Oenothera suzukiana Species nova Analyse Floristique et Cytogénétique

Raymond Jean et Robert Linder¹

Laboratoire de Cytogénétique et d'Écologie, Université des Sciences et
Techniques de Lille, F-59 655 Villeneuve d'Ascq-Cedex, France

Reçu le 5, décembre 1977

“La nouvelle flore illustrée du Japon de Makino” (1969) cite quatre espèces du genre *Oenothera* dont une seule du sous-genre *Oenothera*, *Oe. erythrosepala* Borbas (= *Oe. lamarckiana* de Vries) bien connue dans la flore européenne (Linder 1957, Jean 1975, Kappus 1957, Renner 1937, 1943, 1956, Rostanski 1965, 1966, 1968). Au cours de notre périple floristique à travers le Japon durant l'été 1968, nous avons remarqué une *Oenothera* à grande fleur et long hypanthium, rappelant *Oe. Jamesii* T. et G., et différente d'*Oe. erythrosepala*. Mise en culture, elle s'est montrée stable. Ses caractères morphologiques et cytogénétiques nouveaux permettent de la considérer comme une nouvelle espèce. Nous la dédions par le *nomen species* au professeur Tokio Suzuki d'Ooita et la dénommons *Oenothera suzukiana*.

La monographie comprend deux parties: une partie descriptive dans laquelle sont donnés les caractères floristiques, pollinique et caryologique de la nouvelle espèce, et une partie expérimentale dans laquelle sont analysées la composition factorielle des complexes et leur structure chromosomique. La synthèse de l'ensemble des caractères floristiques et génétiques sera faite dans la diagnose de l'espèce.

A. Description de l'espèce

I. Les caractères floristiques

L'holotype provient de la station de Koyaguchi située dans la vallée du Kino, au Nord du Massif de Kii-Hanto (Province de Wakayama). C'est là que les graines ont été récoltées par Robert Linder. Celles-ci ont donné notre matériel d'étude que nous allons décrire.

Plante bisannuelle, droite (Pl. I, photo 1), haute de 1,50m à 2 m, vert-foncé à vert-grisâtre, finement pubescente, avec des ramifications principales partant surtout de la base. Tige vert-clair, ponctuée de manière éparse dans la moitié supérieure, plus densément dans l'inflorescence, en taches fines allongées. Feuilles de la rosette planes, non maculées et non marginées, longues, s'élargissant vers le sommet, pointues, à nervure incolore (Pl. I, photo 2); feuille caulinaire longue étroite, dentée, effilée vers le sommet, s'élargissant dans le tiers inférieur, sessile dans la partie moyenne et supérieure de la tige, pétiolée dans

¹ En collaboration avec Madame Madeleine Baehl pour la réalisation technique.

la partie inférieure de la tige, à nervure incolore; taille de la feuille à mi-hauteur de la tige: longueur 120 mm (moyenne: $153 \text{ mm} \pm 16 \text{ mm}$), largeur 23 mm à 37 mm (moyenne: $29 \text{ mm} \pm 3,5 \text{ mm}$) pour 16 plantes; $l/L=1/5$. Premières feuilles bractéales analogues aux feuilles caulinaires supérieures, plus longues que les fruits (Pl. I, photo 3); longueur 50 mm à 72 mm (moyenne: $57 \text{ mm} \pm 6,5 \text{ mm}$), largeur 14 mm à 20 mm (moyenne: $16,6 \text{ mm} \pm 1,7 \text{ mm}$) pour 15 plantes; feuilles bractéales supérieures, axillant les bourgeons floraux, plus courtes et recourbées vers l'extérieur (Pl. I, photo 1). Inflorescence d'abord lâche puis resserrée au sommet en une houppe de boutons floraux; à ce niveau, axe de l'inflorescence marqué par 3 à 4 traînées rougeâtres. Bouton floral (Pl. I, photo 3) élané, trapu, duveteux, vert, aux pointes jaunâtres; taille totale du bouton floral, à la veille de la floraison, : 87 mm à 117 mm (moyenne: $97,2 \text{ mm} \pm 9,6 \text{ mm}$) pour 14 plantes; ovaire très court; hypanthium vert, rigide, évasé vers le sommet, long de 36 mm à 48 mm; sépales verts, non striés, finement pubescents, longs de 35 mm à 45 mm (moyenne: $41 \text{ mm} \pm 4 \text{ mm}$) pour 14 plantes, avec des pointes épaisses adjacentes, longues de 6 mm à 10 mm (moyenne: $7,8 \text{ mm} \pm 1,3 \text{ mm}$). Pétales formant une corolle plane, légèrement incisés, longs de 32 mm à 46 mm (moyenne: $38,4 \pm 4,7$) et larges de 33 mm à 54 mm (moyenne: $44,6 \text{ mm} \pm 6,2 \text{ mm}$). Anthères longues de 15 mm. Fleur légèrement longistyle par les stigmates qui dépassent d'environ 5 mm les anthères et qui atteignent l'extrémité de la corolle (Pl. I, photo 3). Fruit épais, long de 32 mm à 42 mm (moyenne: $36,6 \text{ mm} \pm 3,7 \text{ mm}$), avec des traînées rougeâtres sur les 4 valves à l'état jeune (Pl. I, photo 3), contenant des graines brunâtres, ovales ou cylindriques, de section rectangulaire et de taille inégale (variant entre 1,4 et 1,7 mm) avec environ 15% d'ovules blanchâtres avortés.

Pour environ 30% des plantes, les premiers boutons floraux et les premières fleurs avortent. L'épi de capsules est discontinu parce que certaines bractées sont dépourvues de capsules. Ces plantes présentent des caractères caryologiques particuliers, exposés dans le chapitre "figure de diacynèse".

Par rapport aux *Oenothera* européennes, *Oe. suzukiana* se caractérise par son temps de floraison: les premières fleurs s'ouvrent fin juillet, la floraison maximum se situe en août-septembre et elle se poursuit jusqu'à la mi-octobre, alors que depuis fin août les espèces européennes sont en période de nouaison. *Oe. suzukiana* se comporte comme une plante de jour court.

Dans cette description nous relevons les caractères systématiques que nous sériions en suivant la clef de détermination du genre *Oenothera*, établie par Munz (1965, p. 80 et 120):

1- la section quadrangulaire des graines et leur insertion horizontale dans la capsule, qui s'amincit progressivement vers le sommet, placent *Oe. suzukiana* dans le

Planche I. Photo 1-5. *Oe. suzukiana*: morphologie, diacynèse des cellules-mères d'anthères, image pollinique. 1, inflorescence. 2, rosette. 3, de gauche à droite, feuilles prélevées à mi-hauteur de la tige, fleur à 3 pétales (1 pétale est enlevé), bouton floral quelques heures avant la floraison, pétale, fruit. $\times 1,60$. 4, figure de diacynèse composée d'un anneau de huit chromosomes et 3 bivalents. $\times 1180$. 5, image pollinique, en début de floraison, comprenant 33% de grains vides. $\times 42$.

sous-genre *Oenothera* (Munz 1937);

2 – l'inflorescence droite, les pointes des sépales terminales et la fleur très grande éliminent *Oe. suzukiana* de la section *Parviflorae* Cleland 1972, et la classent dans le grand groupe des *Strictae* Renner 1942;

3 – la feuille lancéolée étroite dont la largeur est inférieure au 1/4 de la longueur, la corolle longue de 4 cm, l'hypanthium long de 4 cm, situent *Oe. suzukiana* parmi les espèces de la section *Hookeri* Cleland 1950;

4 – dans la section *Hookeri*, *Oe. suzukiana* est intermédiaire par la taille de la corolle et de l'hypanthium entre *Oe. hookeri* T. et G. et *Oe. Jamesii* T. et G. L'aspect grisâtre de la plante, la monocaulie de la tige et des rameaux de base, les bractées recourbées vers l'extérieur rapprochent *Oe. suzukiana* d'*Oe. hookeri* T. et G. ssp. *grisea* (Bartlett 1914) Munz 1937, mais elle en diffère par la taille plus grande des fleurs (hypanthium, pétales et pointes des sépales). En résumé, *Oe. suzukiana* se classe par ses caractères morphologiques dans le sous-genre *Oenothera*, section *hookeri*.

II. La figure de diacynèse

La figure de diacynèse est composée d'un anneau de 8 chromosomes et de 3 bivalents (Pl. I, photo 4). Elle a été observée sur les plantes cultivées en 1969 et issues de graines prélevées sur l'holotype, et sur les plantes issues par autofécondations successives dans les cultures de 1971 et de 1974. Mais dans les cultures de l'année suivante, en 1975, à côté de plantes à figure de diacynèse 8,2,2,2, trois plantes sont isolées montrant des figures de diacynèse différentes: l'une à un anneau de 10 chromosomes et 2 bivalents, l'autre à un anneau de 6 chromosomes et 4 bivalents et la dernière à 7 bivalents. La descendance par autofécondation de ces plantes, exceptée celle à 7 bivalents, a été observée en 1977. Les populations aux 3 figures de caténation (8,2,2,2.; 6,2,2,2,2. et 10,2,2.) présentent tous les caractères floristiques spécifiques. Elles se confondent morphologiquement.

Dans chaque population sont apparues des plantes à 7 bivalents qui ne sont reconnaissables que par l'inflorescence moins fournie en capsules, déjà décrite plus haut. Leur nombre est le suivant:

– population à diacynèse 8,2,2,2.:	26/87 (30%)
– population à diacynèse 10,2,2.:	18/62 (29%)
– population à diacynèse 6,2,2,2,2.:	13/49 (27%)

L'identité morphologique entre les 3 types de plantes hétérozygotes de structure d'une part et celle entre les hétérozygotes de structure et les homozygotes de structure sera discutée dans la partie cytogénétique.

Grâce à la constance du phénotype, *Oe. suzukiana* présente les caractéristiques d'une bonne espèce. Dans la suite de l'exposé nous ne parlerons plus que de la plante à diacynèse 8,2,2,2., celle qui caractérise l'holotype.

III. L'image pollinique

L'image pollinique est composée de 2 classes de grains, des grains normaux et des grains vides (Pl. I, photo 5). Par son corps ramassé et ses lobes aperturaux

bien saillants, le grain normal ressemble au grain de pollen d'*Oenothera hookeri*. Le plus grand axe équatorial du grain varie entre 130μ et 160μ ($\bar{x}=146,5\mu\pm7,3\mu$ pour 36 grains mesurés). Cette variation importante de la taille confère à la classe des grains normaux un aspect hétérogène.

Le pourcentage de grains vides varie, dans nos cultures, en fonction de la saison. L'analyse statistique faite sur 3 plantes, une fleur par plante et 3 anthères par fleur, présente les résultats suivants: le pollen prélevé sur des plantes en début de floraison, fin juillet, comporte un pourcentage moyen de grains vides assez élevé: $34\pm10\%$, l'écart-type allant par anthère de 6 à 13%. Par contre le pollen prélevé en pleine période de floraison, début septembre, montre un pourcentage moyen plus faible: $23\pm8\%$, avec le même étalement des écarts-types (dans nos cultures, le pollen d'*Oe. hookeri* de Vries comprend entre 10 à 20% de grains vides). La maturation du pollen apparaît ainsi dépendante de la photopériode et exige des jours courts. Il est possible que sous nos latitudes, en climat atlantique ou continental, le pollen d'*Oe. suzukiana* n'atteigne pas son optimum de développement. Il faut considérer comme spécifique le pourcentage moyen égal ou inférieur à 23%.

Conclusion

Par ses caractères morphologiques, *Oe. suzukiana* se classe dans la section *Hookeri*, mais la figure de diacynèse montre qu'elle est une hétérozygote de structure. Parmi les trente espèces de la section *Hookeri* que Cleland (1972, p. 330-331) avait étudiées sur le continent nord-américain, la majorité est homozygote de structure ou à petit anneau de 4 chromosomes. Quatre espèces présentent en diacynèse un anneau plus important: anneau à 6 chromosomes (souche de Salida I), à 8 chromosomes (souche d'Albuquerque B), à 10 chromosomes (souche de Las Cruces et *Oe. Jamesii*). *Oe. suzukiana* s'insère dans ce groupe d'espèces de la section *Hookeri*, position systématique qui sera confirmée par les caractères cytogénétiques.

B. Analyse cytogénétique de l'espèce

En décrivant les complexes dans leurs caractères génétiques et cytologiques, nous voulons à la fois confirmer la détermination floristique et lui conférer une base génétique nécessaire à l'analyse de toute espèce nouvelle d'Oenothère.

Dans les croisements interspécifiques, les espèces de la section *Hookeri* se comportent comme ayant un plastome de type I et les génomes des deux complexes de type A (selon la nomenclature de W. Stubbe 1960). Sur le plan caryologique, Cleland (1962, 1972, et Cleland *et alli* 1950) avait démontré que l'appartenance d'une espèce à une section était basée sur la répartition des bras de chromosomes. Pour les espèces de la section *Hookeri* la répartition doit être identique sinon proche de la forme Johansen considérée comme primitive (qui s'écrit 1.2 3.4 5.6 7.10 8.9 11.12 13.14) ou de *hookeri* de Vries, complexe de référence de toutes les Oenothères du genre *Oenothera* (qui s'écrit 1.2 3.4 5.6 7.8 9.10 11.12 13.14, Emerson et Sturtevant 1931). Le travail expérimental qui suit a comme but

de vérifier si *Oe. suzukiana* présente ces caractères cytogénétiques.

I. Méthode et matériel

La méthode expérimentale (cf. Linder R. 1962, Jean, R. 1974) consiste à analyser la morphologie et les figures de diacinèse des hybrides interspécifiques d'*Oe. suzukiana* avec les espèces standards dont les propriétés génétiques sont connues.

Les espèces standards proviennent de la collection Renner (cf. Rossmann, G. 1963). Nous les énumérons, en précisant les complexes et les auteurs qui les ont définis.

Espèces de la section *Hookeri* Cleland 1962 (=Section *Strictae* Renner pp. 1942): *Oe. hookeri* T. et G. 1840, souche de Vries (Cleland R. E. et Blakeslee A. F. 1931); *Oe. franciscana* Bartlett 1914 (a), souche Emerson et Sturtevant 1931. Ces deux espèces sont des homozygotes factorielles et structurales. En F_1 leur génome haploïde forme un complexe dénommé respectivement $^h\textit{hookeri}$ et $^h\textit{franciscana}$, analysé par Emerson et Sturtevant (1931).

Espèces de la section *Strigosae* Cleland 1962 (=Section *Strictae* Renner pp. 1942): *Oe. cockerellii* Bartlett ex de Vries 1913: (*curtans-elongans*, Cleland et Hammond 1950); *Oe. hungarica* Borbas 1903, souche *Bauri* Boedijn 1924 (*laxans-undans*, Baerecke 1944).

Espèces de la section *Biennis* Cleland 1962 (=Section *Strictae* Renner pp. 1942): *Oe. biennis* L. (*albicans-rubens*, Renner 1917a, Catcheside 1940); *Oe. biennis* L. var. *sulfurea* de Vries 1913 (*su-albicans-su-rubens*, Renner 1937); *Oe. conferta* Renner 1956 (*aemulans-convelans*); *Oe. conferta* Renner var. *rubri-sepala* Renner 1956 (*subvelans^{ef}-convelans^{rs}*, Jean 1974 b); *Oe. coronifera* Renner 1956 (*quaerens-paravelans*, Rossmann 1963); *Oe. coronifera* Renner, var. *rubri-sepala* Renner 1956 (*subvelans^{er}-paravelans^{rs}*, Jean 1974 b); *Oe. chicaginensis* de Vries 1913 (*excellens*, Emerson et Sturtevant 1931 - *punctulans*, Renner et Cleland 1933, Cleland et Hammond 1950); *Oe. Hoelscheri* Renner 1950 (*rubens-undans*); *Oe. erythrosepala* Borbas 1903=*Oe. lamarckiana* de Vries 1895 (*velans*, Emmerson et Sturtevant 1931 - *gaudens* Catcheside 1940); *Oe. nuda* Renner 1956 (*calvens-glabrans*, Jean, Lambert, Linder, 1966 a et b); *Oe. purpurata* Klebahn 1913, espèce homozygote européenne dont le plastome est de type *biennis* ($^h\textit{purpurata}$, Catcheside 1940); *Oe. rubricaulis* Klebahn 1914, souche de Thorn, Renner 1943 (*tingens*, Baerecke 1944 - *rubens*, analyse génétique Rudloff 1922); *Oe. suaveolens* Desfontaine 1804, souche de Vries 1918, (*albicans*, Catcheside 1940 - *flavens*, Emerson et Sturtevant 1931); *Oe. blandina* de Vries 1917 ($^h\textit{blandina}$, Catcheside 1940).

Espèces de la section *Parviflorae* Cleland 1962 (=Section *cernuae* Renner 1942): *Oe. atrovirens* Shull et Bartlett 1914b, souche de Munich (*pingens*, Baerecke 1944 - *flectens*, Catcheside 1940, analyse génétique par Renner 1937b) et souche de Rumersheim (*pingens-flectens*, Jean et Linder 1977).

Vingt espèces standards ont été croisées avec *Oe. suzukiana*. En comprenant les croisements réciproques, nous disposons de 40 lots F_1 , composés en moyenne de 15 plantes. Pour l'analyse cytologique, les boutons floraux sont fixés dans le mélange 3 volumes éthanol absolu/1 volume acide acétique glacial, les anthères

sont étalées dans le carmin acétique ferrique. Au total, 345 caryotypes en diacinèse ou en début de métaphase I ont été déterminés.

II. Résultats: Analyse des hybrides F_1 d'*Oenothera suzukiana*

La composition des différents lots F_1 issus des croisements *Oe. suzukiana* $\times$ *Oe. standard* et des croisements réciproques est présentée dans le tableau 1. Toutes les espèces standards appartenant aux sections *Hookeri*, *Strigosae* et *Biennis*, donnent une plante F_1 viable avec *Oe. suzukiana*, indépendamment du sens du croisement. Seul le croisement *Oe. suzukiana* $\times$ *Oe. atrovirens* de la section des *Parviflorae* donne des plantules albinos létales, alors que le croisement réciproque donne des plantes viables.

Pour la réussite des germinations des graines F_1 (70 graines par lot F_1 mises en germination), on distingue trois groupes de lots F_1 :

1. les lots F_1 issus de parents qui ont en commun de transmettre le complexe *velans*, présentent en moyenne 56% de graines donnant une plantule. Les résultats des différents lots de ce groupe sont homogènes entre eux ($\chi^2_9=10,81$, $P=0,30$);
2. les lots F_1 issus de parents-mères *biennis*, *suaveolens* et *nuda*, présentent un taux moyen de 76% de graines germées;
3. enfin tous les autres lots F_1 présentent un taux de germination très élevé, proche de 100%.

Il est probable que dans les deux premiers groupes de lots, les graines incapables de germer enferment des embryons létaux pour des causes génétiques. Plus loin, lorsque nous connaîtrons la structure chromosomique des complexes, il sera possible d'expliquer l'origine de la létalité des hybrides du premier groupe.

Pratiquement dans tous les lots, sans distinction du sens du croisement, le phénotype dominant des plantes F_1 est celui du complexe de l'espèce standard. Le parent *Oe. suzukiana* est reconnaissable par un ensemble de caractères qui déterminent le port de la plante, et qui uniformisent le port des plantes F_1 entre elles. Ce sont les suivants: plante très élevée (atteignant dans beaucoup de lots une taille supérieure à 2 m); tige verte à pubescence courte, fine, et ponctuée au niveau de l'inflorescence; bouton floral très long, vert-jaunâtre, non strié (si la plante standard du croisement est elle-même non striée); fleur moyenne à grande, mésostyle à longistyle. Dans les lots F_1 d'*Oe. suzukiana* issus du croisement avec *Oe. nuda* et avec *Oe. lamarckiana*, l'action génétique des deux complexes est discernable, mais la différence morphologique entre les deux phénotypes est très faible: l'un est caractérisé par la feuille étroite, le bouton floral plus court, trapu, et la corolle plus courte, variant entre 25 et 35 mm; l'autre est caractérisé par la feuille plus large, le bouton floral élancé et la corolle grande, variant entre 35 et 45 mm.

Dans beaucoup de lots, indépendamment du sens du croisement, les plantes d'un même phénotype se partagent en deux groupes par la figure de diacinèse: une figure correspond à l'appariement d'un complexe d'*Oe. suzukiana* avec le complexe standard, et l'autre figure à celui du deuxième complexe d'*Oe. suzukiana* avec le même complexe standard. Donc un phénotype de plante F_1 peut être composé de deux combinaisons de deux complexes, chacune caractérisée par

un complexe d'*Oe. suzukiana*. Mais les plantes des deux combinaisons de complexes ne se distinguent pas par leur morphologie, à l'exception des lots F₁ d'*Oe. nuda* et d'*Oe. lamarckiana*, cités plus haut. Dans les cas où les plantes d'un phénotype ne présentent qu'une seule figure de diacinèse, par exemple les plantes *rubatae* du croisement avec *Oe. biennis* ou *Oe. hoelscheri*, ces plantes peuvent être caractérisées par une seule combinaison de deux complexes, un complexe d'*Oe. suzukiana* étant demeuré inactif lors du croisement, ou bien par les deux combinaisons de complexes, les deux complexes étant actifs lors du croisement et les deux combinaisons de complexes donnant la même figure de diacinèse à l'appariement. Dans ce cas nous n'avons plus aucun moyen pour séparer les plantes de génotype différent, confondues en un même phénotype.

III. Caractères cytogénétiques d'*Oe. suzukiana*

Nous allons successivement définir la structure chromosomique et la composition factorielle des deux complexes, préciser la valeur de l'isogamétie et rechercher la relation génome-plastome d'*Oe. suzukiana*.

1) La structure chromosomique des complexes:

A partir des homologies qui existent entre les complexes standards et les complexes d'*Oe. suzukiana* dans les plantes F₁ (tabl. 1), nous déduisons par étape la formule chromosomique des complexes d'*Oe. suzukiana* et ensuite nous commenterons leur structure.

a—Analyse structurale¹:

Pour toutes les figures de diacinèse des plantes F₁ (à l'exception des hybrides *lamarckiana*), le complexe standard est connu grâce à la morphologie de la plante F₁. Par contre, il est impossible de savoir lequel des deux complexes d'*Oe. suzukiana* est apparié au complexe standard. Aussi, sommes-nous obligés de partir de deux figures de référence dont nous définissons a priori la combinaison de complexes.

¹ Nous suivons la numérotation des bras de chromosomes selon Catcheside-Renner. On passe dans la numérotation selon Cleland, en remplaçant le bras de chromosome 11 par le bras 12 et vice-versa.

Planche II. Photo 1–15. Figures de diacinèse et figures de métaphase I de plantes F₁ issues des croisements *Oe. suzukiana* × *Oe. standard* et des croisements réciproques. Stades: Photos 1 à 11, 13 diacinèse; Photos 12, 14, 15 métaphase I. 1, *Oe. chicaginensis* × *Oe. suzukiana*, *excellens-hantohookeri*, 4,4,2,2,2. 2, *Oe. coronifera rubrisepala* × *Oe. suzukiana*, *paravelans*^{rs}-*hantohookeri*, 8,4,2. 3, *Oe. conferta* × *Oe. suzukiana*, *aemulans-hantohookeri*, 12,2. 4, *Oe. hookeri* × *Oe. suzukiana*, *hookeri-nippovelans*, 4,4,2,2,2. 5, *Oe. hookeri* × *Oe. suzukiana*, *hookeri-hantohookeri*, 4,4,4,2. 6, *Oe. coronifera* × *Oe. suzukiana*, *quaerens-nippovelans*, 14. 7, *Oe. conferta rubrisepala* × *Oe. suzukiana*, *subvelans*^{cf}-*hantohookeri*, 4,4,4,2. 8, *Oe. conferta rubrisepala* × *Oe. suzukiana*, *convelans*^{rs}-*hantohookeri*, 8,4,2. 9, *Oe. suzukiana* × *Oe. nuda*, *nippovelans-glabrans*, 14. 10, *Oe. suzukiana* × *Oe. hungarica*, *hantohookeri-undans*, 6,4,2,2. 11, *Oe. hungarica* × *Oe. suzukiana*, *laxans-nippovelans*, 8,4,2. 12, *Oe. suzukiana* × *Oe. conferta rubrisepala*, *nippovelans-subvelans*^{cf}, 4,4,2,2,2. 13, *Oe. suaveolens* × *Oe. suzukiana*, *albicans-hantohookeri*, 10,2,2. 14, *Oe. suaveolens* × *Oe. suzukiana*, *flavens-hantohookeri*, 4,4,2,2,2. 15, *Oe. suzukiana* × *Oe. coronifera*, *hantohookeri-paravelans*, 8,4,2. Grandissements: Photo 1: ×625; Photo 2: ×500; Photo 3: ×710; Photos 4, 7 à 15: ×1980; Photo 5: ×680; Photo 6: ×725.

Tableau 1. Résultats caryologiques des F_1 *Oe. suzukiana* $\times$ *Oe. standard* et des croisements réciproques

Espèce standard	<i>Oe. suzukiana</i> $\times$ <i>Oe. standard</i>		<i>Oe. standard</i> $\times$ <i>Oe. suzukiana</i>	
	Phénotype	Figure de diacynèse	Phénotype	Figure de diacynèse
<i>hookeri</i>	<i>hookeri</i>	4,4,2,2,2. 4,4,4,2.	<i>hookeri</i>	4,4,2,2,2. (ph. 4)* 4,4,4,2. (ph. 5)
<i>suaveolens</i>	<i>flava</i>	4,2,2,2,2,2. 4,4,2,2,2.	<i>albata</i>	12,2. 10,2,2. (ph. 13)
			<i>flava</i>	4,2,2,2,2,2. 4,4,2,2,2. (ph. 14)
<i>hungarica</i>	<i>undata</i>	6,2,2,2,2. 6,4,2,2. (ph. 10)	<i>laxa</i>	8,4,2. (ph. 11) 8,6.
<i>cockerelli</i>	<i>elongata</i>	6,2,2,2,2. 6,4,2,2.	<i>curta</i>	10,2,2. 6,6,2.
<i>franciscana</i>	<i>franciscana</i>	6,4,2,2. 4,4,2,2,2.	<i>franciscana</i>	6,4,2,2. 4,4,2,2,2.
<i>purpurata</i>	<i>purpurata</i>	6,4,2,2. 4,4,2,2,2.	<i>purpurata</i>	6,4,2,2. 4,4,2,2,2.
<i>atrovirens</i>	<i>flexa</i>	léta1	<i>pincta</i>	10,2,2. 6,8.
<i>chicaginensis</i>	<i>punctata</i>	10,2,2.	<i>excelsa</i>	6,4,2,2. 4,4,2,2,2. (ph. 1)
<i>biennis</i>	<i>rubata</i>	14.	<i>albata</i>	12,2. 10,2,2.
			<i>rubata</i>	14.
<i>blandina</i>	<i>blandina</i>	8,4,2. 4,4,4,2.	<i>blandina</i>	8,4,2.
<i>conferta</i>	<i>velutina</i>	8,4,2.	<i>aemulata</i>	12,2. (ph. 3) 14.
			<i>velutina</i>	8,4,2.
<i>conferta</i>	<i>velutina</i>	8,4,2.	<i>velutina</i>	8,4,2.
<i>rubrisepala</i>	<i>subvelutina</i>	4,4,2,2,2. (ph. 12) 4,4,4,2.	<i>subvelutina</i>	4,4,2,2,2. 4,4,4,2. (ph. 7)
<i>coronifera</i>	<i>velutina</i>	8,4,2. (ph. 15)	<i>quaesta</i>	12,2. 14. (ph. 6)
			<i>velutina</i>	8,4,2. (ph. 2)
<i>coronifera</i>	<i>velutina</i>	8,4,2.	<i>velutina</i>	8,4,2. (ph. 8)
<i>rubrisepala</i>			<i>subvelutina</i>	4,4,2,2,2.
<i>hoelscheri</i>	<i>undata</i>	6,2,2,2,2. 6,4,2,2.	<i>rubata</i>	14.
<i>lamarckiana</i>	intermédiaire	8,4,2. 14.	intermédiaire	8,4,2. 14.
<i>nuda</i>	<i>glabrata</i>	14. (ph. 9) 12,2.	<i>calva</i>	8,2,2,2.
<i>rubricaulis</i>	<i>rubata</i>	14.	<i>tincta</i>	10,2,2.
			<i>rubata</i>	14.

* Toutes les microphotographies citées dans ce tableau sont portées sur la planche II.

Appelons les complexes d'*Oe. suzukiana* A et B et posons que:

(1) A—^h*hookeri* correspond à la figure de diacynèse 4,4,2,2,2, et

(2) B—^hhookeri correspond à la figure 4,4,4,2.

Il en découle que:

(3) le complexe A possède 3 chromosomes de structure ^hhookeri et

(4) le complexe B possède 1 chromosome de structure ^hhookeri.

(5) Ces chromosomes sont à choisir parmi les 7 chromosomes qui composent le complexe ^hhookeri de Vries: 1.2 3.4 5.6 7.8 9.10 11.12 13.14 (formule chromosomique de référence du genre *Oenothera*).

A partir de cette homologie entre le complexe ^hhookeri et les complexes A et B, les figures de diacynèse des autres hybrides F₁ (tabl. 1) sont définies comme étant les figures d'appariement de plantes, soit de complexe A-complexe standard, soit de complexe B-complexe standard. En même temps sont dégagées les homologies entre les deux complexes.

Les figures de diacynèse des F₁ de phénotype *flava*, issus du croisement avec *Oe. suaveolens* et celles des F₁ d'*Oe. franciscana* peuvent être interprétées de manière immédiate, car les complexes *flavens* et ^hfranciscana ne diffèrent que par une translocation du complexe ^hhookeri.

(6) *flavens* s'écrit: **1.4 2.3** 5.6 7.8 9.10 11.12 13.14

(7) ^hfranciscana s'écrit: 1.2 3.4 5.6 **7.10 8.9** 11.12 13.14

Suivant (5), on voit que les chromosomes de structure *flavens* sont les chromosomes 1.4 et 2.3 et ceux de structure ^hfranciscana sont des chromosomes 7.10 et 8.9 (chromosomes soulignés dans les formules ci-dessus), les 5 autres chromosomes étant de structure ^hhookeri.

Les plantes *flavae* montrent deux figures de diacynèse différentes, l'une à 3 bivalents, l'autre à 5 bivalents (tabl. 1). Supposons que la figure à 5 bivalents résulte de l'appariement des complexes B-*flavens*. Suivant (2), la plante B-*flavens* aurait 4 bivalents de plus que la plante B-^hhookeri, ce qui voudrait dire que 4 bivalents seraient formés de 4 paires de chromosomes de structure *flavens*, ce qui est impossible suivant (6). Donc les plantes *flavens* à 5 bivalents ne sont pas de génotype B-*flavens* et ne peuvent être que de génotype A-*flavens*. De ce fait les plantes à 3 bivalents sont de génotype B-*flavens*.

A la suite de cette détermination, on voit que les plantes A-*flavens* par rapport aux plantes A-^hhookeri d'une part et les plantes B-*flavens* par rapport aux plantes B-^hhookeri d'autre part possèdent deux bivalents supplémentaires qui sont de structure *flavens*.

Il en découle les faits suivants:

(8) Suivant (6), les complexes A et B possèdent les chromosomes 1.4 et 2.3 en commun qui forment à la méiose deux des trois bivalents d'*Oe. suzukiana*.

(9) De ce fait et suivant (5), le chromosome de structure ^hhookeri pour le complexe B ou les 3 chromosomes de structure ^hhookeri pour le complexe A sont à rechercher parmi les chromosomes: 5.6 7.8 9.10 11.12 13.14.

Pour les F₁ d'*Oe. franciscana*, il nous faut envisager pour chaque figure de diacynèse les deux combinaisons de complexes possibles, appelées hypothèse (a), hypothèse (b). Pour chaque hypothèse les figures de diacynèse F₁ d'*Oe.*

Combinaison de complexes	Figure de diacinese	Nombre de bivalents de structure	
		^h <i>hookeri</i>	^h <i>franciscana</i>
Hypothèse (a):			
A — ^h <i>franciscana</i>	4,4,2,2,2.	3	0
A — ^h <i>hookeri</i>	4,4,2,2,2.		
B — ^h <i>franciscana</i>	6,4,2,2.	1	1
B — ^h <i>hookeri</i>	4,4,4,2.		
Hypothèse (b):			
A — ^h <i>franciscana</i>	6,4,2,2.	2	0
A — ^h <i>hookeri</i>	4,4,2,2,2.		
B — ^h <i>franciscana</i>	4,4,2,2,2.	1	2
B — ^h <i>hookeri</i>	4,4,4,2.		

franciscana sont comparées aux figures correspondantes des F₁ d'*Oe. hookeri*. Il en ressort les homologies suivantes:

- (10) Selon (7), les chromosomes de structure ^h*hookeri* que comporte le complexe ^h*franciscana*, sont 5.6 11.12 et 13.14 (les chromosomes 1.2 et 3.4 ne sont plus à considérer puisque en (8) est donnée la répartition des bras 1, 2, 3 et 4 et les autres chromosomes ^h*hookeri* 7.8 et 9.10 qui n'existent pas chez ^h*franciscana* ne rentrent pas dans la discussion) et ceux de structure ^h*franciscana* sont: 7.10 et 8.9.

D'après le tableau ci-dessus, on voit que:

- (11) le complexe A possède, dans l'hypothèse (a), 3 chromosomes et dans l'hypothèse (b) deux chromosomes de structure ^h*hookeri*;
 (12) dans les deux hypothèses le complexe A ne possède aucun chromosome de structure ^h*franciscana*;
 (13) le complexe B possède dans les deux hypothèses un chromosome de structure ^h*hookeri*, et un ou deux chromosomes de structure ^h*franciscana* selon respectivement l'hypothèse (a) et (b).

Les deux hypothèses sont plausibles, puisque selon (10) nous connaissons 3 chromosomes de structure ^h*hookeri* et 2 chromosomes de structure ^h*franciscana*.

L'alternative peut être levée en démontrant qu'un des chromosomes, cité en (10), ne peut participer à un bivalent des hybrides d'*Oe. franciscana*. Ceci est vérifiable sur des hybrides qui ont une figure de diacinese à grand anneau et dont le complexe standard possède un chromosome de structure ^h*hookeri* ou de structure ^h*franciscana*. Les hybrides *albatae*, issus du croisement avec *Oe. biennis* sont dans ce cas. Car le complexe *albicans*, qui s'écrit 1.4 2.14 3.6 5.7 8.9 10.12 11.13, présente le chromosome 8.9 de structure ^h*franciscana*. Les *albatae* montrent deux figures de diacinese (tabl. 1): 12, 2 et 10,2,2. Comme le complexe A ne présente pas de chromosome de structure ^h*franciscana* (cf. (12)), et que le complexe B présente au moins un chromosome de structure ^h*franciscana* (cf. (13)), l'appariement des complexes A et *albicans* donne la figure 12,2 (le bivalent est composé par les chromosomes homologues 1.4), et l'appariement des complexes B et *albicans* donne la figure 10,2,2 (un bivalent est formé par les chromosomes homologues 1.4 et l'autre par les chromosomes 8.9 de structure ^h*franciscana*).

- (14) Le complexe B possède donc le chromosome 8.9.

Le complexe B présentant 3 anneaux de 4 chromosomes avec le complexe *^hhookeri* (cf. (2)), le chromosome 8.9 participe obligatoirement à un anneau de 4 chromosomes que l'on écrit:

complexe B:	8.9	10.7
<i>^hhookeri</i> :	7.8	9.10

(15) Le complexe B possède donc le chromosome 7.10.

(16) En conséquence, comme le complexe B possède deux chromosomes de structure *^hfranciscana*, l'hypothèse (b), citée plus haut, est la seule vraie.

Il est possible maintenant de reconnaître les combinaisons de complexes des hybrides *glabratae*, issus d'*Oe. nuda* (tabl. 1). Car le complexe *glabrans* qui s'écrit: 1.2 3.11 4.9 **5.6 7.10** 8.14 12.13, possède le chromosome 5.6 de structure *^hhookeri* et le chromosome 7.10 de structure *^hfranciscana*.

(17) D'où la combinaison des complexes B-*glabrans* donne la figure 12,2 le bivalent étant formé par les chromosomes homologues 7.10, et la combinaison des complexes A-*glabrans* correspond à la figure d'un anneau de 14 chromosomes. On déduit que

(18) ni le complexe A, ni le complexe B ne possèdent le chromosome 5.6.

(19) D'où le choix des chromosomes de structure *^hhookeri*, présents chez *^hfranciscana*, (cf. (10)), se réduit à deux chromosomes: 11.12 et 13.14.

(20) Le complexe A possède donc les chromosomes 11.12 et 13.14,

(21) le complexe B possède soit le chromosome 11.12, soit le chromosome 13.14 (cf. (4)).

Nous connaissons ainsi pour le complexe A deux des trois chromosomes de structure *^hhookeri*.

(22) Le chromosome restant doit être formé soit par le chromosome 7.8, soit par le chromosome 9.10 (cf. (9)).

On aboutit ainsi aux formules chromosomiques partielles suivantes:

(23) Complexe A: 1.4 2.3 (cf. (8)) 7.8 ou 9.10 (cf. (22)) 11.12 13.14 (cf. (20))

Complexe B: 1.4 2.3 (cf. (8)) 7.10 8.9 (cf. (14) et (15)) 11.12 ou 13.14 (cf. (21)).

A la suite de ces formules chromosomiques partielles, il est possible de classer les deux types d'hybrides *undatae*, l'un à 4 bivalents, et l'autre à 2 bivalents, en diacinèse (tabl. 1). La structure du complexe *undans* étant: 1.4 2.3 5.10 6.7 8.14 9.13 11.12, on voit que:

(24) trois bivalents sont formés par les chromosomes connus du complexe A (cf. (23)): 1.4, 2.3, et 11.12, et un bivalent par les chromosomes homologues de structure *undans*, 5.10 ou 6.7 (les chromosomes 8.14 et 9.13 n'entrent plus en considération, puisque le complexe A possède le chromosome 13.14).

Les plantes à figure de diacinèse 6,2,2,2. ont donc comme génotype "complexe A-*undans*", et celles à figure 6,4,2,2. ont comme génotype "complexe B-*undans*." Les deux bivalents de cette figure de diacinèse sont formés par les chromosomes 1.4 et 2.3, seuls chromosomes homologues entre le complexe B et le complexe *undans*.

De ce fait, l'alternative entre les chromosomes 11.12 et 13.14 du complexe B (cf. (23)) est levée:

undans possédant le chromosome 11.12 qui ne donne pas de bivalent avec le complexe B, ce complexe ne possède pas le chromosome 11.12.

(25) Par voie de conséquence, le complexe B possède le chromosome 13.14, unique chromosome de structure ^h*hookeri* du complexe B (cf. (4)).

Les formules partielles, citées en (23), se précisent:

(26) complexe A: 1.4 2.3 11.12 13.14 7.8 5.10 (cf. (24)).

ou 9.10 ou 6.7

complexe B: 1.4 2.3 7.10 8.9 13.14 (cf. (25)).

Pour le complexe A nous disposons d'indications pour 6 chromosomes. Le 7ème chromosome se déduit de la structure des 6 autres chromosomes. Nous aboutissons ainsi à l'hypothèse de deux formules chromosomiques pour le complexe A:

(27) Complexe A: 1.4 2.3 11.12 13.14 (a) 6.7 9.10 5.8

(b) 5.10 7.8 6.9

L'alternative a, b est levée en considérant les hybrides *pinctae* issus du croisement avec *Oe. atrovirens*. Ceux-ci sont caractérisés par deux figures de diacynèse, l'une à deux bivalents, l'autre sans bivalents (tabl. 1). En comparant la formule du complexe *pingens* qui s'écrit: 1.13 2.10 3.4 5.8 6.9 7.14 11.12, à celles des complexes A et B, il apparaît que le complexe A, formule 27 (a), présente deux chromosomes identiques à *pingens*: 11.12 et 5.8 et qu'aucun chromosome du complexe B (cf. (26)) n'est identique aux chromosomes du complexe *pingens*. Nous en déduisons les données suivantes:

1) les plantes au génotype A-*pingens* présentent la figure 10,2,2. et celles au génotype B-*pingens* la figure 8.6.

(28) 2) des deux hypothèses pour le complexe A, la formule 27 (a) représente la formule exacte.

On peut donc écrire la répartition des 14 bras de chromosomes du

(29) complexe A: 1.4 2.3 11.12 13.14 6.7 9.10 5.8.

Connaissant du complexe B cinq chromosomes (cf. (26)), il est possible de prévoir la structure des deux derniers chromosomes, composés des bras 5, 6, 11 et 12. Les répartitions possibles de ces bras sont les suivantes:

(30) (c) 5.11 6.12

(d) 5.12 6.11

L'alternative entre (c) et (d) est levée grâce aux résultats des hybrides *curtae* issus du croisement *Oe. cockerelli* × *Oe. suzukiana*. Leurs figures de diacynèse sont 10,2,2. et 6,6,2. (tabl. 1). Le complexe *curtans* étant composé des chromosomes 1.7 3.4 5.8 2.10 9.12 6.11 13.14, la figure à deux bivalents est déterminée par l'appariement des complexes A et *curtans* (chromosomes homologues: 5.8 et 13.14). Il en découle que:

(31) les plantes à figure de diacynèse 10,2,2. sont de génotype A-*curtans* et celles à figure 6,6,2. de génotype B-*curtans*, l'unique bivalent étant formé par les chromosomes homologues 13.14 (cf. (26)).

(32) Or, la garniture chromosomique du complexe *curtans* (écrit ci-dessus)

est composée du chromosome 6.11 qui caractérise la formule 30 (d). Si celle-ci était exacte, nous aurions deux bivalents en diacinese complexe B-*curtans*, ce qui n'est pas conforme à l'expérience (cf. (31)). Donc la formule 30 (c) est la seule vraisemblable et le complexe B s'écrit:

(33) complexe B: 1.4 2.3 7.10 8.9 13.14 5.11 6.12 (cf. (28, a) et (29)).

En s'appariant, les complexes A (29) et B (33) donnent bien la figure de diacinese 8,2,2,2, caractéristique d'*Oe. suzukiana* (Pl. I, photo 4):

complexe A: $\begin{pmatrix} 5.8 & 9.10 & 7.6 & 12.11 \end{pmatrix}$ $\begin{pmatrix} 1.4 \end{pmatrix}$ $\begin{pmatrix} 2.3 \end{pmatrix}$ $\begin{pmatrix} 13.14 \end{pmatrix}$
complexe B: $\begin{pmatrix} 8.9 & 10.7 & 6.12 & 11.5 \end{pmatrix}$ $\begin{pmatrix} 1.4 \end{pmatrix}$ $\begin{pmatrix} 2.3 \end{pmatrix}$ $\begin{pmatrix} 13.14 \end{pmatrix}$

Les deux formules chromosomiques expliquent toutes les figures de diacinese des F₁ (en annexe sont développées les formules chromosomiques de l'ensemble des lots F₁). Leur connaissance permet de définir tous les génotypes correspondant aux figures de diacinese.

b—Les complexes *nippovelans* et *hantohookeri*:

Par leur structure, les complexes A et B sont proches du complexe *hookeri* de la forme Johansen et de celui de la souche de Vries. Ils en diffèrent chacun par deux translocations qui se sont réalisées de la manière suivante:

—pour le complexe A:

<i>hookeri</i> de Vries	1.2←→3.4	5.6←→7 8	9.10	11.12	13.14
	↓	↓			
Complexe A	1.4 2.3	5.8 6.7	9.10	11.12	13.14

—pour le complexe B:

<i>hookeri</i> forme Johansen	1.2←→3.4	5.6←→11.12	7.10	8.9	13.14
	↓	↓			
Complexe B	1.4 2.3	5.11 6.12	7.10	8.9	13.14

Ce schéma de parenté avec des complexes *hookeri* du continent nord-américain démontre que les deux complexes d'*Oe. suzukiana* sont bien de structure *hookeri* et appartiennent au groupe des complexes *hookeri* ou groupe A dans la nomenclature de Stubbe.

Mais d'autres ressemblances avec des complexes connus sont à relever. Le complexe A d'*Oe. suzukiana* diffère par une translocation (1.2 et 3.4 ayant donné après échange 1.4 et 2.3) du complexe *velans*. Nous devrions observer chez les hybrides issus de parents à complexe *velans* (*lamarckiana*, *coronifera* et *conferta* et leurs mutants de translocation), des plantes F₁ ayant 5 bivalents et 1 anneau de 4 chromosomes en diacinese (cf. annexe, I). Or ces plantes au génotype *velans*-complexe A n'apparaissent pas (tabl. I). Elles sont en réalité éliminées et leur létalité explique le taux de germination faible des graines des plantes F₁ à complexe *velans* que nous avons signalé plus haut dans la partie descriptive des F₁. Les graines qui ne germent pas contiennent des embryons létaux, car les deux génomes haploïdes sont incompatibles dans leur combinaison diploïde. La combinaison complexe A-complexe *velans* se comporte donc comme une combinaison homozygote létale qui apparaît dans la descendance de certaines *Oenotheres* hétérozygotes (cf. Renner 1917b). Tout en étant factoriellement

différents, les complexes A et *velans*, tous deux des complexes du groupe *^hhookeri*, ont donc une parenté génétique.

C'est la raison pour laquelle le complexe A est appelé *nippovelans* pour le distinguer du complexe *velans* des espèces européennes¹.

Pour dénommer le complexe B, nous avons choisi de rappeler sa parenté structurale avec les complexes *^hhookeri* du plateau californien, centre génique de ce groupe. Le complexe B est appelé *hantohookeri*, c'est à dire complexe *hookeri* du massif Kii-Hanto.

Dans son centre génique, la section *Hookeri* est principalement composée d'espèces homozygotes de structure. Mais en périphérie de l'aire, vers l'est (états d'Utah, New Mexico, Oklahoma) les populations d'*Oe. hookeri*, déjà évoquées dans la partie descriptive, présentent en diacynèse des figures à anneau dont la taille varie entre 4, 6 et 8 chromosomes (Cleland 1972). *Oe. suzukiana* est analogue pour le Japon à ces *Oenothera hookeri* hétérozygotes de structure. Ces dernières ont en commun avec le complexe *nippovelans* les chromosomes 1.4, 2.3, 5.8, 11.12 et 13.14; Le chromosome 9.10 est caractéristique des populations homozygotes de structure; Le chromosome 6.7 est propre à l'espèce japonaise. De son côté le complexe *hantohookeri* est identique au complexe femelle d'*Oe. Jamesii* (de la station de Norman, état d'Oklahoma), à l'exception des bras 1, 2, 3 et 4. Il se confirme donc qu'*Oe. suzukiana* appartient par la structure de ses complexes au groupe des espèces *hookeri* hétérozygotes de structure.

2) La composition factorielle des complexes

Les deux complexes sont homozygotes par les caractères suivants: le port élevé avec une très longue inflorescence, la tige verte, ponctuée, faiblement pubescente, la feuille à bord régulièrement denté et à nervure incolore, le bouton floral à très long hypanthium et aux sépales non striés terminés par des pointes longues non accolées. Ils sont hétérozygotes pour la forme de la feuille et la taille des sépales et des pétales. Mais, comme le phénotype des deux complexes n'apparaît que dans deux lots F_1 (F_1 d'*Oe. nuda* et d'*Oe. lamarckiana*) et que les relations de dominance entre les complexes d'*Oe. suzukiana* et ceux de l'*oenothera* standard sont différents dans les deux lots, il est impossible d'attribuer avec certitude un phénotype à un complexe. Aussi est-ce à titre d'hypothèse que nous attribuons au complexe *nippovelans* la forme plus lancéolée de la feuille, le bouton floral plus court et trapu et la corolle de taille moyenne (entre 25 et 35 mm), et au complexe *hantohookeri* la forme ovale large de la feuille, le bouton floral élané et la corolle grande (entre 35 et 45 mm). Au niveau de l'espèce sont dominants l'allèle du complexe *nippovelans* déterminant la forme de la feuille et l'allèle du complexe *hantohookeri* déterminant la forme du bouton floral et de la fleur. En résumé, l'hétérozygotie des deux complexes porte sur un faible nombre de caractères.

¹ Une autre ressemblance structurale est à signaler: celle des complexes *nippovelans* et *flavens*. Leur combinaison est bien viable. Elle donne en diacynèse 5 bivalents et un anneau de 4 chromosomes (tabl. 1). Mais dans ce cas la ressemblance structurale n'est qu'une convergence de forme, car *flavens* appartient au groupe des complexes *biennis*.

La constance du phénotype "*suzukiana*", indépendant de la structure chromosomique, trouve ainsi son explication. Les deux complexes étant homozygotes pour la majorité des caractères, la plante diploïde homozygote de structure présente le même phénotype que la plante hétérozygote et seule une analyse structurale pourra montrer lequel des deux complexes est à l'état homozygote.

De même les translocations qui ont conduit aux nouvelles figures de caténation à partir de la figure 8, 2, 2 2., ont abouti à un simple remaniement chromosomique sans modification de phénotype.

3) L'isogamétie des complexes

Disposant en moyenne de 10 plantes par lot a figure de diacynèse connue, il est possible d'estimer la ségrégation des hybrides *hantohookeri* et *nippovelutinae* dans les différents lots F₁. En sommant d'une part le nombre de plantes *hantohookeri* et d'autre part le nombre de plantes *nippovelutinae* de l'ensemble des lots F₁ (les lots F₁ dans lesquels les deux types d'hybrides ne sont pas séparables par la caryologie sont exclus de ce calcul), on obtient les résultats suivants:

Croisement	nbre. de plantes <i>nippovelutinae</i>	nbre. de plantes <i>hantohookeri</i>	total par croisement
<i>Oe. suzukiana</i> × <i>Oe. standard</i>	51 (56%)	40 (44%)	91
<i>Oe. standard</i> × <i>Oe. suzukiana</i>	70 (55%)	58 (45%)	128
Total par génotype d'hybride	121 (55%)	98 (45%)	219
			nbre. total de plantes analysées

Les proportions des deux types d'hybrides dans les croisements réciproques sont très homogènes entre elles ($\chi^2=0,08$; $P=0,77$) ce qui indique que l'espèce standard ne modifie pas les proportions de ségrégation. La ségrégation de type 1/1 n'est pas infirmée statistiquement ($\chi^2=2,42$; $P=0,12$), mais, à notre avis, la prépondérance des hybrides *nippovelutinae* dans les deux croisements peut être considérée comme significative.

On déduit qu'*Oe. suzukiana* se comporte dans les croisements avec d'autres espèces d'*Oenothera* comme une espèce véritablement isogamétique, les deux complexes donnent du pollen et des ovules viables suivant la ségrégation 1/1. Mais, lors de la fertilisation, le pollen et l'ovule de génotype *nippovelans* concurrencent légèrement le pollen et l'ovule de génotype *hantohookeri*.

La descendance de l'espèce, après fécondation, devrait être composée de 50% d'hétérozygotes de structure et 50% d'homozygotes de structure. Or, nous n'observons qu'environ 30% d'homozygotes de structure (cf. l'analyse floristique). Il est possible que des deux génotypes homozygotes diploïdes un seul soit viable; cette hypothèse de travail demande une étude ultérieure, comprenant l'analyse structurale de la plante à 7 bivalents et l'analyse de la population dans laquelle a été prélevé l'holotype.

4) La relation génome—plastome

Les deux complexes appartenant au groupe *hookeri*, le génome d'*Oenothera*

suzukiana s'écrit AA, suivant la nomenclature de Stubbe (1960, p. 211). Le type de plastome reste l'inconnue à résoudre.

Dans le sous-genre *Oenothera*, il existe 5 types de plastomes numérotés de I à V. Les plastomes IV et V ne sont pas à considérer pour *Oenothera suzukiana*, car toutes les espèces ayant ces plastomes présentent une inflorescence nutante. Notre choix se reporte sur les plastomes I, II et III. Ceux-ci regroupent toutes les espèces de la section *Strictae* Renner dont fait partie *Oe. suzukiana*.

Les plantes F_1 de génome AC, issues du croisement *Oe. suzukiana* $\times$ *Oe. atrovirens* demeurent au stade de plantule albinos et meurent au bout de 15 jours. Parmi les plastomes I, II et III, c'est, selon Stubbe, le génome AC dans le plastome I qui donne une plante à déficience chlorophyllienne nette sous le phénotype de plante périodiquement blanchâtre (AC/II, le phénotype de plante verte, AC/III celui de plante jaunâtre). Comme la déficience observée dans notre lot F_1 est beaucoup plus forte que celle prévue, on peut dire qu'*Oe. suzukiana* possède un plastome très proche du type I, mais différent des types II et III.

Le génome AB dans le plastome I se traduit par une plante jaunâtre (phénotype *lutescens*) et le même génome dans le plastome II ou III par une plante normalement verte.¹ Les F_1 de génome AB dans le plastome d'*Oe. suzukiana* sont les suivantes:

<i>Oenothera</i> standard du croisement	Phénotype de la plante F_1
<i>biennis</i>	plantes jaunâtres, chétives
<i>nuda</i>	certaines plantes vertes normales certaines plantes plus petites chétives
<i>rubricaulis</i>	idem
<i>suaveolens</i>	plantes jaunâtres, chétives.

Les lots F_1 de *Oe. biennis* et d'*Oe. suaveolens* présentent la déficience d'une plante dont la relation génome/plastome est AB/I. Pour les lots F_1 d'*Oe. rubricaulis* et d'*Oe. nuda*, cette déficience est plus faible et ne touche qu'une partie des plantes du lot F_1 . Suivant ces résultats, le plastome d'*Oe. suzukiana* est encore proche du plastome I.

Enfin, les plantes AA/I qui apparaissent dans les croisements *Oe. hookeri* $\times$ *Oe. suzukiana* et *Oe. franciscana* $\times$ *Oe. suzukiana* sont des plantes aussi vertes et vigoureuses que celles issues des croisements réciproques. Le plastome d'*Oe. suzukiana* montre donc les mêmes propriétés que le plastome I des espèces de la section *Hookeri*.

En résumé, à l'exception de ces derniers hybrides, nos résultats ne cadrent pas d'une manière exacte avec l'hypothèse de plastome I, mais ils ne l'infirmement pas. Il est probable que la classification de Stubbe des génomes et des plastomes,

¹ Les plantes AB/II et AB/III qui sont normalement vertes dans nos lots F_1 apparaissent dans la descendance de croisements où *Oe. suzukiana* joue le rôle de plante mâle (croisements avec *Oe. hoelscheri* et *Oe. suaveolens* pour les plantes AB/II, croisements avec *Oe. chicaginensis* et *Oe. lamarckiana* pour les plantes AB/III). Leur analyse ne nous permet donc pas de tester le plastome d'*Oe. suzukiana*.

établie d'après les espèces du sous-genre *Oenothera* de la flore nord-américaine et de la flore européenne, soit insuffisante pour les *Oenothères* de la flore du Japon. Cependant dans l'état actuel de nos connaissances, nous pouvons dire qu'*Oe. suzukiana* appartient au plastome I caractéristique des espèces de la section *Hookeri*. La relation génome/plastome s'écrit: AA/I. Génome et plastome sont compatibles et donnent une plante verte.

Conclusion

L'analyse cytogénétique faite sur des hybrides interspécifiques démontre qu'*Oe. suzukiana* est une plante hétérozygote de structure, homozygote factorielle pour la majorité des caractères, isogamétique pouvant donner dans la descendance des plantes homozygotes de structure. Cet ensemble de caractères cytogénétiques confirme son appartenance à la section *Hookeri* du sous-genre *Oenothera* (Munz 1949).

Dans cette section, principalement composée d'homozygotes factorielles et de structure, elle fait partie d'un groupe d'espèces peu nombreuses qui, en périphérie du plateau californien, vont le plus loin vers l'Est, en bordure de la plaine nord-américaine, région où elles viennent en contact avec les espèces de la section *Strigosae* (Cleland 1972). Une telle parenté peut être mise en évidence grâce aux caractères génétiques originaux du sous-genre *Oenothera*: système de translocation, type de complexe et type de plastome. L'analyse cytogénétique est donc riche en enseignements taxonomiques et elle permet de déboucher sur des considérations phytogéographiques.

Conclusion générale

Diagnose d'*Oenothera suzukiana*

Planta biennis, matura 1,50 m–2 m alta, crassius virens, nulla parte nisi basi ramosa. Caulis e viridi pallens, pubescens, rubro colore tuberculatus in superiore parte et in axi florifero. Rosulae folium angustum, acutum, in apice latius et ad petiolum gradatim tenuius; 10–14 cm. longum, 2–3,5 cm latum; non marginatum, non maculatum, sparsim denticulatum, nervi quibus nullus color est. Caulis folium in basi petiolatum, postea sessile, longum, angustum, acutum, denticulatum, cujus pars inferior tertia latissima est; 12–18 cm longum, 2,3–3,7 cm latum; nervis nullus color est. Axis florifer erectus. Inferior bractea est longior quam fructus, superioris bractee apex extrinsecus reflexus. Gemma floris alta et gracilis. Calycis segmenta e viridi pallentia, pilosa, spicis terminalibus conjunctis, 6–10 mm longibus, Hypanthium viride, rigidum, in apice latius, 36–48 mm longum. Petala maxima, flava, plana, obcordata, circa 4 cm. longa. Stamen 15 mm longum; pistillum staminibus longius. Fructus crassus, 30–40 mm longus, cui, juniore aetate, valvae sunt rubro colore striatae. Semina angulosa, 1,4–1,6 mm longa.

Pollini duo ordines granorum: grana viva et grana vacua (20%); imago diacineseos constat ex anulo 8 chromosomatum atque 3 bivalentibus chromosomatibus.

Planta heterozygota, isogameta, cujus genotypus e complexionibus quae nip-

povelans et hantohookeri nominantur, constat. Atque, in utraque complexione, chromosomatum brachia tali ordine disponuntur:

nippovelans: 1.4 2.3 13.14 5.8 9.10 7.6 12.11

hantohookeri: 1.4 2.3 13.14 8.9 10.7 6.12 11.5

Si inspicimus magnitudinem petalorum hypanthiique, *Oenothera suzukiana* inter *Oenotheram hookeri* T. et G. et *Oenotheram jamesii* T. et G. esse videtur. Si inspicimus caulem in basi ramosum, breves pilos, folia crassius virentia, bracteas extrinsecus flexas, similis *Oenotherae hookeri* T. et G. subsp. *griseae* (Bartlett) Munz. esse videtur.

Holotypus: circum Koyaguchi, in valle fluminis Kino, in septentrionali parte montis Kii-Hanto (in provincia Wakayama). Asservatur in herbario Instituti botanici Insulae (Lille) et Argentorati (Strasbourg). Et colitur in botanicis Hortis earumdem urbium.

Cette première étude d'une espèce de la section *hookeri* du sous-genre *Oenothera* du Japon apporte des données nouvelles sur la phytogéographie du sous-genre *Oenothera* dans l'hémisphère Nord. La flore européenne est composée principalement d'espèces des sections *Biennis* et *Parviflorae*, espèces qui se trouvent sur la côte atlantique nord-américaine. Du côté opposé, la côte pacifique est colonisée par les espèces de la section *hookeri*. Or, nous savons maintenant que la flore japonaise comprend une espèce de cette section *hookeri*, section totalement inconnue en Europe. Nous trouvons donc, dans la distribution des taxons du sous-genre *Oenothera*, une symétrie remarquable entre le continent nord-américain d'une part, l'Europe et le Japon d'autre part: les taxons qui ont migré vers l'Est sont les mêmes que ceux de la côte atlantique, et les taxons qui ont migré vers l'Ouest sont les mêmes que ceux de la côte pacifique. Une telle répartition ne peut être fortuite. Elle prouve que le continent nord-américain est bien le centre génique du sous-genre *Oenothera*.

Zusammenfassung

Oenothera suzukiana R. Jean et R. Linder, die wir Herrn Professor Tokio SUZUKI aus Ooita widmen, ist eine *Oenothera* der Untergattung *Oenothera*, Sektion *Hookeri*. Sie wurde bei Koyaguchi, im Norden des Kii-Hanto Gebirges, Provinz Wakayama, gefunden. Diese *Oenothera* zeichnet sich durch folgende Merkmale aus: hohe Staude, besonders an der Basis verzweigt; Stiele hellgrün, in der oberen Hälfte rot getupft, kurzhaarig; Blatt oval bis länglich-lanzettlich, spitz, weisnervig, auf der dorsalen Seite fein behaart; Infloreszenz aufrecht mit auswärts gebogenen Brakteenspitzen; Blütenknospen sehr gross, wegen der Länge des Hypanthiums (4 cm.), etwas kleiner als bei *Oe. Jamesii*; Kronblätter 4 cm. lang; Blüte mässig langgrifflig. Das Pollenbild zeigt zwei Körnerklassen: die normalen lebenden Körner und die leeren Körner (20%). Das Diakinesebild der männlichen Meiocyten zeigt einen Ring von acht Chromosomen und drei Bivalenten. (Latainiche Diagnose am Schluss).

Die chromosomal-strukturellen und die genetischen Merkmale bestätigen,

dass *Oenothera suzukiana* der Sektion *Hookeri* zugehört. Die Komplexe, die sich in der Meiosis aufspalten, nennen wir *nippovelans* und *hantohookeri*. Sie sind zugleich im Pollen und in den Eizellen aktiv. Die Chromosomenformel ist folgende:

— *nippovelans*: 5.8 9.10 7.6 12.11 1.4 2.3 13.14
 — *hantohookeri*: 8.9 10.7 6.12 11.5 1.4 2.3 13.14

Die zwei Komplexe sind strukturell der *Oe. hookeri* T. und G., *forma Johansen* sehr nahe, deren Genom als primär betrachtet wird.

Phenotypisch sind die zwei Komplexe in den meisten F₁-Hybriden nicht unterscheidbar. Nur in einigen F₁-Typen ist der *hantohookeri*-Phenotyp durch ein breiteres Blatt, eine längere Blütenknospe und eine grössere Blüte (Kronblatt 3,5–4,5 cm. lang) gekennzeichnet. Dagegen zeigt der *nippovelans*-Phenotyp ein lanzettliches Blatt, eine kürzere Blütenknospe und eine kleinere Blüte (Kronblätter zwischen 2,5 und 3,5 cm. lang).

Die Genom/Plastom Kombination gehört dem AA/I Typus an, der die *Hookeri* Sektion charakterisiert. Ausserdem ergibt *nippovelans* mit *velans* eine inkompatible Kombination, die einer homozygotischen Kombination ähnlich ist.

Die Analyse der *Oe. suzukiana* führt zu der phytogeographischen Schlussfolgerung die den nordamerikanischen Kontinent als Genzentrum für die Untergattung *Oenothera* bestätigt.

Annexe: Figure de diacinese des hybrides F₁ d'*Oe. suzukiana*
 transcrites en formule chromosomique.

I. Hybrides au complexe *Nippovelans*

<i>nippovelans</i>	1.4	3.2	5.8	7.6	9.10	11.12	13.14	4,4,2,2,2.
^h <i>hookeri</i>	4.3	2.1	8.7	6.5	9.10	11.12	13.14	(pl. II, 4)
<i>nippovelans</i>	5.8	7.6	1.4	2.3	9.10	11.12	13.14	4,2,2,2,2.
<i>flavens</i>	8.7	6.5	1.4	2.3	9.10	11.12	13.14	
<i>nippovelans</i>	5.8	14.13	9.10	1.4	2.3	6.7	11.12	6,2,2,2,2.
<i>undans</i>	8.14	13.9	10.5	1.4	2.3	6.7	11.12	
<i>nippovelans</i>	5.8	13.14	9.10	1.4	2.3	6.7	11.12	6,2,2,2,2.
<i>elongans</i>	8.13	14.9	10.5	1.4	2.3	6.7	11.12	
<i>nippovelans</i>	1.4	3.2	5.8	9.10	7.6	11.12	13.14	6,4,2,2.
^h <i>franciscana</i>	4.3	2.1	8.9	10.7	6.5	11.12	13.14	
<i>nippovelans</i>	1.4	3.2	10.9	6.7	14.13	5.8	11.12	10,2,2.
<i>pingens</i>	4.3	2.10	9.6	7.14	13.1	5.8	11.12	
<i>nippovelans</i>	1.4	3.2	10.9	12.11	6.7	5.8	13.14	10,2,2.
<i>curtans</i>	4.3	2.10	9.12	11.6	7.1	5.8	13.14	
<i>nippovelans</i>	1.4	9.10	13.14	8.5	6.7	12.11	3.2	14.
<i>rubens</i>	4.9	10.13	14.8	5.6	7.12	11.3	2.1	
<i>nippovelans</i>	2.3	6.7	5.8	9.10	12.11	13.14	1.4	12,2.
<i>albicans</i>	3.6	7.5	8.9	10.12	11.13	14.2	1.4	
<i>nippovelans</i>	5.8	13.14	9.10	7.6	1.4	3.2	11.12	8,4,2.
^h <i>blandina</i>	8.13	14.9	10.7	6.5	4.3	2.1	11.12	
<i>nippovelans</i>	5.8	9.10	4.1	6.7	2.3	11.12	13.14	8,2,2,2.
<i>calvens</i>	8.9	10.4	1.6	7.5	2.3	11.12	13.14	
<i>nippovelans</i>	1.4	9.10	7.6	5.8	14.13	12.11	3.2	14.
<i>glabrans</i>	4.9	10.7	6.5	8.14	13.12	11.3	2.1	

<i>nippovelans</i>	1.4	14.13	8.5	6.7	10.9	12.11	3.2	14.
<i>quaerens</i>	4.14	13.8	5.6	7.10	9.12	11.3	2.1	(pl. II, 6)
<i>nippovelans</i>	1.4	9.10	7.6	5.8	14.13	12.11	3.2	14.
<i>aemulans</i>	4.9	10.7	6.5	8.14	13.12	11.3	2.1	
<i>nippovelans</i>	1.4	3.2	8.5	11.12	6.7	9.10	13.14	10,2,2.
<i>tingens</i>	4.3	2.8	5.11	12.6	7.1	9.10	13.14	
<i>nippovelans</i>	1.4	7.6	9.10	3.2	11.12	14.13	5.8	8,4,2.
<i>laxans</i>	4.7	6.9	10.3	2.1	12.14	13.11	5.8	(pl. II, 11)
<i>nippovelans</i>	2.3	9.10	12.11	6.7	8.5	1.4	13.14	10,2,2.
<i>punctulans</i>	3.9	10.12	11.6	7.8	5.2	1.4	13.14	

II. Hybrides au complexe *Hantohookeri*

<i>hantohookeri</i>	1.4	3.2	5.11	12.6	7.10	9.8	13.14	4,4,4,2.
^b <i>hookeri</i>	4.3	2.1	11.12	6.5	10.9	8.7	13.14	(pl. II, 5)
<i>hantohookeri</i>	5.11	12.6	7.10	9.8	1.4	2.3	13.14	4,4,2,2,2.
<i>flavens</i>	11.12	6.5	10.9	8.7	1.4	2.3	13.14	(pl. II, 14)
<i>hantohookeri</i>	5.11	12.6	7.10	8.9	13.14	1.4	2.3	6,4,2,2.
<i>undans</i>	11.12	6.7	10.5	9.13	14.8	1.4	2.3	(pl. II, 10)
<i>hantohookeri</i>	5.11	12.6	7.10	8.9	14.13	1.4	2.3	6,4,2,2.
<i>elongans</i>	11.12	6.7	10.5	9.14	13.8	1.4	2.3	
<i>hantohookeri</i>	1.4	3.2	5.11	12.6	7.10	8.9	13.14	4,4,2,2,2.
^b <i>franciscana</i>	4.3	2.1	11.12	6.5	7.10	8.9	13.14	
<i>hantohookeri</i>	5.11	12.6	9.8	1.4	3.2	10.7	14.13	6,8.
<i>pingens</i>	11.12	6.9	8.5	4.3	2.10	7.14	13.1	
<i>hantohookeri</i>	1.4	3.2	10.7	5.11	6.12	9.8	13.14	6,6,2.
<i>curtans</i>	4.3	2.10	7.1	11.6	12.9	8.5	13.14	
<i>hantohookeri</i>	1.4	9.8	14.13	10.7	12.6	5.11	3.2	14.
<i>rubens</i>	4.9	8.14	13.10	7.12	6.5	11.3	2.1	
<i>hantohookeri</i>	2.3	6.12	10.7	5.11	13.14	1.4	8.9	10,2,2.
<i>albicans</i>	3.6	12.10	7.5	11.13	14.2	1.4	8.9	(pl. II, 13)
<i>hantohookeri</i>	1.4	3.2	5.11	12.6	8.9	14.13	7.10	4,4,4,2.
^b <i>blandina</i>	4.3	2.1	11.12	6.5	9.14	13.8	7.10	
<i>hantohookeri</i>	5.11	12.6	7.10	9.8	1.4	3.2	7.10	8,4,2.
<i>velans</i>	11.12	6.7	10.9	8.5	4.3	2.1	7.10	(pl. II, 2,8,15)
<i>hantohookeri</i>	1.4	10.7	5.11	12.6	2.3	8.9	13.14	8,2,2,2.
<i>calvens</i>	4.10	7.5	11.12	6.1	2.3	8.9	13.14	
<i>hantohookeri</i>	1.4	9.8	14.13	12.6	5.11	3.2	7.10	12,2.
<i>glabrans</i>	4.9	8.14	13.12	6.5	11.3	2.1	7.10	
<i>hantohookeri</i>	1.4	14.13	8.9	12.6	5.11	3.2	7.10	12,2.
<i>quaerens</i>	4.14	13.8	9.12	6.5	11.3	2.1	7.10	
<i>hantohookeri</i>	1.4	9.8	14.13	12.6	5.11	3.2	7.10	12,2.
<i>aemulans</i>	4.9	8.14	13.12	6.5	11.3	2.1	7.10	(pl. II, 3)
<i>hantohookeri</i>	1.4	3.2	8.9	10.7	5.11	6.12	13.14	8,2,2,2.
<i>tingens</i>	4.3	2.8	9.10	7.1	5.11	6.12	13.14	
<i>hantohookeri</i>	1.4	7.10	3.2	5.11	13.14	12.6	9.8	6,8.
<i>laxans</i>	4.7	10.3	2.1	11.13	14.12	6.9	8.5	
<i>hantohookeri</i>	2.3	9.8	7.10	12.6	11.5	1.4	13.14	10,2,2.
<i>punctulans</i>	3.9	8.7	10.12	6.11	5.2	1.4	13.14	

III. Formule chromosomique d'hybrides F₁ prévisibles mais non apparus

<i>nippovelans</i>	1.4	3.2	5.8	6.7	9.10	11.12	13.14	4,2,2,2,2,2.
<i>velans</i>	4.3	2.1	5.8	6.7	9.10	11.12	13.14	

Bibliographie

- Baerecke, M. L. 1944. Zur Genetik und Cytologie von *Oenothera ammophila* Focke, *Bauri* Boedijn, *Beckeri* Renner, *parviflora* L., *rubricaulis* Klebahn, *silesiaca* Renner. *Flora* **138**: 57–92.
- Bartlett, H. H. 1914a. Systematic studies on *Oenothera* IV. *Oenothera franciscana* and *Oe. venusta* spp. nov. *Rhodora* **16**: 33–37 (Plates 107 et 108).
- 1914b. An account of the cruciate flowered *Oenotheras* of the subgenus *Onagra*. *Am. J. Bot.* **1**: 226–243.
- Boedijn, K. 1924. Die systematische Gruppierung der Arten von *Oenothera*. *Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbl.* **32**: 354–362.
- Borbas, V. 1903. Az *Oenothera* hazankban. *Magy. Bot. Lapok* **2**: 243–248, selon Rostanski, 1965.
- Catcheside, G. G. 1940. Structural analysis of *Oenothera* complexes. *Proc. Roy. Soc. London, B* **128**: 509–535.
- Cleland, R. E. 1962. Cytogenetics of *Oenothera*. *Adv. Genetics* **11**: 147–334.
- 1972. The Evolution of the North American *Oenotheras* (Subgenus *Oenothera*, p. 227–302. In *Oenothera* Cytogenetics and Evolution, 370 p., Academic Press, London.
- Blakeslee, A. F. 1931. Segmental interchange, the basis of chromosomal attachments in *Oenothera*. *Cytologia* **2**: 175–233.
- and Hammond, B. M. 1950. Analysis of segmental arrangements in certain races of *Oenothera*. *Indiana Univ. Publ. Sci.* **16**: 10–72.
- Desfontaines, R. L. 1804. *Oenothera suaveolens*. In *Tableau de l'Ecole de Botanique du Muséum d'Histoire Naturelle*, Ed. I., p. 169.
- De Vries, H. 1895. Sur l'introduction de l'*Oenothera lamarckiana* dans les Pays-Bas. *Nederl. Kruidkundig Arch. II Ser. IV*: 579–589.
- 1913. Gruppenweise Artbildung. 365p. Gebr. Bontraeger, Berlin.
- 1917. *Oenothera lamarckiana* mut. *velutina*. *Bot. Gaz.* **63**: 1–24.
- 1918. Mutations of *Oenothera suaveolens* Desf. *Genetics* **3**: 1–26.
- Emerson, S. H. and Sturtevant, A. H. 1931. Genetical and cytological studies in *Oenothera* III. The translocation hypothesis. *Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbl.* **59**: 395–419.
- Jean, R. 1974a. La létalité pollinique dans le système génétique du sous-genre *Eu-Oenothera*. Thèse, Lille.
- 1974b. Les mutants de translocation d'*Oe. coronifera* et d'*Oe. conferta*. *Inf. ann. Cary. et Cytogén.* **7** (sous presse).
- 1975. Les *Oenothera* de Belgique dans l'herbier du Jardin botanique national. *Dumortiera* **3**: 19–25.
- , Lambert, A.-M. et Linder, R. 1966a. Analyse cytogénétique de l'*Oenothera nuda* Renner. *Bull. Soc. bot. Nord Fr.* **19**: 6–26.
- , — et Linder, R. 1966b. Détermination de la formule chromosomique d'*Oenothera nuda* Renner. *C. R. Acad. Sci., Paris, D* **262**: 548–551.
- et Linder, R. 1977. Etude cytogénétique d'*Oenothera atrovirens* Shull et Bartlett 1914, nouvelle adventice en Europe. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **124**: 427–443.
- Klebahn, H. 1913. Formen, Mutationen und Kreuzungen bei einigen *Oenotheren* aus der Lüneburger Heide. *Jahrb. Wiss. Anst.* **31**: Beih. **3**: 1–64, 11 tableaux.
- Kappus, A. 1957. Wilde *Oenotheren* in Südwestdeutschland. *Zeitschr. ind. Abst. -u. Vererbl.* **88**: 38–55.
- Linder, R. 1957. Les *Oenothera* récemment reconnus en France. *Soc. bot. Fr.* **104**: 515–524.
- 1957. Clef provisoire des *Oenothères* reconnues en France. *Bull. Centre Et. Rech. Scient. Biarritz* **1**: 571–576.
- 1959. Les *Oenothères* et leurs particularités. *Bull. Soc. bot. Nord Fr.* **12**: 95–101.
- 1961. La caryosystème particulière des *Oenothères*. *Rev. Cytol. et Biol. Vég.* **25**: 343–347.
- 1965. *Oenothera* L. in "Flore d'Alsace," éd. par la Société d'Etude de la Flore d'Alsace, 637 p. Strasbourg. p. 357–359.

- Linder, R., Jean, R. et Boutantin, M. 1957. Etude des *Oenothères* en Alsace. Bull. Soc. Hist. Nat., Colmar **48**: 21–49.
- et — R. 1969. *Oenothera ersteinensis*, espèce nouvelle. Bull. Soc. bot. Fr. **116**: 523–529.
- et — 1974. La répartition actuelle en Alsace des *Oenothères* du groupe *Eu-Oenothera*. Bull. Soc. Hist. Nat., Colmer **55**: 101–105.
- Makino's new Illustrated Flora of Japan 1969, révisée par Maekawa F., Hara H., Tuyama T., 18ème édition (par réimpression de la 1ère, 1961), The Hokuryukan Co., Tokyo.
- Munz, P. A. 1949. The *Oenothera hookeri* group. El Aliso **2**: 1–47.
- 1965. Subgenus *Oenothera* in North American Flora, Ed. The N. Y. Botanical Garden, Ser. II, pt. **5**: 120–136.
- Raven P. H. 1968. *Oenothera* L. in Flora Europaea II: 306–308. University Press, Cambridge.
- Renner, O. 1917a. Versuche über die gametische Konstitution der *Oenotheren*. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbl. **18**: 121–294.
- 1917b. Die tauben Samen der *Oenotheren*. Ber. dtsch. bot. Ges. **34**: 858–869.
- 1918. Weitere Vererbungsstudien an *Oenotheren*. Flora **111**: 641–667.
- 1937a. Wilde *Oenotheren* in Norddeutschland. Flora **31**: 182–226.
- 1937b. Über *Oenothera atrovirens* Sh. et Bartl. und über somatische Konversion im Erbgang des *cruciata*-Merkmals der *Oenotheren*. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbl. **64**: 91–124.
- 1942. Europäische Wildarten von *Oenothera*. Ber. dtsch. bot. Ges. **60**: 439–466.
- 1943. Kurze Mitteilung über *Oenothera*. Flora **36**: 325–334.
- 1956. Europäische Wildarten von *Oenothera* III. Planta **47**: 219–254.
- und Cleland, R. E. 1933. Zur Genetik und Zytologie der *Oenothera chicaginensis* und ihrer Abkömmlinge. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbl. **66**: 275–318.
- und Hirmer, U. 1956. Zur Kenntniss von *Oenothera* I. Über *Oe. conferta* n. sp. II. Über künstliche Polyploidie. Biol. Zentralb. **75**: 513–531.
- Rossmann, G. 1963. Analyse der *Oenothera coronifera* Renner. Flora **153**: 451–468.
- Rostanski, K. 1965. Some new taxa in the genus *Oenothera* L., subgenus *Oenothera*. Fragm. Flor. et Geobot. **4**: 499–523.
- 1965. The species of the genus *Oenothera* L. in *Silesia* (en polonais avec résumé anglais). Fragm. flor. et Geobot. **11**: 491–497.
- 1966. Die Arten der Gattung *Oenothera* L. in Ungarn. Acta bot. Acad. Sci. Hung. **12**: 337–349.
- 1968. Some new taxa in the genus *Oenothera* L., subgenus *Oenothera* L. Part II. Fragm. Flor. et Geobot. **14**: 189–195.
- Rudloff, C. F. 1929. Zur Kenntniss der *Oenothera purpurata* Klebahn und *Oe. rubricaulis* Klebahn. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererbl. **52**: 191–235.
- Stubbe, W. 1960. Untersuchungen zur genetische Analyse des Plastoms von *Oenothera*. Zeitschr. für Bot. **48**: 191–218.
- Torrey, J. and Gray, A. 1838–1843. A Flora of North-America, 2 volumes.
-