

Quelques Pollens d'Hybrides d'Abétacées

Par MADELEINE VAN CAMPO

(Reçu, le 28 février 1955)

Les grains de pollen d'Abétacées munis de ballonnets sont emportés très loin par des courants atmosphériques. N. POLUNIN signale que les pollens de Pin, captes dans l'atmosphère du Spitsberg en 1950, avaient dû parcourir une distance d'au moins 1000 kilomètres. Il est donc normal que nous trouvions parmi les Abétacées de nombreux hybrides. L'étude du pollen de ces hybrides offre un grand intérêt à la fois phylogénique et taxinomique.

Les Abétacées comprennent des genres dont les pollens portent des ballonnets (*Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudolarix*) et des genres dont les pollens n'en portent pas (*Larix*, *Pseudotsuga*). Les pollens des *Cordaites*, ancêtres des Conifères, portaient un vaste sac à air entourant le grain de pollen; à partir du Trias les pollens des Conifères présentent deux ballonnets; ainsi le vaste système anémochorique primitif se réduit; le sens de l'évolution est donc celui de la diminution de volume du sac à air; toutefois aucun intermédiaire n'avait été trouvé entre le stade à deux ballonnets et le stade à exine lisse tel qu'il apparaît chez le pollen des *Pseudotsuga*.

L'étude des pollens de l'hybride artificiel *Abies* × *vilmorini* = *Abies cephalonica* × *Abies pinsapo*, en provenance de l'arboretum de VILMORIN à Verrières-le-Buisson et de l'arboretum des Barres, nous a permis d'observer de nombreux stades depuis l'énorme sac à air jusqu'à l'absence de tout système anémochorique. Ces pollens ont été acéto-lysés et montés dans la gelatine glycérinée.

Les figures I, 1 et 2 montrent l'importance prise par les sacs à air; la figure I, 3 montre un pollen à peu près normal, l'épaisseur de la calotte étant toutefois considérable; la figure I, 4 laisse deviner trois ballonnets nettement déviés vers la partie distale (1) du pollen. En I, 5 nous voyons une tétrade dont les deux pollens inférieurs semblent de forme normale quoique de taille plus petite que la moyenne, les deux grains supérieurs étant avortés. La figure I, 6 montre un mode de réduction des deux ballonnets; la figure I, 7 un mode de réduction de la calotte par fractionnement. En I, 8 nous trouvons un grain subsphérique à calotte et à ballonnet réduits; en I, 9 le pollen tend vers le type sphérique sans sac à air enfin en I, 10 nous atteignons le type à exine lisse et mince; ce pollen devrait être sphérique mais il a été abîmé et plissé au cours de l'acéto-lysé comme le sont d'ailleurs les pollens de *Pseudotsuga*. Les pollens ont tous été présentés au même grossissement (370 X). Il est nécessaire d'indiquer que nous n'avons jamais constaté, au cours de nos nombreuses observations de pollens d'hybrides interspécifiques, chez des genres dépourvus de ballonnets: *Larix*, *Pseudotsuga*, l'apparition de sacs à air sous quelque forme que ce soit.

L'étude systématique des pollens des *Tsuga* a permis de clarifier la position de certaines espèces aberrantes.

Les pollens des *Tsuga* portent une calotte mais sont toujours dépourvus de ballonnets; or l'étude des pollens de *Tsuga longibracteata* CHENG, de *Tsuga crassifolia* Flous et de *Tsuga hookeriana* (MURR.) CAR. nous a révélé que ces pollens présentent des malformations, nous avons donc là un caractère d'hybridité; de plus l'apparition de ballon-

nets sur les pollens de type *Tsuga*, qui n'en présentent jamais chez les espèces pures, nous a conduit à penser que nous étions en présence d'hybrides intergénériques, un des parents apportant au pollen le caractère "ballonnet". H. GAUSSIN et moi-même avons essayé d'identifier les parents par l'étude de l'ensemble des autres caractères et nous sommes arrivés aux conclusions suivantes: *Tsuga longibracteata* CHENG serait un hybride entre *Tsuga chinensis* (FRANCH.) PRITZEL et *Keteleeria evelyniana* MASTERS et nous l'avons nommé: X *Tsugo-Keteleeria longibracteata* (CHENG) nob.

Tsuga hookeriana (MURR.) CAR. serait un hybride entre *Tsuga heterophylla* (RAFIN.?) SARGENT et *Picea sitchensis* (BONGARD) CARRIÈRE, il a été nommé: X *Tsugo-Picea hookeriana* (MURR.) nob.

Enfin *Tsuga crassifolia* Flous serait un hybride entre le précédent et *Picea engelmanni* (PARRY) ENGELMANN il est donc nommé: X *Tsugo-Piceo-Picea crassifolia* (Flous) nob.

Notons que la nature hybride de X *Tsugo-Picea hookeriana* s'est trouvée confirmée par les recherches de Melle Y. DE FÉRÉ sur les plantules; (elle émet l'hypothèse que l'hybridation est réalisable si les deux espèces ont au moins une formule cotylédonaire commune) et vérifiée par Melle A. VABRE.

Les pollens photographiés des *Tsuga* hybrides ont été prélevés dans des chatons secs et montés dans la gelatine glycérinée colorée au vert de méthyle.

Nous avons pu observer quelques rares pollens de X *Tsugo-Keteleeria longibracteata* de type *Keteleeria* fig. II, 1 et de rares pollens du type *Tsuga* fig. II, 2. La plupart des pollens examinés présentaient des malformations ou étaient avortés ou bien encore présentaient, avec des contours réguliers, de grandes variations dans les proportions de volume du corps du grain et des ballonnets. Les pollens de X *Tsugo-Keteleeria* étudiés ont été prélevés sur un échantillon, récolté au Yunnan, du Laboratoire forestier de Toulouse.

Les photographies de *Tsuga hookeriana* montrent en III, 1 un pollen type *Tsuga heterophylla*, en III, 2 un pollen type *Picea* enfin en III, 3 et 4, des pollens présentant à leur partie distale deux ballonnets mal conformés.

Chez X *Tsugo-Piceo-Picea crassifolia* le pollen étudié provenait du Laboratoire forestier de Toulouse où a été décrit le type par Melle F. Flous, tous les pollens examinés portaient des ballonnets aucun grain ne paraissant bien conformé. (Fig. IV, 1-4.)

Chez tous ces hybrides nous retrouvons le caractère commun d'avoir des ballonnets très nettement localisés à la partie distale du grain.¹⁾

Les variations de forme des pollens chez les hybrides d'Abétacées se révèlent donc particulièrement intéressantes à suivre et permettent des conclusions fructueuses soit sur les processus qui ont pu intervenir au cours de l'évolution des pollens soit sur la place, dans les classifications, de quelques groupes aberrants.

¹⁾ La partie distale d'un pollen est celle qui est tournée vers l'extérieur dans la tétrade.

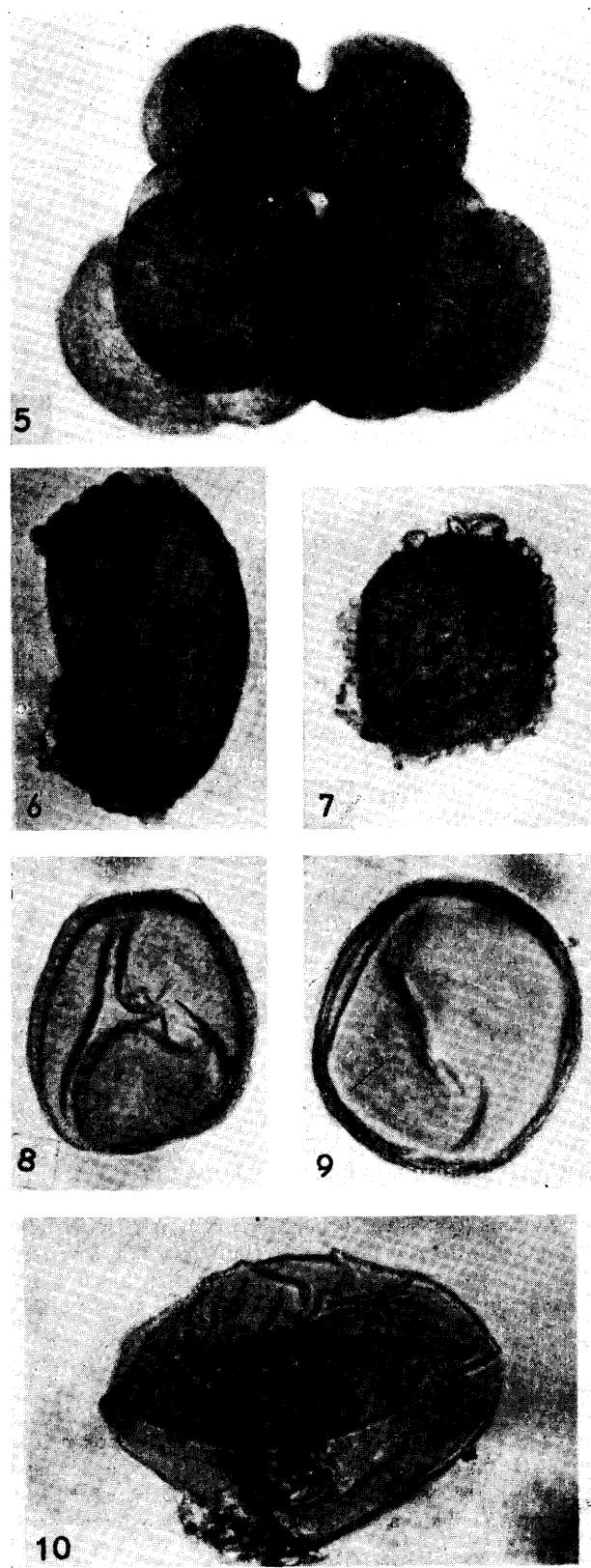
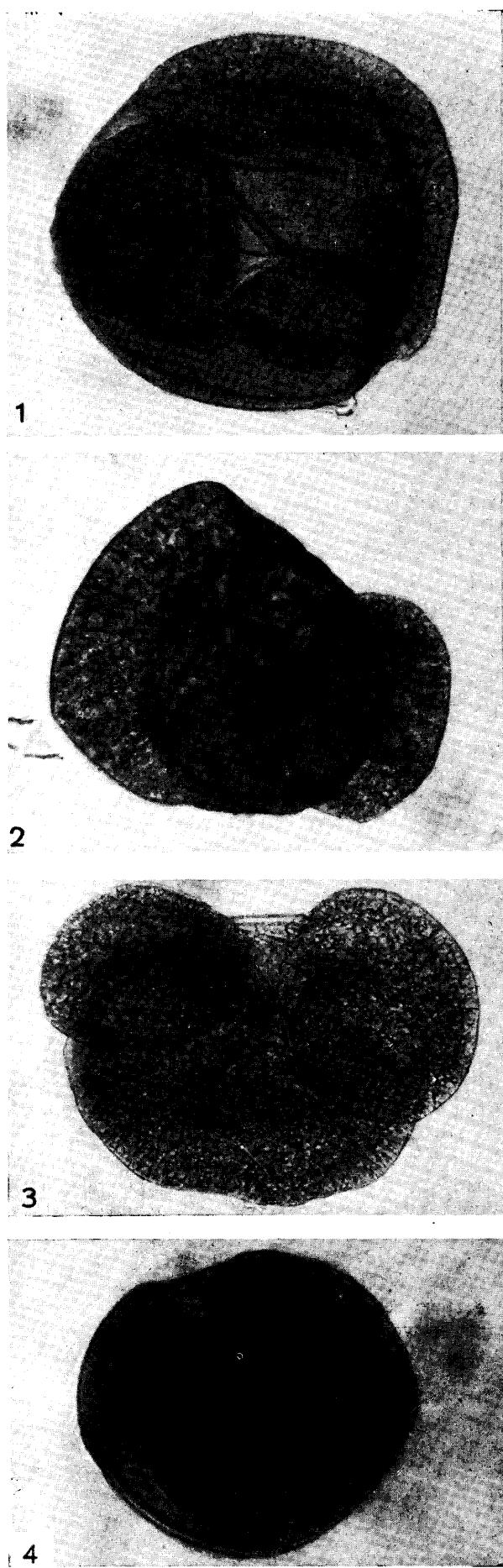


Fig. I, 1—10. Pollens de l'hybride artificiel *Abies × vilmorini*
= *Abies cephalonica* × *Abies pinsapo*. (Gr. 370 ×.)

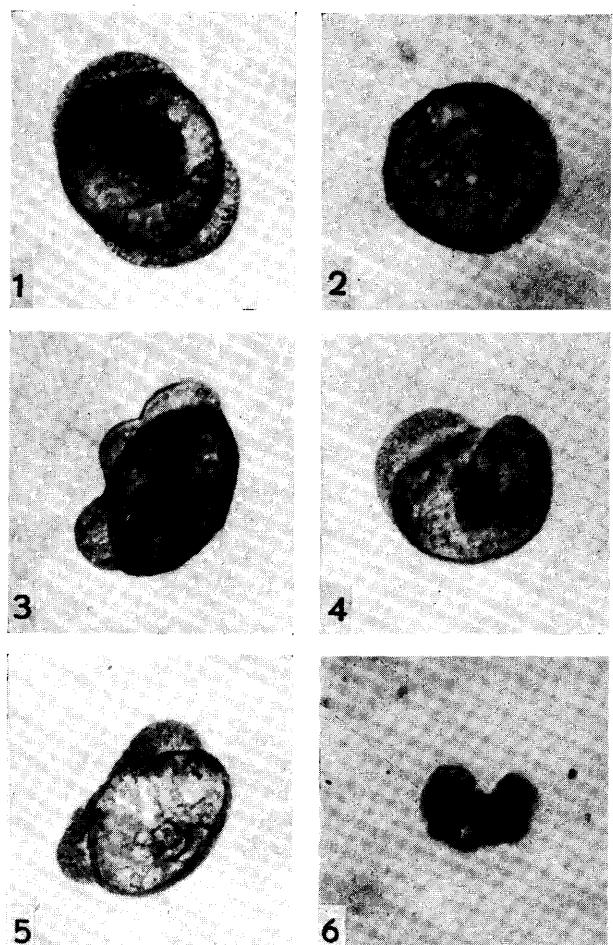


Fig. II, 1-6. Pollens de \times *Tsugo-Keteleeria longibracteata*. (Gr. = 370 \times .)

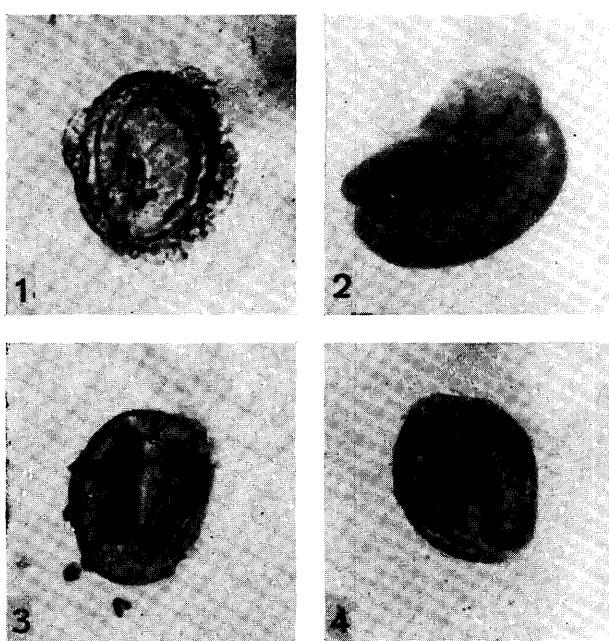


Fig. III, 1-4. Pollens de \times *Tsugo-Picea hookeriana*. (Gr. = 370 \times .)

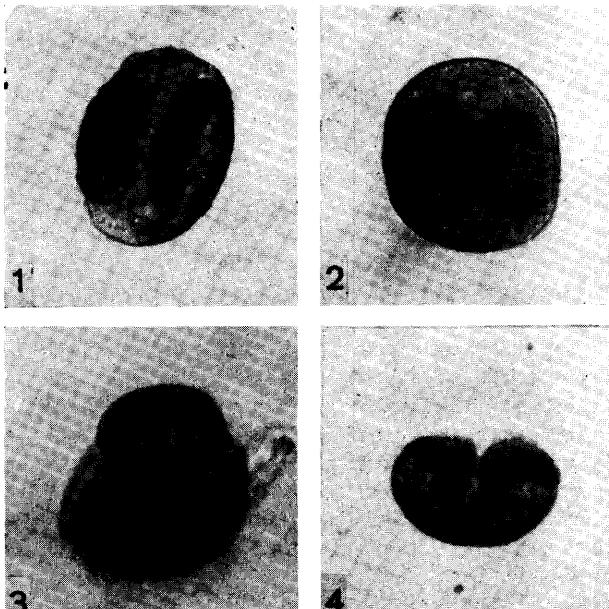


Fig. IV, 1-4. Pollens de \times *Tsugo-Piceo-Picea crassifolia*. (Gr. = 370 \times .)

Zusammenfassung

Titel der Arbeit: Einige Pollen von Hybriden der Abietaceen. —

Die Untersuchung des Pollens von dem künstlichen Bastarden *Abies* \times *vilmorini* (= *Abies cephalonica* \times *A. pinsapo*) aus dem Arboretum VILMORIN in Verrières-le-Buisson und aus dem Arboretum des Barres ergaben alle Übergänge von Pollenkörnern mit großem Luftsack bis zu solchen ohne ein anemochores Organ, die dann als Kugel erscheinen. — Andererseits haben Pollenuntersuchungen an *Tsuga longibracteata*, *Ts. crassifolia* und *Ts. hookeriana* Mißbildungen erkennen lassen, die auf Bastardcharaktere schließen lassen. Distal befinden sich an diesen Pollenkörnern Luftsäcke, und man vermutet deshalb einen gattungsfremden Elter, der normalerweise Luftsäcke am Pollenkorn besitzt. Die drei *Tsuga*-Formen werden wie folgt umbenannt:

- \times *Tsugo-Keteleeria longibracteata* (CHENG.) nob. = (2).
- \times *Tsugo-Picea hookeriana* (MURR.) nob. = (2).
- \times *Tsugo-Piceo-Picea crassifolia* (FLOUS) nob. = (2).

Summary

Title of the paper: Pollen of hybrids in Abietaceae. — Investigations made on pollen of the artificial hybrid \times *Abies vilmorini* (= *A. cephalonica* \times *A. pinsapo*) from the Arboretum VILMORIN at Verrières-le-Buisson and from the Arboretum des Barres revealed a considerable range of variation, from pollen grains with large air sacs to

those without anemochorous organs. — Furthermore pollen investigations on *Tsuga longibracteata*, *Ts. crassifolia* and *Ts. hookeriana* revealed unusual features from which their hybrid character must be concluded. On the distal side these pollen grains have large air sacs and therefore one specific parent must be assumed which normally possesses pollen grains with air sacs. These three forms of *Tsuga* receive new names as follows:

- \times *Tsugo-Keteleeria longibracteata* (CHENG.) nob. = (2).
- \times *Tsugo-Picea hookeriana* (MURR.) nob. = (2).
- \times *Tsugo-Piceo-Picea crassifolia* (FLOUS) nob. = (2).

Bibliographie

- (1) CAMPO, M. VAN: Recherches sur la phylogénie des Abiéinées d'après leurs grains de pollen. Travaux du Laboratoire forestier de Toulouse, t. II, 1ère section, vol. IV, art. 1 (1950). — (2) CAMPO,

M. VAN, et GAUSSSEN, H.: Sur quatre hybrides de genres chez les Abiétiées. Travaux du Laboratoire forestier de Toulouse, t. I, vol. IV, art. XXIV (1948). — (3) FÉRÉ, Y. DE: Les formes de jeunesse des Abiétiées. Ontogénie, Phylogénie. Travaux du

Laboratoire de Toulouse, t. II, 1ère section, vol. III, art. I (1952). — (4) VABRE, A.: L'hybride *Tsugo-Picea hookeriana* et ses parents, étude des plantules. Travaux du Laboratoire de Toulouse, t. I, vol. V, art. XV.

Genetic Implications of Long-distance Pollen Transport

By JONATHAN, W. WRIGHT

Northeastern Forest Experiment Station Upper Darby, Pennsylvania¹⁾

(Received for publication March 18, 1955)

Numerous published reports show that tree pollens can travel great distances. There is a possibility that a single pollen grain can travel 100 miles from a distant population, arrive in a viable condition, effect fertilization in the local population, and give rise to a local \times distant hybrid which is superior in vigor or adaptability to the local trees. Such a hybrid might then produce a superior selfed progeny to replace the local race in later generations. Or, the local \times distant hybrid could give rise to a new race through backcrossing to the local population.

To determine the probability of such an occurrence in nature, it is necessary to consider the probability of the various steps in this sequence of events.

DUFFIELD'S (1954) studies show that pollen can live for long periods under the proper conditions but that high humidities are detrimental to pollen viability. Pollen that travels only 10 or 25 miles would probably not lose its viability. However, a journey of 100 miles or more would probably subject the pollen to at least one night of high humidity, which might cause a reduction in pollen viability. Longer journeys of several nights' duration would probably affect pollen viability seriously.

When the pollen grain arrives in a viable condition, it can effect fertilization if the local and distant populations belong to the same species, or in many cases, to closely related species.

If the local and distant populations belong to the same geographic race, the local \times distant hybrid will have the same survival value as a local tree. If the two populations are separate races or species, the local \times distant hybrid may have an advantage or disadvantage over the local stock. Such an advantage or disadvantage has to be calculated separately for each case.

Available data from F_1 hybrids in *Pinus* and *Populus* indicate that local \times distant hybrids involving different species would not be at a reproductive disadvantage to local trees (RIGHTER, 1946; Northeastern Forest Experiment Station, unpublished data).

It is improbable that a new race would result from the selfing of a single local \times distant hybrid. Selfed progenies reported thus far in *Pinus* and *Picea* (JOHNSON, 1945; GUSTAFSSON and LANGLET, 1953; Northeastern Forest Experiment Station, unpublished data) have grown much slower than crosspollinated progenies, indicating that they would be incapable of surviving in nature. It is also improbable that a new race would result from crosses between two simultaneously produced neighboring hybrids. If the probability is 10^{-6} that a single tree is a local \times distant hy-

brid, the probability is 10^{-12} that two neighboring trees are local \times distant hybrids. Thus the infiltration of genes into the local population would probably require backcrossing to the local population.

SEWALL WRIGHT's studies (1943 and earlier papers as quoted by DOBZHANSKY, 1937) provide a means of estimating the genetic consequences of long-distance hybridization. Following are some of the terms used in his calculations:

N_u = the number of breeding individuals in the random breeding unit (panmictic unit, the largest population within which crossing takes place at random).

N_i = the number of breeding individuals in the local population under consideration. This number is arbitrarily defined in continuous populations.

K_i = N_i/N_u , the number of random breeding units in the population under consideration.

m = long-distance migration rate or the proportion of local \times distant hybrids to local trees in the population under consideration. Basing the rate on number of hybrids produced eliminates the need for considering differences in pollen viability or crossability.

s = selection pressure, defined as $(1 - S_A)/S_a$ where S_A is the survival frequency of gene **A** and S_a is the survival frequency of its allele **a**. For example, there is a selection pressure of 0.001 in favor of gene **a** if for every 1,000 **a** genes that survive only 999 **A** genes survive (assuming equal numbers of **a** and **A** to start with).

Effects of Long-distance Migration between Isolated Populations

The calculations of SEWALL WRIGHT (quoted in DOBZHANSKY, 1937) for island models are applicable if the local and distant populations are isolated by a gap across which pollen does not usually travel. In the absence of selection, a migration rate of $m = \frac{1}{2} N_i$ (1 local \times distant hybrid per two generations) is the critical value. Lower migration rates will permit random genetic differentiation between the populations. Migration rates of $m = 4/N_i$ (4 hybrids per generation) or higher will cause the local and distant populations to become the same genetically.

Selection changes the picture, permitting more differentiation with given migration rates. With a selection pressure of $s = 2/N_i$ in favor of the local genes and a long-distance migration rate of $m = 2/N_i$ there will be little genetic differentiation between the local and distant populations. However, if there is selection pressure of $20/N_i$ or greater in favor of a local gene, that gene will remain almost fixed in spite of a long-distance migration rate of $m = 2/N_i$. Conversely, strong selection in favor of a distant gene would result in its replacing the local gene.

¹⁾ The Northeastern Forest Experiment Station is maintained by the Forest Service, United States Department of Agriculture. The forest genetics work is in cooperation with the Morris Arboretum of the University of Pennsylvania at Philadelphia, Pennsylvania.