multivalents est le critère qui indique l'autopolyploïdie; chez les allopolyploïdes, tous les chromosomes s'associent en bivalents; il estime que beaucoup de formes polyploïdes naturelles sont des autopolyploïdes. Si l'on admet ce point de vue, il faut classer les cinq espèces de *Hevea* dans cette catégorie, puisque des quadrivalents s'observent chez chacune.

Cependant, UPCOTT [1939] fait remarquer que, dans la nature, il n'y a pas de distinction nette entre auto- et allopolyploïdes : beaucoup sont intermédiaires. Entre les auto- et allopolyploïdes stricts, STEBBINS [1947] distingue des allopolyploïdes segmentaux, dont les génomes ont en commun une grande partie de leurs segments chromosomiques : les multivalents y sont moins fréquents que chez les autopolyploïdes.

Certains auteurs estiment que la présence et la fréquence des multivalents chez les polyploïdes naturels est un critère insuffisant pour la distinction des auto- et allopolyploïdes. Suivant DARLINGTON [1937], certaines plantes peuvent perdre les caractères de l'autopolyploïdie à la suite de modifications de la structure des chromosomes. GILLES et RANDOLPH [1951] montrent cette tendance vers l'association des chromosomes en bivalents chez du maïs autotétraploïde. En effet, ils observent une réduction de la fréquence des quadrivalents entre la première génération et la dixième. Chez les polyploïdes naturels de

Solanum, la comparaison de la fréquence des multivalents ne fournit pas de renseignements intéressants sur l'origine des espèces [GILLES, 1955].

Actuellement, on admet en général que l'allopolyploïdie a joué un rôle prédominant dans l'évolution des végétaux. Par suite des dissociations très larges auxquelles ils donnent lieu, les allopolyploïdes segmentaux en particulier sont la source de nombreuses formes adaptables à des milieux divers [STEBBINS, 1947]. Dans la nature, la polyploïdie est presque toujours associée à l'hybridation; un grand nombre de genres et même de groupes supérieurs doivent avoir une origine polyploïde et donc, en grande partie, hybride [STEBBINS, 1947, 1956]. L'autopolyploïdie ne produit pas de modifications très importantes et n'augmente pas la variabilité; on ne peut lui attribuer que l'apparition de formes nouvelles et de quelques espèces isolées.

ATWOOD et GRUN [1951] ont observé chez *Medicago sativa* un à quatre quadrivalents par sporocyte, et la fréquence de ces associations est comparable à celle que nous avons vue chez *Hevea*. Ils pensent que *Medicago* est un allopolyploïde segmental.

Il faut vraisemblablement considérer aussi les *Hevea* comme des allopolyploïdes provenant d'un croisement entre deux formes voisines. Le complément chromosomique de ces espèces s'est formé par l'union de deux génomes d'origine inconnue, qui ont, en commun, des segments chromosomiques; ces segments homologues permettent l'association de certains chromosomes en quadrivalents. L'homologie des génomes de base est cependant imparfaite; la fréquence des quadrivalents est faible, trop peu importante pour signifier l'autopolyploïdie. L'origine hybride du caryotype se manifeste aussi par la longueur différente des deux paires de chromosomes satellitifères. L'homologie entre ces deux paires est probablement moindre que pour d'autres et il semble que les chromosomes nucléolaires ne forment jamais de quadrivalents en méiose.

3. Groupement prophasique des chromosomes à la méiose.

L'agglomération des chromosomes méiotiques contre le nucléole, pendant le stade zygotène, n'est pas un phénomène propre aux *Hevea*; elle a été signalée chez plusieurs autres plantes. On lui a donné parfois le nom de synapsis ou, plus fréquemment, de synzesis, le premier terme étant plutôt réservé pour désigner l'association des chromosomes en bivalents. Cependant, si ce phénomène n'est pas rare, son caractère naturel est discuté, les uns le considérant comme un stade normal et même très important de la méiose chez certaines plantes, d'autres, au contraire, attribuant son apparition à la fixation du matériel.

En 1910 déjà, KUWADA signalait l'agglomération étroite des fila-

ments chromatiques chez *Oryza sativa* et il la considérait comme probablement naturelle; il confirmait cette opinion par des observations réalisées sur le vivant par SARGANT et d'autres auteurs. Chez *Crotalaria juncea* aussi, le réseau se contracte de façon uniforme d'un côté de la cellule; cette contraction ne doit pas être un artefact de fixation, puisque le matériel convenablement fixé par différents fixateurs présente toujours le même aspect [BANERJI et SAMAL, 1936].

L'affaissement des filaments sur le nucléole ou sur le côté du noyau (zygotène et fin du diplotène) s'observe dans les cellules vivantes et il est caractéristique du stade d'appariement chez certains organismes, surtout les végétaux; cette contraction est accentuée par un traitement drastique [DARLINGTON, 1931].

Chez *Zea mays*, les filaments zygoténiques sont rassemblés en un groupe dense contre le nucléole [RHOADES, 1950]. Chez cette plante, le groupement ou l'étalement des chromosomes (au stade de pachytène, selon RANDOLPH [1948]) dépend de la nature génétique de la lignée étudiée [WELLWOOD et RANDOLPH, 1957]. L'observation de la microsporogénèse chez plusieurs lignées, dans leur descendance et chez leurs hybrides, laisse supposer que plusieurs gènes sont responsables de ce caractère. Les variations de température, de la proportion d'alcool et d'acide acétique dans le fixateur et le moment de la fixation influencent peu la qualité des figures pachyténiques [RANDOLPH, *op. cit.*].

Chez les *Linaria*, il est difficile de ne pas admettre que le synzinesis représente une étape de la méiose : on peut suivre dans un même sac pollinique tous les stades de l'affaissement des chromosomes [EICHORN, 1950].

Le synzinesis existe aussi chez *Capsicum annuum*, où le reticulum se condense en un amas serré, embrouillé et indéchiffrable, et persiste dans ce stade pendant un temps assez long [VAZART, 1951].

SWANSON [1957] signale la présence du synzinesis chez *Allium* et pense que cette disposition particulière des chromosomes prophasiques pourrait être en relation avec une attraction entre le centrosome et les extrémités chromosomiques. La polarisation des chromosomes est moins fréquente chez les végétaux que dans certains groupes animaux, peut-être parce que le centrosome ne s'observe pas chez les plantes.

DANGEARD [1947] estime que le synzinesis est une structure artificielle : entre le leptonema et le pachynema, le noyau est très sensible aux causes d'altération qui peuvent agir sur lui et les chromosomes s'effondrent facilement en un granule très tassé. C'est à tort que l'on a attaché une grande importance à ce stade; néanmoins, il est bon de citer cette apparence rencontrée au cours de la prophase.

Quant à la seconde condensation des chromosomes, avant la

diacinèse, elle est plus rarement mentionnée; elle s'observe chez *Crotalaria juncea* [BANERJI et SAMAL, 1936] et chez *Capsicum annum*, où elle est moins intense que la première [VAZART, 1951]. Elle est aussi signalée par DANGEARD [1947].

A part quelques observations déjà anciennes réalisées sur le vivant, observations rarement rappelées et qui n'ont pas été renouvelées, aucune étude n'a prouvé de façon définitive que l'agglomération zygoténique des chromosomes est un phénomène naturel. L'utilisation de nombreux fixateurs, considérés comme excellents et produisant tous le même effet, ne garantit pas que la fixation n'ait aucune influence. Quant à l'action de gènes sur la condensation des chromosomes chez certains individus, elle peut donner lieu à une sensibilité différente des noyaux vis-à-vis du fixateur. Par contre, il n'est pas prouvé non plus que l'agglomération des chromosomes n'est pas naturelle chez certaines espèces.

Nous n'avons entrepris aucune expérience pour expliquer les observations réalisées à la méiose; celles-ci n'apportent donc aucune confirmation à l'une ou à l'autre hypothèse. Même s'il était démontré que ce phénomène n'existe pas dans le déroulement normal de la microsporogénèse, il serait illogique de ne pas signaler les observations faites après fixation, puisque, quelle qu'en soit la cause, la condensation des chromosomes dans les sporocytes fixés est un caractère propre à l'espèce ou à l'individu.

4. Liaisons chromosomes-nucléoles.

L'association des chromosomes aux nucléoles est très fréquente à plusieurs stades de la mitose et de la méiose.

A la prophase somatique, dans les pointes des racines, des chromosomes sont reliés par une extrémité au nucléole; cette extrémité est parfois différenciée en un satellite. Leur nombre est variable mais ne dépasse pas 4 : il y a quatre chromosomes nucléolaires mais certains peuvent se libérer au cours de l'interphase. Cette liaison chromosomes-nucléole persiste souvent en métaphase, où le petit globule nucléolaire est relié à un ou plusieurs nucléoles.

Les chromosomes nucléolaires s'observent clairement aussi en prophase, dans les noyaux volumineux du tapis des anthères.

En télophase, l'apparition des nucléoles est difficile à étudier; dans les cas les plus clairs, on voit apparaître, au contact de quelques chromosomes, quatre amas de substance nucléolaire, qui confluent rapidement; plusieurs corpuscules chromatiques, quatre au maximum, persistent à la surface du nucléole dans le noyau au repos.

La situation est semblable en méiose, mais plus claire en raison de la grande taille des noyaux et de l'écrasement artificiel des sporocytes.

En première prophase, les quatre chromosomes satellitifères, réunis en deux bivalents, sont souvent liés au nucléole mais l'un, ou même les deux bivalents, peuvent être libérés. La réapparition des nucléoles en télophase I et II s'observe parfois clairement : les anastomoses entre chromosomes disparaissent, les chromocentres se décolorent et des globules nucléolaires apparaissent au contact de ceux-ci. En général, deux à quatre nucléoles de dimensions assez semblables prennent

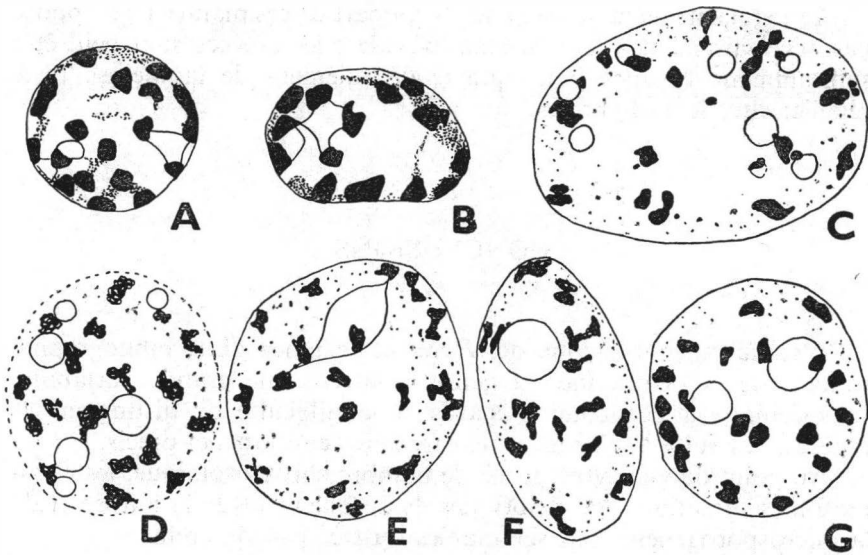


Fig. 22. — Noyaux de seconde télophase chez : A à C et G, *H. brasiliensis*. — D, *H. collina*. — E et F, *H. guianensis*. ($\times 2.000$).

naissance à la fin de la télophase. Parfois cependant, leur nombre est beaucoup plus élevé et variable; leur taille est très diverse et certains sont à peine visibles. La première apparition des nucléoles n'est donc pas toujours exclusivement liée aux chromosomes nucléolaires; plus tard cependant, les globules confluent en quelques nucléoles auxquels certains chromocentres seulement restent associés.

5. Affinités et hybridation naturelle.

Au point de vue cytologique, les espèces de *Hevea* sont très voisines et il est probable que les croisements artificiels soient réalisables entre elles. Dans le matériel observé, plusieurs plantes présentent des caractères intermédiaires entre deux espèces. La microsporogénèse a été étudiée chez plusieurs plants de *H. guianensis* avec anthères nombreuses

et chez *H. collina* avec caractères de *H. spruceana*. Leur méiose est, en général, régulière et semblable à celle des autres plants. Quelques anomalies seulement ont été observées chez un individu de *H. guianensis*. Il ne semble pas qu'elles soient nécessairement liées à l'origine hybride, car elles sont très rares; ces observations ont été faites chez une des plantes dont les fleurs mâles rappelaient le plus le type spécifique, tandis que la méiose était parfaitement normale dans les fleurs possédant le nombre le plus élevé d'étamines.

La régularité de la méiose chez la plupart de ces plantes ne s'oppose pas nécessairement à leur origine hybride : les espèces sont peut-être suffisamment voisines pour que le déroulement de la méiose reste régulier chez leurs hybrides.

CONCLUSIONS

L'étude morphologique des *Hevea* et l'examen de la bibliographie traitant de la taxonomie du genre montrent une grande variabilité subsécifique à beaucoup d'égards et la difficulté de distinguer les espèces, par suite de l'absence de caractères constants et précis.

Au point de vue cytologique, le nombre chromosomique, les chromosomes somatiques et méiotiques, le déroulement de la mitose et de la microsporogénèse sont semblables ou très peu différents.

La découverte de nombreux hybrides naturels en Amazonie est une autre indication de la parenté étroite existant entre les principales espèces.

Nous pouvons donc admettre avec SCHULTES [1949] que le genre *Hevea* est géologiquement jeune, encore en évolution, et il serait peut-être logique de considérer, comme le suggère BALDWIN [1947a], qu'il est constitué d'une espèce dont les formes sont nombreuses.

Les *Hevea* proviennent vraisemblablement d'un croisement entre deux espèces inconnues à 18 chromosomes somatiques, croisement suivi d'un doublement spontané du nombre chromosomique chez l'hybride. Les deux génomes réunis par hybridation sont relativement voisins : on retrouve, chez l'amphidiploïde, au moins quelques chromosomes en quadruple exemplaire et leur homologie est suffisante pour permettre leur association en quadrivalents à la prophase méiotique.

Les différences entre les génomes sont cependant assez importantes et ces tétraploïdes naturels ne montrent pas les caractères de l'autopolyploïdie. Les deux types différents de chromosomes satellitifères proviennent peut-être des deux génomes primitifs.

Il est peu probable que plusieurs croisements différents, entre plus de deux espèces ancestrales, soient responsables de l'apparition des diverses espèces. Celles-ci ne présenteraient probablement pas autant d'affinités et leur microsporogenèse serait certainement moins uniforme. Or, on n'observe aucune différence dans le déroulement de la méiose et la fréquence semblable des quadrivalents chez les divers *Hevea* étudiés montre que les deux génomes sont communs à toutes ces espèces.

Il faut donc admettre que l'origine du genre est monophylétique. La distribution géographique dans une aire unique et homogène et l'impossibilité d'y distinguer plusieurs groupes bien définis d'espèces augmentent la vraisemblance de cette hypothèse.

Par les très larges dissociations auxquelles ils donnent lieu, les allopolyploïdes segmentaux sont la source de nouvelles formes capables de s'adapter à des milieux divers [STEBBINS, 1947]. A partir d'un ancêtre à 36 chromosomes, commun aux *Hevea* actuels, une première différenciation peut être apparue par dissociation de caractères au cours des générations. Les associations multivalentes (peut-être plus fréquentes à l'origine qu'actuellement) permettent en effet des combinaisons très diverses entre les génomes parentaux et l'apparition de formes très variées.

Au cours du temps, d'autres modifications, mutations géniques et chromosomiques, sont certainement intervenues, augmentant le nombre et l'ampleur des différences et diminuant, en même temps, les affinités entre groupes d'individus. Un dernier phénomène augmente encore la variabilité : c'est l'hybridation entre les types spécifiques, qui, par dissociation ultérieure, donne des formes intermédiaires ou plus ou moins proches des parents.

RÉSUMÉ

1. Cinq espèces de *Hevea* ont été étudiées : *H. guianensis*, *H. collina*, *H. benthamiana*, *H. brasiliensis* et *H. spruceana*. Elles se ressemblent fortement et les caractères systématiques ne sont pas constants à l'intérieur des espèces.

2. On a observé, chez *H. collina* et *H. brasiliensis*, des fleurs intermédiaires entre les mâles et les femelles, indiquant les homologies qui existent entre les organes des fleurs des deux sexes.

3. Les cinq espèces citées, ainsi que *H. minor*, possèdent 36 chromosomes somatiques.

4. Chez les cinq premières espèces (*H. minor* n'a pas été étudié), la mitose, la forme et la longueur des chromosomes somatiques sont semblables.

5. Le déroulement de la méiose est normal et identique chez toutes les espèces étudiées. En diacinèse, il se forme régulièrement dix-huit bivalents mais quelques chromosomes s'associent parfois en un à trois quadrivalents.

6. L'étude de la méiose permet de conclure à l'origine amphidiploïde des *Hevea*. Ils proviennent, par disjonction, mutation et hybridation, d'un croisement relativement récent entre deux espèces peu différentes à 18 chromosomes somatiques.

BIBLIOGRAPHIE

1951. ATWOOD, S.S. et GRUN, P., Cytogenetics of alfalfa, *Bibliogr. genet.*, XIV, 2, p. 133-88.
- 1947a. BALDWIN, J.T., Hevea : a first interpretation, *Jl Hered.*, XXXVIII, 2, p. 54-64.
- 1947b. BALDWIN, J.T., Hevea rigidifolia, *Amer. Jl Bot.*, XXXIV, 5, p. 261-6.
1936. BANERJI, I. et SAMAL, K.K., Microsporogenesis in *Crotalaria Juncea* LINN., *Indian Jl agric. Sci.*, VI, 1, p. 116-26.
1931. BANGHAM, W.N., Chromosomes of some Hevea species, *Jl Arnold Arbor.*, XII, 4, p. 287-8.
1942. CHEVALIER, A., Études botaniques sur le genre Hevea, *Rev. Bot. appl. Agric. trop.*, XXII, 245-6, p. 1-12.
1947. DANGEARD, P., Cytologie végétale et cytologie générale, P. Lechevalier, Paris, 611 pp.
1931. DARLINGTON, C.D., Meiosis, *Biol. Rev. Cambridge philos. Soc.*, VI, 3, p. 221-64.
1937. DARLINGTON, C.D., Recent advances in cytology, J. and A. Churchill Ltd, Londres, 671 pp.
1953. DE WET, J.M.J., Nuclei numbers in *Danthonia* polyploids, *Cytologia*, XVIII p. 229-34.
1929. DUCKE, A., Notes sur le genre Hevea AUBL., *Rev. Bot. appl. Agric. trop.*, IX, 98, p. 623-30.
1931. DUCKE, A., Supplément aux notes sur le genre Hevea AUBL., *Rev. Bot. appl. Agric. trop.*, XI, 113, p. 27-30.
1943. DUCKE, A., Novas contribuições para o conhecimento das seringueiras («Hevea») da Amazônia brasileira, *Arq. Serv. Flor.*, II, 1, p. 25-43.
1950. EICHHORN, A., A propos du synzesis, C.R. Séan. Acad. Sci., Paris, CCXXX, p. 1200-1.
1955. GILLES, A., Recherches cytogénétiques sur les Solanum (section tuberarium). I. Nombres chromosomiques et associations méiotiques, *La Cellule*, LVII, 1, p. 7-31.
1951. GILLES, A. et RANDOLPH, L.F., Reduction of quadrivalent frequency in auto-tetraploid maize during a period of 10 years, *Amer. Jl Bot.*, XXXVIII, 1, p. 12-7.
1919. HEUSSER, C., Over de voorplantingsorganen van *Hevea brasiliensis* MÜLL. ARG., Med. alg. Proefst. Avros, Rubberserie, 11, p. 455-514.
1901. HUBER, J., Observations sur les arbres à caoutchouc de la région amazonienne, F. Levé, Paris, 15 pp.
1902. HUBER, J., Notes sur les arbres à caoutchouc de la région de l'Amazonie, *Bull. Soc. Bot. France*, XLIX, p. 43-9.
1905. HUBER, J., Ensaio d'uma synopse das especies do genero Hevea sob os pontos de vista systematico o geographico, *Bol. Museu Goeldi*, IV, p. 620-51.
1908. HUBER, J., Sobre uma nova especie de Seringueira. Hevea collina HUB. e as suas afinidades no genero, *Bol. Museu Goeldi*, V, p. 249-52.
1913. HUBER, J., Novas contribuições para o conhecimento do genero Hevea, *Bol. Museu Goeldi*, VII, 83 pp.
1910. KUWADA, Y., A cytological study of *Oryza sativa* L., *Bot. Magaz. Tokyo*, XXIV, 287, p. 267-81.

1946. MENDES, L.O.T., Investigações preliminares sôbre a duplicação do número de cromossomos da seringueira pela ação da colchicina, *Bol. técn. Inst. agron. Norte*, 7, 62 pp.
1939. MENSINKAI, S.W., The conception of the satellite and the nucleolus, and the behaviour of these bodies in cell division, *Ann. Bot.*, n^elle sér., III, 12, p. 763-802.
1936. MÜNTZING, A., The evolutionary significance of autopolyploidy, *Hereditas*, XXI, 2-3, p. 263-378.
1943. PADDOCK, E.F., On the number of chromosomes in Hevea, *Chron. bot.*, VII, 8, p. 412-3.
1943. PERRY, B.A., Chromosome number and phylogenetic relationships in the Euphorbiaceae, *Amer. Jl Bot.*, XXX, 7, p. 527-43.
1935. RAMAER, H., Cytology of Hevea, *Genetica*, XVII, 3-4, p. 193-236.
1948. RANDOLPH, L.F., Inherited differences in pachytene configurations in maize, *Genetics*, XXXIII, 1, p. 121.
1950. RHOADES, M.M., Meiosis in maize, *Jl Hered.*, XLI, 3, p. 59-67.
1944. SCHACHAMEYER, C., Quelques caractéristiques botaniques du genre Hévéa, *Bull. agric. Congo belge*, XXXV, 1-4, p. 11.
1948. SCHULTES, R.E., Studies in the genus Hevea. II. The rediscovery of Hevea rigidifolia, *Bot. Mus. Leaflets*, Harvard Univ., XIII, 5, p. 97-132.
1949. SCHULTES, R.E., The importance of plant classification in Hevea, *Econ. Bot.*, III, 1, p. 84-8.
1953. SCHULTES, R.E., Studies in the genus Hevea. VII, *Bot. Mus. Leaflets*, Harvard Univ., XVI, 2, p. 21-44.
1947. STEBBINS, G.L., Types of polyploids : their classification and significance, *Adv. in Gen.*, I, p. 403-29.
1956. STEBBINS, G.L., Artificial polyploidy as a tool in plant breeding. — Genetics in plant breeding, Brookhaven symp. in Biology, 9, p. 37-52.
1957. SWANSON, C.P., Cytology and cytogenetics, Englewood Cliffs, Prentice-Hall, 596 pp.
1939. UPCOTT, M., The genetic structure of Tulipa. III. Meiosis in polyploids, *Jl Genet.*, XXXVII, 2, p. 303-39.
1951. VAZART, J., Nouvelles observations sur les noyaux à calotte. II. La méiose et la formation du pollen chez Capsicum annum L., *Rev. gén. Bot.*, LVIII, 683, p. 42-61.
- 1950a. WARMKE, H.E., Cytological studies with Hevea, Rpt Fed. Exp. St. Puerto-Rico, p. 11-12.
- 1950b. WARMKE, H.E., Hevea flowering and pollination, Rpt. Fed. Exp. St. Puerto-Rico, p. 12-3.
1957. WELLWOOD, A.A. et RANDOLPH, L.F., Inheritance of differences in pachytene chromosome configuration in maize, *Amer. Jl Bot.*, XLIV, 2, p. 129-35.
1954. XXX, Rapport annuel pour l'exercice 1953, Publ. I.N.É.A.C., Hors-série, p. 157.

PHOTOGRAPHIES



Photo 1. — Feuilles et inflorescences de *Hevea collina*.



Photo 2. — Branches de *Hevea minor*.

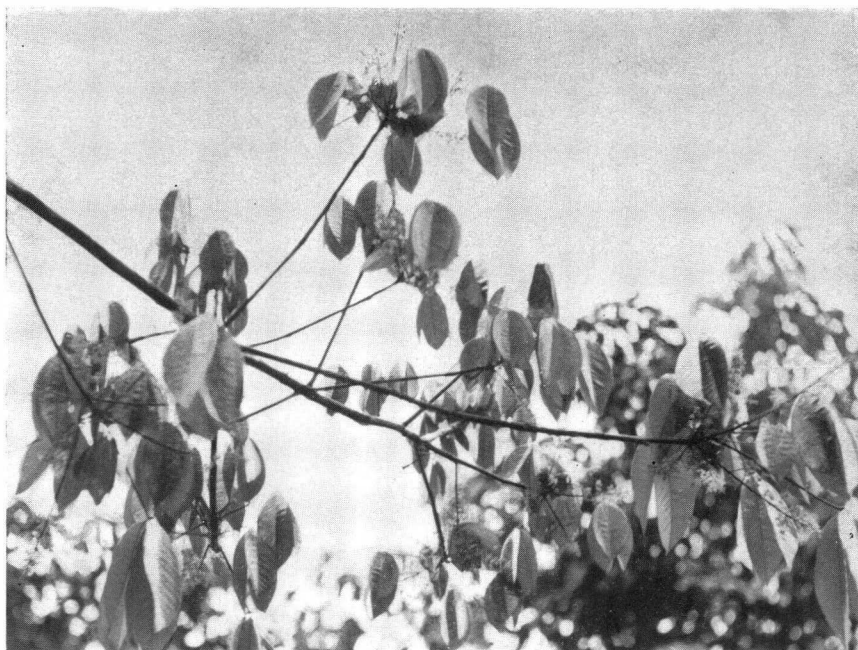


Photo 3. — *Hevea benthamiana* : inflorescences et jeunes feuilles.



Photo 4. — Fruits de *Hevea benthamiana*.



Photo 5. — *Hevea brasiliensis* : branches avec fleurs et fruits.



Photo 6. — Rameau florifère de *Hevea brasiliensis*.



Photo 7. — Rameau florifère de *Hevea spruceana*.



Photo 8. — Fruits de *Hevea spruceana*.

Photo 9. — Noyaux et chromosomes somatiques ($\times 3.000$).

A, corpuscules nucléolaires chez *H. spruceana*.

B, chromosomes somatiques de *H. collina*.

C, » » » *H. guianensis*.

D, » » » *H. benthamiana*.

E, » » » *H. brasiliensis*.

F, » » » *H. spruceana*.

Coloration : crystal violet (A et F); hématoxyline ferrique (B à E).

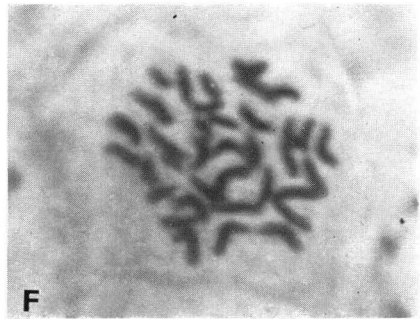
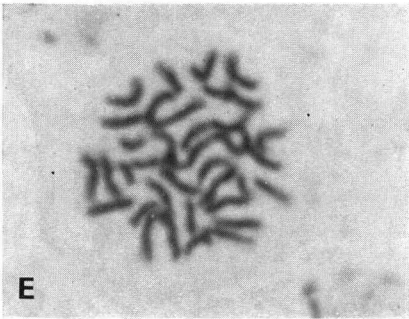
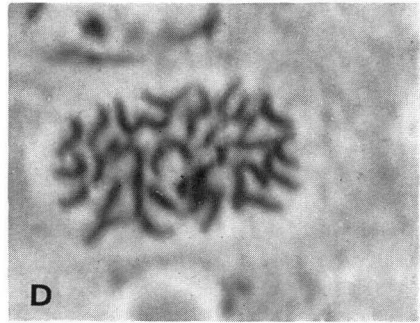
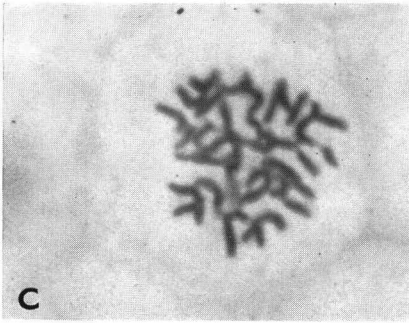
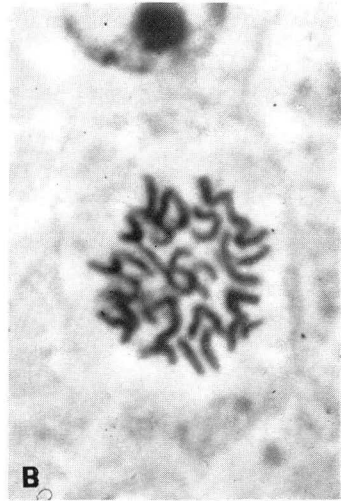
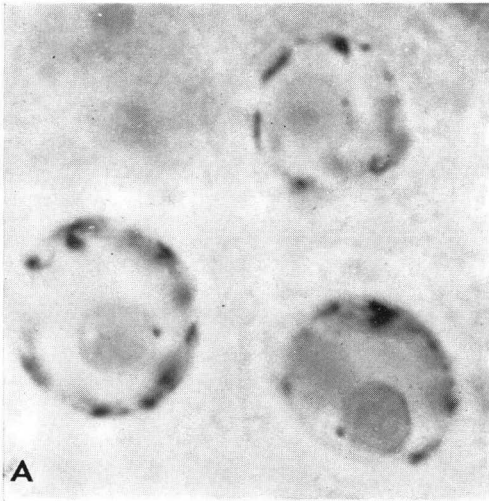


Photo 10. — Première division méiotique chez *Hevea benthamiana*
(× 750).

A, sporocyte préméiotique : filaments chromatiques d'épaisseur variable.

B, leptotène : filaments très longs et minces.

C, zygotène : groupement étroit des chromosomes; deux corpuscules chromatiques à la surface du nucléole.

D, pachytène : bivalents assez longs, avec zones chromatiques importantes à proximité du centromère.

E, diplotène : écartement des chromatides entre les chiasmas.

F et G, diacinèse : dix-huit bivalents courts.

H, prométaphase : disparition du nucléole.

I, métaphase vue de profil.

J, première anaphase.

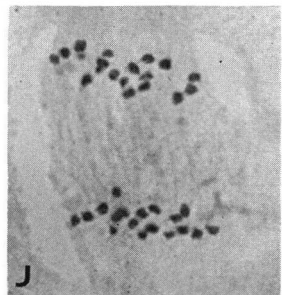
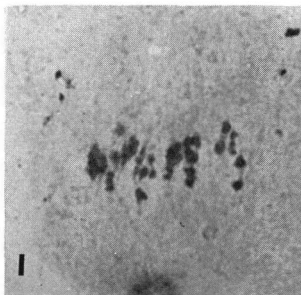
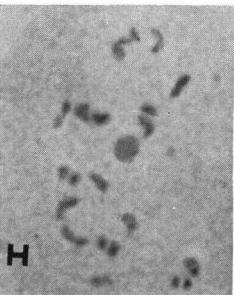
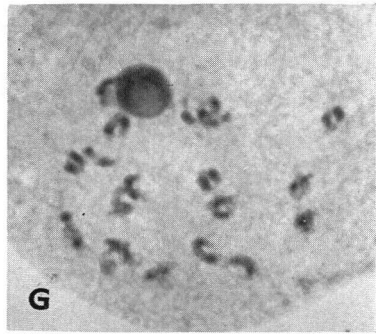
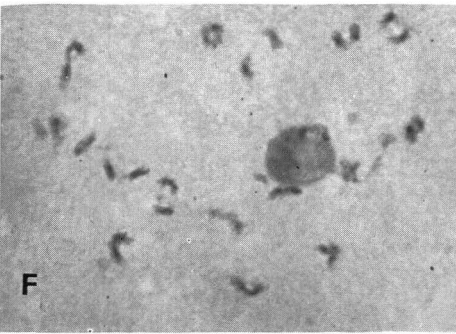
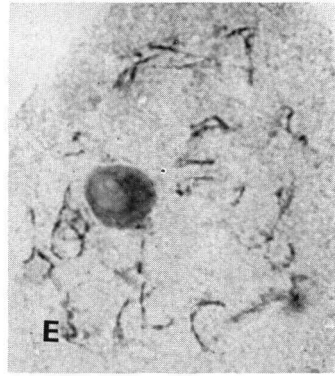
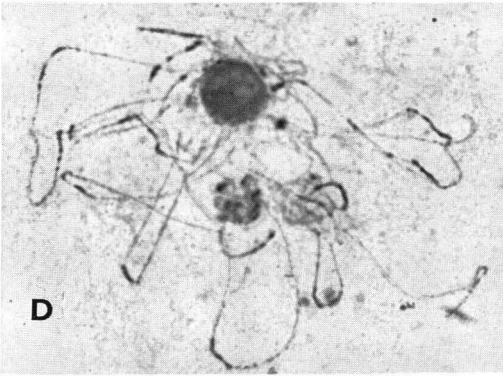
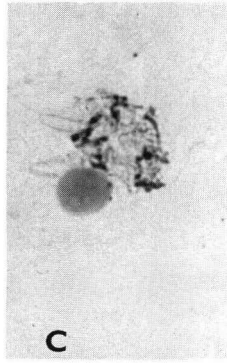
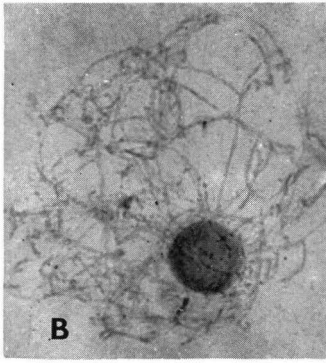
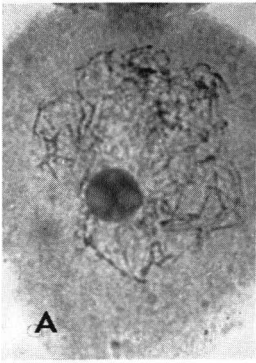


Photo 11. — Chromosomes pachyténiques chez *Hevea benthamiana*. ($\times 3.000$).

A et B, centromère submédian.

C, centromère subterminal.

Photo 12. — Noyaux interphasiques (*Hevea benthamiana*) : chromosomes unis aux nucléoles. ($\times 750$).

Photo 13. — Noyaux en seconde prophase (*Hevea benthamiana*) : nucléoles en voie de disparition, unis à quelques chromosomes; chromatides distinctes reliées par le centromère; bras chromosomiques écartés en forme de croix. ($\times 750$).

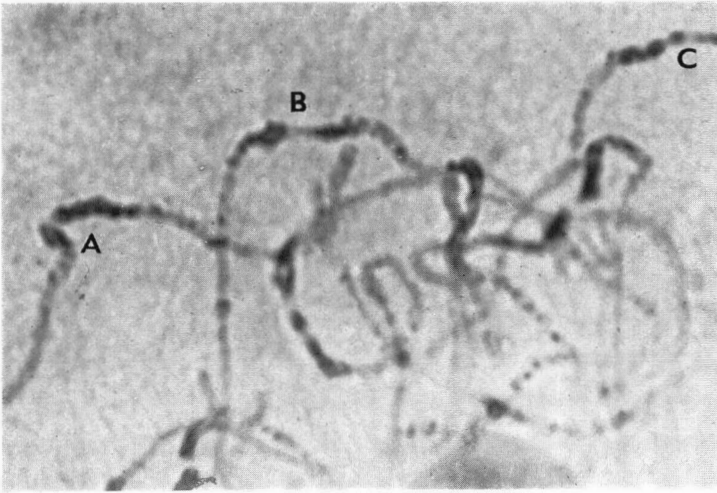


Photo 11.

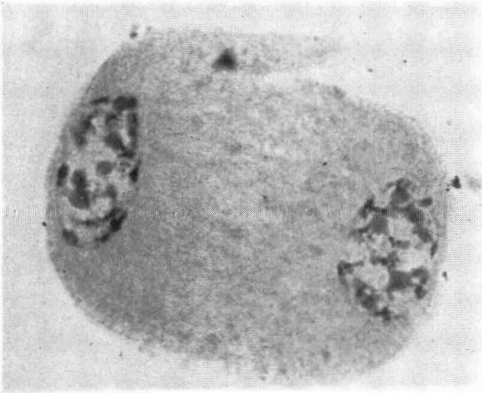


Photo 12.



Photo 13.

- MM. SCHOENAERS, F.**, Professeur à l'École de Médecine Vétérinaire de l'État, à Cureghem;
SIMONART, P., Professeur à l'Université Catholique de Louvain;
SOYER, L., Secrétaire général de l'Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale;
STANER, P., Inspecteur royal;
STOFFELS, E., Professeur à l'Institut Agronomique de l'État, à Gembloux;
TAVERNIER, R., Professeur à l'Université de Gand;
TULIPPE, O., Professeur à l'Université de Liège;
VAN DE PUTTE, M., Membre du Conseil de Législation;
WILLEMS, J., Vice-Président du Fonds National de la Recherche Scientifique.

B. — COMITÉ DE DIRECTION

Président :

M. JURION, F., Directeur général de l'I.N.É.A.C.

Représentant du Ministre du Congo belge et du Ruanda-Urundi :

M. STANER, P., Inspecteur royal.

Secrétaire :

M. LEBRUN, J., Secrétaire général de l'I.N.É.A.C.

Membres :

- MM. GILLIEAUX, P.**, Membre du Comité Cotonnier Congolais;
HENRARD, J., Directeur de l'Agriculture, Forêts et Élevage, au Ministère du Congo belge et du Ruanda-Urundi;
HOMÈS, M., Professeur à l'Université Libre de Bruxelles;
OPSOMER, J., Professeur à l'Institut Agronomique de Louvain;
STOFFELS, E., Professeur à l'Institut Agronomique de l'État, à Gembloux;
TAVERNIER, R., Professeur à l'Université de Gand.

C. — DIRECTEUR GÉNÉRAL

M. JURION, F.

M. Weissenbruch S. A., Bruxelles