

### SOUS-CHAPITRE III

#### Les **symbiomorphoses** ou variations spécifiques proprement dites.

Chez les végétaux supérieurs qui se prêtent au greffage; il y a une division du travail et des organes différenciés capables de remplir une fonction déterminée. L'accord harmonique entre les divers membres de la plante et même entre les cellules différentes est indispensable à leur bon fonctionnement. Il nécessite un enchaînement intérieur et une influence réciproque capables de le maintenir comme aussi de le rétablir s'il vient à être troublé par un facteur quelconque.

A cette action régulatrice On a donné le nom d'autorégulation; elle s'effectue à l'aide de corrélations, c'est-à-dire de décompositions ou de reconstructions chimiques qui rétablissent l'équilibre des organes quand celui-ci a été détruit, en un mot qui ramènent un équilibre de végétation quand celui-ci est momentanément détruit (fig. 47o).

Chez l'être autonome existent des mécanismes qui se déclanchent sous l'influence des ferments ou d'autres catalyseurs produits par le végétal lui-même et qui sont toujours les mêmes dans les conditions de la vie ordinaire. Il possède aussi des capacités dormantes, éveillées seulement par la nécessité, par des conditions de vie extraordinaires, et qui aboutissent à des phénomènes inattendus qui peuvent ne s'être jamais produits chez ses ancêtres. Il faut bien se dire que ce qui se passe dans les conditions de disette ou de pléthore n'est pas toujours et obligatoirement conforme à ce qui se passe dans celles de la vie normale.

La plante autonome réagit automatiquement en présence des variations des milieux, interne ou externe, et elle rétablit un nouvel état d'équilibre harmonique au mieux de ses intérêts du moment, sous peine de mort brusque ou lente, comme il a été dit dans les pages précédentes.

Ces *modus vivendi* successifs, produits par l'autorégulation, amènent obligatoirement des changements dans la morphologie interne et externe et déterminent des morphoses labiles ou durables, désignées par le nom du facteur qui les provoque. Ainsi le facteur lumière détermine des **photomorphoses** ; la chaleur, les **thermomorphoses** ; l'eau, les **hydromorphoses** et les **xéromorphoses** ; les produits chimiques, les **chimiomorphoses** ; les blessures, les **automorphoses** ; les êtres vivants, les **biomorphoses**.

Les morphoses, si elles sont fréquentes chez les végétaux autonomes, le sont plus encore chez les plantes greffées. Il suffit, pour s'en convaincre, de cultiver comparativement des espèces à l'état de témoins à côté d'exemplaires des mêmes espèces greffées ; les premières varient moins que les secondes dans leurs caractères morphologiques et physiologiques. De nombreux exemples ont été indiqués, dans ce qui précède, au sujet de la variation en *plus* ou en *moins* chez les symbiotes, tant pour la morphologie et les produits que pour les résistances.

Ces variations consécutives au greffage peuvent atteindre les caractères spécifiques (qu'il s'agisse des caractères d'espèce, de race ou de variété). Elles constituent ce que j'ai désigné autrefois sous le nom de *variations spécifiques*, d'accord en cela avec tous les naturalistes (1). Aujourd'hui, je les appelle des **symbiomorphoses**, réservant ce nom pour toutes les variations spécifiques causées par la greffe, à l'exclusion de celles de même ordre qui peuvent être provoquées par d'autres facteurs, qu'elles soient labiles ou durables, faibles ou profondes.

Les **symbiomorphoses**, dans l'état actuel de la Science, semblent dues à deux catégories de facteurs qui peuvent agir dans le même sens ou en sens contraire : les actions corrélatives régulatrices et le passage de produits de l'un à l'autre conjoint.

Dans la première catégorie, l'action de masse, signalée par Pfeffer (2), et dont l'importance a été montrée expérimentalement par moi-même (3), par Gæbel (4), puis par d'autres, en particulier

(s) En particulier avec **Vöchting** (voir t. I, p. 121 de cet ouvrage).

(2) PFEFFER, *loc. cit.*

(3) Pour mes recherches personnelles, voir la note de la page 911.

(4) GÆBEL, *Einführung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen*, 1908.

par Lœb (1), agit aussi chez les plantes greffées tant qu'un équilibre nouveau n'est pas complètement rétabli et provoque des *symbiomorphoses* analogues à la décapitation et au bouturage (*automorphoses* diverses et particulièrement des monstruosités). Mais ce serait une grosse erreur de croire qu'elle est seule à s'exercer chez les symbiotes.

Dans la seconde catégorie rentrent les *substances morphogènes*, ainsi désignées par Sachs parce qu'elles déterminent l'apparition de formes nouvelles. L'étude qui a été faite à propos de l'osmose au niveau du bourrelet a fait voir que des substances morphogènes, parmi lesquels on range des aliments essentiels tels que des métalloïdes, Oxygène, Azote, etc., des métaux (Manganèse, etc.), des produits de l'activité vitale (ferments, *excrétats* et produits chimiques divers) peuvent passer en quantités variables, sous leur forme normale ou après transformation, ou bien être retenues au niveau du bourrelet, en partie ou en totalité.

On ne sera donc pas surpris de voir apparaître chez les plantes greffées des changements spécifiques rappelant ceux que produisent chez les végétaux autonomes correspondants, l'*autorégulation*, la cicatrisation des blessures, la suppression d'organes, les arrêts momentanés de développement, l'excès de produits nutritifs ou la carence de certains d'entre eux, l'addition de certains catalyseurs ou de poisons, et les irritations chimiques (excitations directes ou à distance).

Ces variations spécifiques seront cependant faciles à distinguer chez les végétaux greffés par rapport à ceux qui ne le sont pas.

En cultivant dans des conditions de milieu identiques des plantes greffées et des témoins aussi semblables que possible (2), s'il se produit chez les symbiotes des morphoses qui n'apparaissent pas chez les témoins, celles-ci sont presque sûrement le résultat du greffage.

---

(1) J. Lœb, *Les bases physicochimiques de la régénération*, 1926.

(2) Pour que la comparaison soit rigoureuse, il est bon de cultiver, à côté des témoins n'ayant subi aucune mutilation, des boutures ou marcottes semblables à l'*épibiot*e et des exemplaires décapités à la même hauteur que l'*hypobiot*e, comme je l'ai fait assez souvent. J'ai même, comme comparaison, utilisé les plaies de l'écorce, du bois, la décortication annulaire, les systèmes de taille des arbres fruitiers, etc., et longuement étudié les phénomènes de régénération (*automorphoses*).

Bien entendu, cela ne signifie pas que, dans d'autres conditions de milieu, les témoins ne pourraient pas fournir certaines de ces morphoses, mais qu'un même résultat peut être fourni par l'action de divers facteurs agissant isolément ou conjointement, mis en oeuvre par des procédés différents (engrais et agents cosmiques, bouturage et mutilations, etc.).

Les problèmes que soulèvent l'origine des **symbiomorphoses** et les réactions symbiotiques sont loin d'être tous résolus malgré l'intérêt fondamental qu'ils présentent pour la théorie et pour la pratique. Pour le moment, il faut se contenter de décrire les faits tels qu'ils se présentent à l'observateur impartial, non hypnotisé par les hypothèses ou par des intérêts, et attendre patiemment que des méthodes nouvelles permettent d'en donner une explication rationnelle, de déterminer leur genèse et d'arriver à les reproduire d'une façon sûre, ce qui n'a encore été jamais fait jusqu'ici.

Les **symbiomorphoses** n'apparaissent pas avec la même facilité chez toutes les espèces greffées. Sous ce rapport, il y a parfois, sinon toujours, de grandes différences entre les végétaux sauvages, qui n'ont jamais quitté leur habitat naturel et ont conservé depuis leur origine leurs caractères spécifiques intacts, et les plantes cultivées ou poussant dans les terres cultivées, qui ont produit des hybrides, des races ou des variétés et sont par conséquent en état de *variation potentielle*. **Evidemment** celles-ci sont plus faciles à influencer que les premières.

Parmi les êtres les plus instables dans leurs caractères spécifiques il faut ranger les races, les hybrides et les variétés. Les races et les hybrides fixes peuvent se reproduire par graines et rester purs à l'aide de précautions spéciales (p. 231). Les hybrides non fixés et les variétés ne peuvent se multiplier que par scissiparité (marcottage, bouturage ou greffage) et, quoi qu'on en ait dit, ces trois procédés n'empêchent pas toujours la variation de se produire chez ces êtres souvent très sensibles aux changements des milieux.

Le greffage retentit d'autant plus fortement sur ces derniers qu'ils sont d'obtention plus récente et que leurs caractères sont par là même plus faciles à modifier.

Comme l'ont démontré, il y a plus d'un siècle déjà, un grand nombre de savants et de praticiens, le plus difficile c'est d'obtenir une première variation chez une espèce jusqu'alors stable dans ses caractères. Quand la stabilité a été ébranlée, même légèrement, on arrive à lui faire produire presque tout ce que l'on veut. Les produits horticoles et agricoles, aujourd'hui si variés, en sont la démonstration frappante.

Les faits d'influence réciproque du sujet et du greffon décrits par les praticiens, vraies **symbiomorphoses**, montrent que le greffage ébranle parfois la stabilité des symbiotes et devient alors un puissant agent de variation.

Dans ce qui va suivre seront examinées successivement les monstruosité et les **symbiomorphoses** proprement dites.

### I. — *Monstruosité.*

Dès le début de mes recherches sur le greffage (1) et les opérations d'horticulture, j'ai montré que parmi les causes principales de l'apparition des monstruosité chez les espèces cultivées ou sauvages, il faut citer l'hybridation (2) et la suralimentation de la plante entière ou d'un de ses organes.

La suralimentation peut être quantitative ou qualitative. La suralimentation quantitative se produit fréquemment à la suite des mutilations (brisures, décapitations et suppressions diverses

---

(1) Lucien DANIEL, *Recherches anatomiques sur les greffes herbacées et ligneuses* (Bull. de la Soc. scient. et **médic.** de l'Ouest, 1896) ; *La variation dans la greffe et l'hérédité des caractères acquis* (Ann. des Sciences nat., Bot., 1898) ; *La théorie des capacités fonctionnelles* (Bull. de la Soc. scient. et méd. de l'Ouest, 1902) ; *Physiologie végétale appliquée à l'arboriculture* (ibid., 1902) ; *Essais de tératologie expérimentale : origine des monstruosité* (Revue bretonne de Botanique, 1906 et années suivantes) ; *La question phylloxérique*, loc. cit. ; *Les facteurs morphogéniques chez les végétaux* (Revue bretonne de Botanique, 1908) ; *Sur de curieuses monstruosité produites par la taille* (Revue horticole, 1909) ; *Le Maïs et ses anomalies florales* (en collaboration avec M. Miège) (La vie agricole et rurale, 14 juin 1913) ; *Sur l'origine et la production des monstruosité* (Revue bretonne de Botanique, <sup>1913</sup> déc. 1913), etc.

(2) Chez les Fraisiers d'obtention récente j'ai observé, sur quelques fleurs, des pétales persistants, devenant rougeâtres, des sépales **mi-pétaloïdes**, des **dupli-catures**, des coalescences de réceptacles, etc. Chez les hybrides sexuels de Vigne les monstruosité sont fréquentes ainsi que chez la plupart des hybrides entre espèces cultivées. Nous verrons qu'elles sont plus fréquentes encore chez les hybrides de greffe.

d'organes) ou par l'emploi exagéré d'engrais, etc. (Voir pp. 617 à 627 et le tableau IV, p. 626).

La suralimentation qualitative existe souvent dans les symbioses, surtout dans les **olodibioses**, les **hémidibioses** et les **hyperbioses**, soit chez l'un, soit chez l'autre des symbiotes, qu'il s'agisse de l'appareil végétatif ou de l'appareil reproducteur. Sa valeur dépend à la fois du milieu extérieur et des conditions particulières clans lesquelles se trouve chaque symbiote à un moment donné. La condition *sine qua non* de toute suralimentation, c'est que celui-ci se trouve placé, au moment considéré, dans les conditions de vie en milieu plus riche  $Cc \leq C'a$ , ainsi qu'il a été montré à la page 625, tableau III.

La taille en vert et en sec, la décortication annulaire, et autres opérations d'horticulture amènent aussi des variations dans la nutrition des végétaux, sur lesquels ces opérations ont été pratiquées, avec production d'un déséquilibre caractérisé par l'inégalité  $Cc \leq Ca$  et formation d'organes réparateurs. Ainsi les plantes décortiquées **annulairement** à des hauteurs variées (fig. 576 et 577) donnent à la partie supérieure de la plaie des racines de remplacement qui se développent quand on les maintient dans un milieu humide, à l'aide d'un linge mouillé. Ces organes apparaissent en général en assez grand nombre dans des points très voisins et deviennent facilement **concrecents**. J'en ai décrit des exemples en 1895, en particulier chez les Tomates et autres Solanées décortiquées dont les fruits acquièrent en même temps un volume plus grand, subissent des changements de forme et des décolorations; chez les Choux raves et autres dont les tubercules se modifient ainsi que l'appareil végétatif, avec production accidentelle de tubercules axillaires aériens.

En 1898, je constatai que la décapitation et le ravalement de vieux Poiriers greffés sur Cognassier avaient été suivis de l'apparition de monstruosité diverses, tant chez l'appareil végétatif que chez l'appareil reproducteur. De même la taille d'une jeune pousse à fleurs chez le *Fuchsia* en pleine végétation avait déterminé, dans la tige de remplacement et la fleur que celle-ci porta, des anomalies singulières (fig. 575, p. 907).

La taille en sec d'un arbre fruitier sur un ou plusieurs bourgeons à fruits peut conduire à des résultats de même ordre, ainsi que je m'en suis assuré chez les arbres fruitiers à noyau ou à pépins.

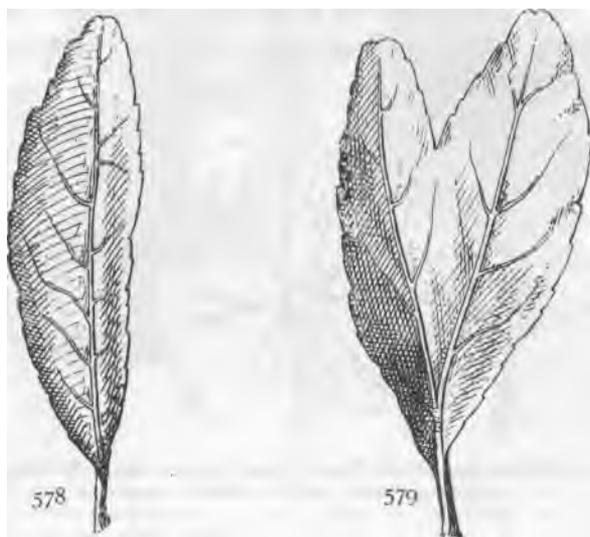


FIG. 576. Décortication annulaire du Piment faite à la base N de la tige. Tous les fruits F sont influencés à la fois et deviennent plus nombreux et plus gros. — FIG. 577. Piment décortiqué vers le milieu N de la tige. Les fruits situés au-dessus de N ont seul grossi et sont moins nombreux.

Plus tard, j'ai décrit et figuré les conséquences de la taille trop courte et de la suppression exagérée des bourgeons à fruits avant la pousse printanière. Des floraisons successives s'effectuent alors avec formation d'inflorescences, de fleurs et de poires mons-

**trucuses**, très différentes du type normal (1). Les poires ont des formes bizarres et ne se détachent parfois plus de la branche qui les porte; leur chair et leur saveur sont différentes de celles des poires normales. Ces résultats se rencontrent sur les arbres fruitiers mal taillés quand celui qui les conduit n'a pas su équilibrer **convenablement** la vigueur et la production, en un mot réaliser *l'harmonie des fonctions*, conformément à la théorie (2).

Chez le Fusain du Japon, taillé en vert ou en sec, on trouve très fréquemment des feuilles modifiées à des degrés divers dans leur forme, dans les contours du limbe, dans la nervation et dans



**FIG. 578.** Limbe asymétrique d'une feuille de Fusain venue sur un rameau réparateur à la suite de la taille en sec. — **FIG. 579.** Limbe fascié d'une feuille de Fusain provenant d'un rameau réparateur après la taille en sec.

les résistances à la maladie du « Blanc ». Fréquemment aussi le limbe devient asymétrique (fig. 578) ou des limbes se soudent à des degrés divers (hg. 579), c'est-à-dire deviennent plus ou moins **concréments**.

---

(1) L. DANIEL, *Des anomalies de floraison observées sur les Poiriers et les Pommiers cultivés dans les jardins I* Revue horticole, 1910).

(2) L. DANIEL, *La théorie des capacités fonctionnelles*, loc. cit., 1902.

D'autres anomalies se rencontrent à la suite d'une taille trop forte chez le *Budleya variabilis* (fig. 24, t. I) ; la tige prend une forme circulaire et finalement se sépare en se courbant et se brisant. Quand on décapite la jeune plantule d'un Haricot de Soissons gros au-dessus des cotylédons, dans le premier entrenœud de l'axe hypocotylé, on provoque la formation de tiges, de rameaux qui deviennent fasciés et peuvent également se briser (fig. 25, t. I et 553, t. II, planche XII, A).

Des phénomènes analogues s'observent chez des végétaux broutés en vert par les animaux, par exemple chez les Carottes sauvages, chez des Rosiers ou des Vignes autonomes (fig. 580) n'ayant jamais subi de greffage et chez des hybrides sexuels multipliés végétativement.



FIG. 580. Feuille monstrueuse de Vigne venue sur un rameau de remplacement vigoureux ayant subi la taille en sec.

Comme il a été montré dans les pages précédentes, le greffage produit à la fois des variations quantitatives et qualitatives dans la nutrition des symbiotes. Lorsqu'il aboutit au déséquilibre  $Cc < C'a$ , sous l'influence simultanée du bourrelet et des différences de capacités fonctionnelles entre l'épibote et l'hypobote, il ne peut manquer de donner aux accidents tératologiques une ampleur plus grande. C'est ce qui a lieu et les exemples abondent tant chez les arbres fruitiers que chez les plantes herbacées greffées.

Parmi ceux qui, chez les Rosacées, la Vigne, les Composées, etc., offrent le plus d'intérêt au point de vue des monstruosité provo-

quées par le greffage, il faut signaler l'asymétrie des limbes foliaires, leur conerescence, les troubles phyllotaxiques, les fasciations des tiges, des racines, et de l'appareil reproducteur (inflorescences, périanthe des fleurs, organes reproducteurs, fruits et graines).

A la suite du ravalement, c'est-à-dire de la décapitation de la tige principale à 1 m. 50 du bourrelet et du sectionnement complet des branches au ras du tronc, un Poirier Bonne Louise greffé sur

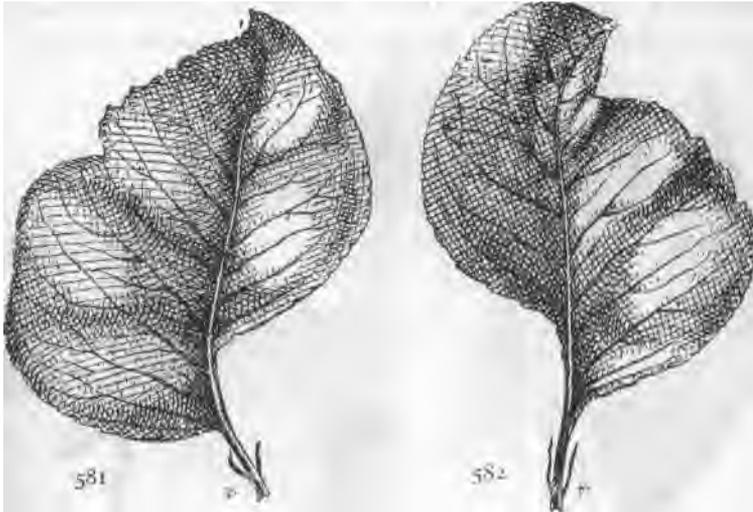


FIG. 581. Feuille asymétrique d'un Poirier Bonne-Louise greffé sur Cognassier, formée sur le rameau réparateur d'une branche taillée en sec. — FIG. 582. Autre feuille asymétrique en sens inverse de la feuille de la fig. 581 et venue dans les mêmes conditions.

Cognassier me fournit diverses feuilles asymétriques (fig. 581 et 582) et d'autres dans lesquelles deux limbes étaient soudés (fig. 583).

La phyllotaxie des rameaux de remplacement qui s'étaient formés à la reprise de végétation au printemps était elle-même fort variable. Tantôt les feuilles présentaient la disposition normale  $\frac{1}{2}$ , tantôt au lieu de rester alternes, elles étaient opposées ou verticillées. Leur limbe était parfois arrondi ou portait une pointe moins accusée.

Un Abricotier à haute tige, greffé sur Prunier, sectionné à 10 cm. environ au-dessus du bourrelet de la greffe, me donna un mélange de rameaux réparateurs, les uns à géotropisme négatif normal, les autres retombants, à géotropisme positif (rameaux pleureurs).

Les feuilles de ces pousses de remplacement étaient parfois normales, parfois **concréscentes** et monstrueuses à des degrés divers. Il y en avait qui étaient pourvues de nectaires plus nombreux qu'à l'ordinaire (fig. 584) ou de nectaires remplacés par des lames foliacées (fig. 585) développées dans le but de concourir à



583

584

585

FIG. 583. Feuille fasciée, à limbes soudés, provenant du même Poirier Bonne-Louise greffé et taillé en sec. — FIG. 584. Nectaires devenus plus nombreux sur les feuilles d'un rameau réparateur d'Abricotier greffé et recépé. — FIG. 585. Transformation de nectaires en lames foliacées chez une feuille d'un rameau réparateur d'Abricotier greffé et recépé.

l'élimination de l'eau en excès dans les tissus. Cette transformation est de même ordre que celle des poils qui, en milieu trop humide, se changent en verrues ou en crêtes foliacées. Certaines autres feuilles étaient fasciées (fig. 586) ou bilobées (fig. 587).

Par des cultures comparatives suivies, on constate que ces variations sont plus fréquentes chez les exemplaires greffés que chez ceux qui sont cultivés à l'état autonome.

Les Rosiers taillés et greffés donnent lieu à des observations analogues. Leurs feuilles composées **imparipennées** non seulement se transforment de façon très variable (i), mais leur **inflorescence** indéfinie peut se transformer en cyme **bipare**, c'est-à-dire en une inflorescence définie. Des proliférations diverses apparaissent en certains cas.



FIG. 586. Feuille à limbes fasciés venue sur un Abricotier greffé et recépé.

La **duplicature** peut être accentuée ou au contraire réduite. Des roses très doubles redeviennent accidentellement simples; d'autres qui sont simples ou semi-doubles donnent des roses doubles ou presque pleines.

---

(1) J'en ai relevé et figuré un nombre considérable d'exemples dans ma brochure intitulée : *Essais de tératologie végétale* (Revue bretonne de Botanique, 1906 et années suivantes).

L'influence du greffage sur la production des monstruosités est surtout sensible sur les hybrides sexuels et les variétés d'obtention récente, qui sont des êtres encore mal fixés. Elle a été mise en évidence d'une façon particulièrement nette et démonstrative par Ch. Collin (1) chez un hybride sexuel de Vigne, le 580 *Jurie*, cultivé comparativement à l'état autonome et greffé sur un autre hybride, l'*Aramon-rubestris* Ganzin n° 1.

A côté du franc de pied avaient été placées des greffes de même âge, formées l'une d'un 580 ayant conservé ses caractères spécifiques et les deux autres d'un 580 ayant varié au bout d'un an et d'un autre 580 dont la variation par greffe remontait à quatre ans.

Ch. Collin a étudié 255 ovaires de ces quatre types; il a noté le nombre de ceux qui étaient à deux loges comme le type normal et ceux qui étaient à 3, 4, 5 et 6 loges, par conséquent monstrueux à des degrés divers. Les résultats obtenus sont résumés dans le tableau **XXVII** ci-dessous.

NOMBRE des ovaires PRESENTANT	580 AUTONOME	580 GREFFÉS SUR ARAMON-RUBESTRIS GANZIN 1		
		SANS VARIATION	HYBRIDE. de greffe, âgé d'un an	HYBRIDE de greffe, âgé de quatre ans
2 loges	50	20	33	20
3 —	14	28	17	43
4 —	1	6	3	10
5 —	0	1	1	7
6 —	0	0	1	0
TOTAUX . . . .	65	55	55	80

Si l'on ramène ces chiffres à 100 ovaires pour chacun des quatre types étudiés, on obtient les chiffres suivants (tableau **XXVIII**) :

(1) Ch. COLLIN, *Etude de quelques parties de la greffe d'un hybride de greffe de Vignâ* (Revue bretonne de Botanique, p. 10, avec 23 figures dans le texte, 1906).

OVAIRES A	58o	58o GREFFÉ	VARIATION	
	AUTONOME	SANS VARIATION	D'UN AN	DE QUATRE ANS
2 loges	77	38	60	25
3 —	21	51	31	54
4 —	2	70	6	12
5 —	0	1	1,5	9
6 —	0	0	1,5	0
Nombre d'ovaires normaux ....	77	38	60	25
Nombre d'ovaires monstrueux...	23	62	40	75

On voit que le greffage a provoqué chez les symbiotes des monstruosité beaucoup plus grandes que chez le 58o autonome et que, chez les deux exemplaires variés, les monstruosité sont d'autant plus nombreuses que la variation des caractères spécifiques est plus ancienne et plus profonde.



Fig. 587. Feuille bilobée d'Abricotier venue sur un exemplaire greffé et recépé.

J'ai pu constater expérimentalement des faits semblables concernant l'influence des variations de nutrition causées par le greffage sur le Soleil annuel (*Helianthus annuus*), cultivé comparativement pendant plus de 30 ans, dans mes jardins d'expérience, à l'état autonome d'une part, et greffé sur diverses autres *Hélianthées*, en particulier sur l'*Helianthus tuberosus*.

Tandis que les témoins autonomes n'offraient que très exceptionnellement des monstruosité florales, les *épibiotés* Soleil annuel ont donné plus souvent des capitules soudés, des *dupli-catures* des fleurs et des monstruosité diverses (fig. 2, pl. XXX).

## 2. - *Symbiomorphoses* proprement dites.

L'on pourrait faire figurer dans l'étude des *symbiomorphoses* ce qui a été précédemment indiqué à propos des monstruosité chez les plantes greffées, par exemple les variations des étamines chez le Tabac greffé ainsi que le déterminisme sexuel chez la Vigne.

Il serait tout aussi logique encore d'y faire rentrer les variations provoquées par les changements spécifiques de nutrition qui ont été décrites à propos des modifications du chimisme et autres consécutives au mutualisme et à l'antagonisme des symbiotes, c'est-à-dire à la lutte pour la vie qui s'établit obligatoirement entre eux.

Cela prouve que s'il est assez facile de distinguer les cas extrêmes où l'influence d'un facteur symbiotique est manifeste, qu'il s'agisse de facteurs de nutrition proprement dits ou d'autres facteurs *physico-physiologiques*, de changements de mosaïque chez les hybrides sexuels, de transmissions de caractères, de la transformation d'un caractère dominant en caractère latent et vice versa, de *cryptoméris* ou retours ataviques, etc., il est très difficile de fixer la part exacte qui revient à chacun de ces facteurs quand, comme cela arrive souvent, un certain nombre d'entre eux agissent simultanément à des degrés divers et donnent lieu à une résultante générale, à des variations le plus souvent complexes de caractères chez des espèces, des races ou des variétés.

Quel que soit le facteur responsable d'une modification, qu'il ait agi seul ou en commun avec d'autres, dès l'instant que les exemplaires autonomes appartenant aux mêmes types que les symbiotes n'ont pas varié dans les cultures comparatives, on peut considérer logiquement cette modification comme une **symbio-morphose** (ségrégation, réarrangement somatique, etc.).

Peu importent d'ailleurs les mots dont on se sert et les hypothèses. *Ce sont les faits seuls qui comptent.*

Les **symbiomorphoses** ainsi comprises vont être examinées ici dans les principales familles de plantes que j'ai étudiées le plus en grand au cours de mes 40 années de recherches sur les greffes d'espèces ligneuses ou herbacées.

#### A. — ROSACÉES

Les Rosacées comprennent beaucoup d'arbres fruitiers, à pépins ou à noyau, qui ont été greffés de temps immémorial et ont fourni un assez grand nombre de variétés qu'on peut considérer comme des formes hybrides dont le père est presque toujours inconnu.

Cette famille comprend également le genre Rosier dont les divers types cultivés sont aussi des hybrides à père inconnu, malgré les notations portées sur certains catalogues. Il est en effet plutôt rare que les praticiens qui s'occupent de la production des variétés nouvelles de roses s'astreignent à prendre les précautions minutieuses qu'exige le croisement scientifique si l'on veut être sûr qu'aucun pollen étranger n'est venu troubler la combinaison cherchée.

Connaissant l'origine hybride des symbiotes, il sera plus facile de comprendre comment apparaissent ce que l'on a appelé des jeux, des sports, des accidents observés depuis longtemps et qui, pour une bonne part, sont des **symbiomorphoses** d'origines diverses.

*α*) Genre **Pirus**. — Considérons le genre **Pirus** (Poirier et Pommier) que l'on multiplie exclusivement par greffe, le premier sur Cognassier principalement dans les jardins et sur franc dans

les vergers; le second sur Paradis, Doucin et franc, suivant le but utilitaire envisagé.

Les **symbiomorphoses** ne sont pas extrêmement rares chez ces deux espèces. Cependant elles n'ont guère été signalées que depuis un siècle à peine. Cela tient à ce que l'on s'est servi surtout du greffage ordinaire (**olodibiose**) et que toute variation observée par les praticiens était supprimée dès son apparition comme une aberration sans intérêt ou pratiquement nuisible.

Par ailleurs le monde savant, qui professait, il n'y a pas un demi-siècle encore, que le greffage était le moyen parfait de la fixation et de la conservation des variétés, n'admettait pas les faits qui eussent infirmé cette hypothèse.

L'emploi d'autres procédés de greffage, aboutissant les uns à des **hémidibioses**, les autres à des **hyperdibioses** ou à des **polybioses**, a révélé, dans ces derniers temps, l'existence de variations parfois très importantes dans le feuillage, la forme et la nature des fruits, chez les Poiriers et les Pommiers cultivés et aussi des dédoublements singuliers de caractères parentaux.

Parmi ces **symbiomorphoses**, les cas cités, décrits et figurés par M. **Millot** (1), conseiller à la cour de Nancy et pomologue averti, sont des plus intéressants. Les modifications observées par lui, ont été contrôlées par M. **Grescent**, dont le traité d'horticulture est bien connu, et elles ont été présentées en nature, en 1898, à la Société d'horticulture de Nancy et, en 1908, à la Société nationale d'horticulture de France de Paris.

Sur un Bon Chrétien d'hiver en espalier, rabattu à 0 m. <sup>50</sup> du sol, il avait greffé, en 1882, du Beurré gris, avec lequel il forma un arbre à huit branches. Quand celui-ci fructifia, il produisit deux poires typiques de Beurré gris. L'année suivante, les fruits s'allongèrent comme une poire de Curé, mais ils ne ressemblaient ni au **mésobioté** Bon Chrétien, ni au Beurré gris **typique**. La variété nouvelle obtenue fut désignée par M. **Millot** sous le nom de Belle de Beaumont. Il la **surgreffa** sur cinq sujets jeunes :

---

(1) **MILLOT**, *Sur des variétés de poires obtenues par **surgreffage*** (Revue bretonne de Botanique, t. 1V, p. <sub>73</sub>, avec fig. en noir, 1908).

1° Sur Bergamote **Espéren** greffé sur franc et situé à l'**exposition** sud ;

Sur Curé greffé sur Cognassier, à l'exposition nord ;

3° Sur Curé greffé sur Cognassier, à l'exposition est;

4° Sur Baronne de Mello greffée sur Cognassier, à l'exposition est;

5° Sur Curé greffé sur Cognassier à l'exposition est.

Ces **surgreffes** donnèrent naissance à des fruits différents que M. Millot désigna par des numéros.

Sur Bergamote **Espéren**, le fruit était allongé et gros comme celui de la variété Van **Marum** ; sur Curé, non seulement il ne ressemblait plus au Beurré gris original, mais il offrait des formes différentes comme aspect sur chaque exemplaire.

Le plus remarquable et le plus beau de ces fruits modifiés était la Belle de Beaumont n° 99 dont la couleur et la forme sont reproduites dans la planche **XXIX bis** de cet ouvrage.

Sur Baronne de Mello, le fruit était différent du précédent, et fut désigné sous le nom de Belle de Beaumont n° 12 (pl. **XXX bis** en couleurs).

Enfin, et ce fait montre bien que la variation n'atteint pas toujours, ni de la même façon, tous les organes semblables chez les symbiotes, un des Beurrés gris **hyperbiotes** porté par un **mésobiote** Curé fournit trois branches donnant des poires de Beurré gris normal et une quatrième portant des fruits analogues à ceux qui s'étaient modifiés sur le **mésobiote** Bergamote **Espéren**.

M. Millot fit d'autres expériences non moins fructueuses. Sur un vieux Beurré **d'Aremberg** greffé sur Cognassier, il **surgreffa** le petit **Rousselet** de Reims, qui mûrit en **août-septembre**, et de la Passe Crassane. Ces deux variétés sont bien connues.

Le **Rousselet** de Reims ainsi **surgreffé** donna des fruits dont la planche **XXIX bis** en couleurs permet de se faire une idée. Ils ne ressemblaient au **Rousselet** de Reims ni comme goût, ni comme forme, ni comme précocité, car ils se conservaient jusqu'à la fin de novembre.

La Passe Crassane, **surgreffée** sur Beurré **d'Aremberg**, fournit un fruit appelé Marquise de **Maubec** par M. Millot (pl. **XXX bis**

en couleurs). Il ne correspond ni à la Passe Crassane, ni à aucune forme de poire actuellement connue. M. **Grescent**, qui la multiplia, l'indiqua dans ses ouvrages et son catalogue comme une nouveauté méritante.

Ce qui était remarquable, dans le cas de cette dernière variation, c'est que le fruit n'était pas seulement modifié, mais aussi la forme des feuilles, des rameaux et des boutons à fruits.

En exposant ces variations, M. **Millot** faisait ressortir qu'elles dataient de vingt années déjà et qu'elles étaient o trop générales et trop profondes pour qu'on puisse espérer un *retour complet à l'espèce greffée* (1) ».

« Ne doit-on pas conclure, ajoutait-il, que, si nous sommes en présence d'un hybride de greffe de Poirier, on ne saurait continuer d'accepter comme une vérité que la greffe reproduit toujours, invariablement, la variété greffée ? »

J'ai obtenu moi-même sur un vieux Poirier d'**Aremberg**, taillé sévèrement, des poires de trois formes très différentes sur la même branche.

M. **Lafond**, propriétaire à **Puygareau**, en Poitou, avait établi un verger de 1.000 Poiriers greffés sur Cognassier dont l'un fournit des rameaux de grande vigueur et d'un aspect particulier. Ces rameaux donnèrent de larges fleurs et des poires fort belles à forme voisine de celle du coing, à goût spécial et dont l'épiderme était tacheté à la façon de celui du fruit du Cognassier du Japon.

Il envoya ces fruits à la Société nationale d'horticulture de France, à Paris, et l'on constata que ce type n'existait nulle part ailleurs.

En 1906 (2), M. **Nomblot**, secrétaire général de cette Société,

---

(r) Ces trois formes ont été reproduites, d'après photographies, dans *La question phylloxérique*, p. 310, 311 et 312, *loc. cit.*

(2) **NOMBLOT**. Un curieux effet de la greffe en approche (Le Jardin, 20 décembre 1906). Cette observation est à rapprocher de certains effets de la parabiose chez la Vigne (voir plus loin) et chez les Saules. MM. **Cornuault** et **Camus** ont décrit sous le nom de *Salix dinaricata* un hybride de greffe fortuit dû à la parabiose accidentelle de branches appartenant au *Salix cinerea* et au *Salix alba* (Bulletin de la Société botanique des Deux-Sèvres, 1899).

a décrit des résultats particulièrement remarquables fournis par des **parabioses** de Poiriers.

» De très intéressantes variations dues à l'influence du greffage ont été, dit-il, maintes fois constatées. La suivante qui vient d'être relevée dans les pépinières de M. Beaumont, paraît être une confirmation de la variation asexuée, dans laquelle certains voient un moyen nouveau de créer des variétés.

» En un contre-espalier planté il y a douze ans, à **Bellenaves**, dans un terrain **argilo-calcaire**, il avait été, il y a six ans, placé un Beurré **M<sup>me</sup> Chaudy** sur franc pour combler un vide. De suite cette variété se fit remarquer par sa vigueur, tandis que ses voisins, l'un le Baron de Caters et l'autre le Beurré superfin, poussaient peu dans ce sol qui paraît peu convenable à la végétation régulière du Cognassier sur lequel ils sont greffés. Pour les faire profiter de la vigueur du Poirier **M<sup>me</sup> Chaudy**, il fut fait, il y a trois ans, des greffes en approche (**parabioses**) entre ces différentes variétés.

» Or, on constata cette année que des branches greffées par approche, soit au Baron de Caters, soit au Beurré superfin, portaient des fruits très différents de ceux des autres branches du même arbre. Sur la branche greffée avec Baron **de** Caters se trouvait une poire bien particulière; malheureusement ce fruit, attaqué par le **Carpocapse**, tomba avant sa maturité normale qui semblait cependant être bien en avance sur les autres fruits du même arbre. Sur l'autre branche, greffée avec le Beurré superfin, on récolta deux fruits, l'un situé au-dessus, l'autre au-dessous de la soudure (bourrelet) de la greffe siamoise sur **la** même branche.

» Examinés dans leurs caractères extérieurs et intérieurs, les deux fruits provenant de la branche greffée sont dans un état de maturation en avance d'au moins dix jours sur celui des poires types. La finesse de l'épiderme et l'intensité de la coloration de la partie ensoleillée, très marquée chez les deux poires provenant de la branche greffée, ne paraissent pas devoir se manifester chez les fruits types qui sont à peau vert sombre, fortement lavée de brun et pointillée de gris, tachée de roux fauve à l'insolation.

» Pour la forme de ces fruits, rien de saillant n'est à remarquer. Quant à la chair, elle paraît nettement plus fine et plus juteuse

chez le fruit supérieur au bourrelet que chez les autres; les loges sont plus petites et dépourvues d'une enveloppe de partie granuleuse bien marquée chez le fruit type. L'œil et le pédoncule n'offrent pas de particularités à noter ».

Un autre fait curieux a été observé sur le Pommier Médaille d'or par M. Vadis (1). Cette variété de pommes à cidre à fruits amers fut **surgreffée** par lui sur un **égrain** de 40 ans fournissant de petites pommes allongées, acides et de couleur entièrement verte. L'**hyperbiote** Médaille d'or fournit des fruits amers mais sans rapport avec la forme et la couleur du type normal. Cette modification s'accentua encore par la suite.

J'ai décrit (2), d'après des documents fournis par le même pomologue, une autre **sybhiomorphose** du Poirier Roosevelt **surgreffé** sur le Beurré d'Amanlis, greffé sur Cognassier.

Le fruit de la variété Roosevelt est sphérique, très gros et atteint jusqu'à 40 centimètres de circonférence; son épiderme est très lisse, à fond blond, mais nuancé de rose saumoné et couvert à l'insolation de larges taches vermillon. Sa chair est blanc de neige, fine, bien fondante, à jus abondant et sucré; sa maturité a lieu en octobre.

Le Beurré d'Amanlis a un fruit turbiné, assez gros, allongé et ventru; sa peau est jaune, ponctuée de fauve, devenant rouge brun au soleil. Sa chair est blanchâtre, fine, fondante, très juteuse, sucrée et parfumée; sa maturité a lieu à la fin de septembre.

Chez le Poirier Roosevelt **surgreffé**, les rameaux étaient érigés et non flexueux comme chez le type; les feuilles étaient ovales, dentées, à pétiole court, comme chez le Beurré d'Amanlis; leur **structure** était pareille à celle des organes correspondants du Poirier Roosevelt normal.

Quant aux fruits, ils étaient différents à la fois de ceux des deux variétés associées, quant à la forme et au coloris. La chair était

---

(1) VADIS, *Note sur l'influence du greffon sur le sujet* (Revue bretonne de Botanique, t. IV, p. 132, 1908).

(2) Lucien DANIEL, *Variation de la poire Roosevelt par **surgreffage*** (Revue bretonne de Botanique, t. IX, p. 12, 1914, avec une planche en couleur).

blanc jaunâtre, grenue, grossière et avait un goût particulier ne rappelant en rien la poire Roosevelt.

Vers la même époque, j'ai vu, chez M. **Martinais**, à **Mordelles**, deux pommes différentes fournies par un même **épibioté (I)** appartenant à la variété Reinette du Canada grise greffé en 1878 en plein vent.

En 1911, une des branches porta exclusivement des Reinettes blanches et le reste de l'arbre des Reinettes grises. La branche à Reinettes blanches s'était ramifiée et sur ces rameaux on trouvait à la fois des Reinettes blanches et des Reinettes grises. Aucune pomme n'offrait un mélange des caractères des deux variétés. On remarquait que ce Pommier singulier ne présentait aucune variation du feuillage ou du port, qui étaient identiques à ceux de la Reinette grise ayant fourni l'**épibioté**.

Deux autres Pommiers greffés de la même manière, à la même époque, avec des **épibiotés** semblables au précédent et dans des conditions identiques, avaient donné à la fois des Reinettes blanches et des Reinettes grises. Au moment de la végétation active, on pouvait remarquer qu'il y avait sur les branches des pousses dressées verticalement et d'autres étalées horizontalement.

Plus récemment, M. **Coutière**, professeur à la Faculté de Pharmacie de Paris, m'a signalé très aimablement une très curieuse variation par **surgreffage** qui s'est produite chez M. **Pasquier**, à Granville (Manche), 42, rue de la Houle.

Un Poirier Charles Ernest fut **surgreffé**, en 1917, en B', sur la variété Bonne Louise préalablement greffée sur Cognassier en B. En 1926, il donna 4 fruits; 8 en 1927; 22 en 1928 (pl. XXXVII); 18 en 1929. Aucun des fruits ne se ressemble chaque année. Les fruits de Charles Ernest sont influencés quant à la forme, à l'époque de maturité et à la nature de la chair. Ils sont plus allongés que le type, leur maturité est avancée, leur chair est moins cassante et plus fondante. En 1929, les fruits étaient plus gros et pesaient jusqu'à 400 grammes.

Le feuillage présentait une teinte particulière.

---

(I) Un fait analogue a été rapporté dans le *Dictionnaire de Pomologie* d'André Leroy, t. III, p. 133, h l'article Pommes (Pomme bizarre de Bernay).

Ces faits ont été contrôlés par des personnalités compétentes et dignes de foi; l'arbre existe toujours chez son propriétaire où ceux qui le désireraient peuvent le voir lors de la maturité des fruits.

Enfin, M. Passy (1) a figuré de nombreuses variations chez des variétés de poires **surgreffées** par écussonnage de bourgeons à fruits (2). Ces variations, qui ne rappellent en général pas la forme des fruits du **mésobioté**, n'en sont pas moins des **symbiomorphoses** au même titre que les précédentes et que d'autres qui seront décrites plus loin, chez la Vigne, par exemple, et qui s'orientent dans le sens de leur support.

Dans les **symbiomorphoses** chez les Rosacées à noyau rentrent le cas des Abricotiers cités par Knight (voir p. 106) et ceux qu'a observés Thouin (*Monographie des greffes*) chez le Prunier Reine Claude et les Cerisiers qui donnent des fruits de saveurs très **différentes** suivant les **hypobiotes** employés (3).

*b) Genre Rosa.* — Dans le genre Rosier, de nombreuses variations ont été observées et sont de véritables **symbiomorphoses** aboutissant à la dislocation des caractères des hybrides sexuels, à des combinaisons nouvelles de ces caractères, à des retours aux formes parentes, à des atténuations, à des disparitions ou à des acquisitions de caractères, etc., tout comme chez les espèces du du genre *Pirus*.

Ces phénomènes se rencontrent chez les **olodibioses**, les **hémidibioses** et surtout chez les **hyperbioses**. Mais ils se produisent

---

(1) PASSY, *Journal de la Société nationale, d'Horticulture de France, La Revue horticole, Le Jardin*, etc. Il est amusant de voir un auteur qui combattait ma thèse, c'est-à-dire celle de la variation par greffage, apporter et figurer à son appui de nombreux cas de variation très accentuée.

(2) Ce genre d'**hyperbioses** diffère beaucoup de celles qui sont faites sur la tige principale (planche XXXVII et planches XX à XXVII). Elles forment toutes des courants dérivatifs d'intensité variable suivant le lieu où est posé l'écusson. Leur action (le masse est très faible).

(3) Ces transformations des fruits se retrouvent aussi dans les **Aurantiacées** greffées suivant les **hypobiotes** employés. Si l'on recherche la grosseur pour les Mandarines, on greffe sur Cédrat; si l'on veut la finesse de la peau, la qualité de la chair et le parfum, on greffe sur Oranger sauvage ou Bigaradier. Sur Cédrat, la peau n'est qu'à peine adhérente au fruit qui est spongieux et sec; sur Bigaradier, la peau est **très** adhérente et diminue (l'épaisseur).

aussi chez les **olodibioses** ; ils ont été désignés sous les noms de *sports*, *d'accidents*, etc. Les uns sont devenus plus ou moins fixes après greffages; d'autres ont continué à varier ou ne se sont pas maintenus.

Un cas remarquable de disjonction des caractères a été fourni à Rennes par le Rosier Duchesse Mathilde (1). **Ecussonné** sur **Eglantier** en 1899, il a fourni en 1900 et 1901 des roses blanches semblables à celles du type normal. Mais, en 1902, il donna sur l'un de ses rameaux des fleurs demi-blanches et demi-roses. En 1903, apparurent séparément 17 fleurs blanches, 12 fleurs roses de teintes très différentes qui rappelaient la couleur d'un des parents de l'hybride, le Rosier **Bougère**. Duchesse Mathilde provient en effet d'un semis d'akènes de **Bougère** effectué en 1861 par Gabriel Vogler.

De ce dédoublement de l'hybride Duchesse Mathilde se rapprochent ceux qui ont été décrits par le Comte **Odart** (2), par Darwin (3) et par **Caspary** (4).

Le Comte **Odart** possédait un beau Rosier divisé en quatre branches greffées chacune avec une variété différente : l'un en Noisette Bougainville, d'un rouge sang de **bœuf** ; le second, en Noisette Madame Després, d'un beau rose; le troisième, en Thé Després, d'un rose légèrement soufré; le quatrième, en Noisette Aimé **Vibert**, d'un blanc pur.

« La plupart des bouquets de roses Bougainville avaient des fleurs dont les pétales étaient blancs; quelques-uns étaient d'une nuance plus claire que celle du type; enfin un bouquet de la belle tête de ce Rosier portant une centaine de roses Bougainville avait aussi des roses complètement pareilles à celles du membre greffé

---

(1) Lucien DANIEL, *Sur un cas de disjonction dans un hybride de Rosier* (Bulletin de la Société Centrale d'Horticulture, Rennes, 1903).

(2) **C<sup>te</sup> ODART**, *Ampélographie universelle*, 5<sup>e</sup> édition, p. 59, 1862.

(3) DARWIN, *la variation des animaux et des plantes*, 1868.

(4) **CASPARY**, *Sur les hybrides obtenues par la greffe* (Bulletin du Congrès international de Botanique, Amsterdam, avril 1865, p. 65). Les faits observés par **Caspary** seront exposés intégralement au sous-chapitre IV, quand seront étudiés les hybrides de greffe, car ils sont un exemple frappant de passages existant entre ceux-ci et les **symbiomorphoses** et de la difficulté de séparer radicalement ces deux sortes de variations spécifiques.

en Noisette Madame Després. Les deux autres membres n'avaient éprouvé aucune variation ».

Darwin admettait l'existence de l'hybridation par greffe; il a rapporté le fait suivant : un *Rosa devonensis* fut greffé sur un Rosier de Banks à fleurs blanches.

Au niveau de l'écusson, en dehors des branches fournissant les roses types des deux variétés, il poussa une troisième branche qui tenait à la fois du sujet (*hypobioté*) et du greffon (*épibioté*). Cette variation fut présentée à la Société royale d'horticulture de Londres, et le Docteur Lindley, dont la compétence botanique et horticole ne peut être mise en doute, conclut à un mélange des deux variétés de roses greffées.

« Il paraîtrait, dit Darwin en rapportant ce fait, que la rose de Banks affecte quelquefois les autres variétés. Sans ce renseignement, on aurait pu croire que cette variété nouvelle était due à une variation de bourgeons et s'était accidentellement manifestée au point de jonction des deux anciennes ».

J'ai moi-même observé à Rennes un cas *analogue* chez le Rosier Homère *surgreffé* sur le Rosier Sylphide qui fournit, au niveau du deuxième bourrelet, un rameau donnant des roses tenant des deux types par un certain nombre de caractères (1).

Les variations plus ou moins durables qui sont, suivant l'expression des rosieristes, des accidents fixés *pris* sur des Rosiers évoluant sous l'influence du greffage simple ordinaire, sont assez communes chez certaines variétés hybrides.

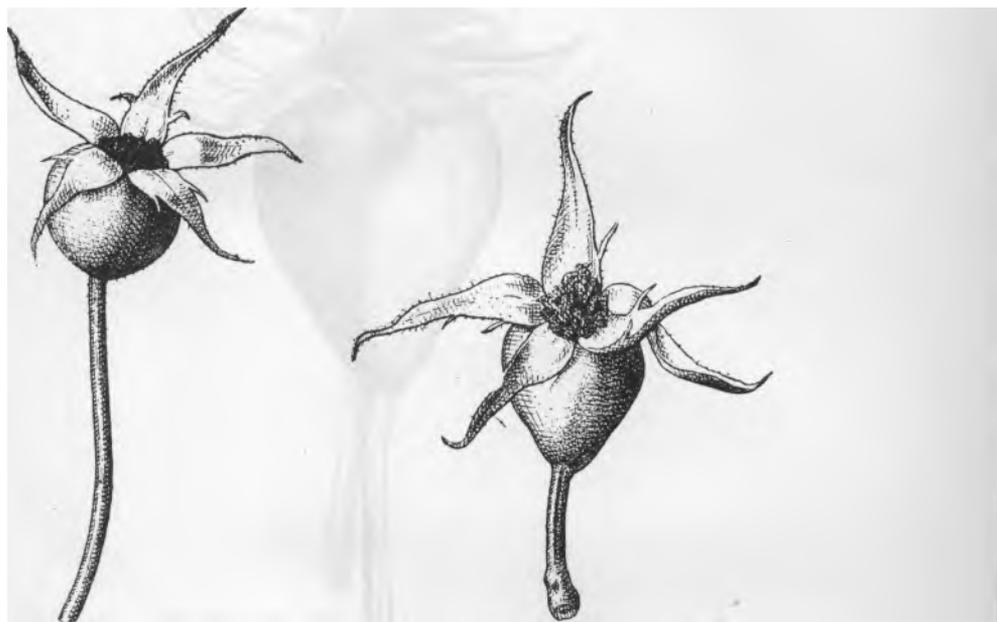
Ainsi Merveille de Lyon, qui provient de Baronne de Rothschild, et rappelle ses caractères avec des pétales blancs, fait parfois retour aux pétales roses de celle-ci. *Raimbow*, dont les pétales sont panachés en arc-en-ciel, redevient parfois entièrement rose comme le type dont il est issu accidentellement. On pourrait en citer d'autres cas.

Les caractères des *cynorrhodons* présentent parfois des *modifications* profondes qui ont de l'analogie avec ceux qui ont été écrits *précédemment* chez les Rosacées à pépins.

---

(1) Lucien DANIEL, *Essais de tératologie expérimentale*, *loc. cit.*

J'avais greffé le Rosier Antoine Rivoire sur Eglantier. L'écusson très vigoureux fut brisé à sa base par accident et donna trois pousses de remplacement qui furent abandonnées à elles-mêmes, prirent un fort développement, fleurirent et fructifièrent abondamment.



5<sup>88</sup>

588 589

FIG. 588. *Cynorrhodon* normal du Rosier Antoine Rivoire. — FIG. 589. *Cynorrhodon* piriforme, à pétiole court, du Rosier Antoine Rivoire greffé sur Eglantier vigoureux.

Sur cet écusson suralimenté et bien nourri, je constatai la présence de trois catégories de *cynorrhodons*, les uns arrondis et de taille normale, conformes à ceux du type (fig. 588) ; d'autres petits et piriformes avec sépales plus grands (fig. 589) ; enfin d'autres

étaient devenus très gros, très charnus et piriformes avec des sépales très développés (fig. 590).

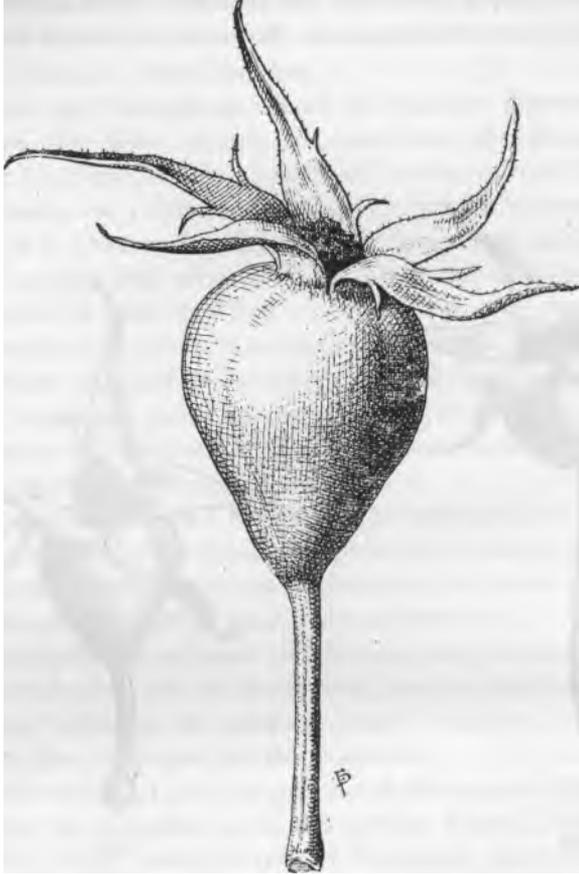


FIG. 590. *Cynorrhodon* piriforme fortement développé chez le même Rosier Antoine Rivoire greffé sur *Eglantier* vigoureux et suralimenté par une taille rationnelle (les rameaux).

Des faits analogues ont été produits par la même méthode chez le Rosier *Amabilis*, avec proliférations pétaloïdes (fig. 591).

Dans ces *cynorrhodons*, le nombre et la taille des akènes étaient eux-mêmes modifiés.

Chez le Rosier Dorothy Page Robert, j'ai pu, par une taille appropriée, en concentrant sur un même rameau toute la nourriture mise par l'hypobioté à la disposition de l'épibioté, obtenir des cynorrhodons énormes dont la chair épaisse eût permis de faire des confitures à maturité. Cette variation s'est maintenue

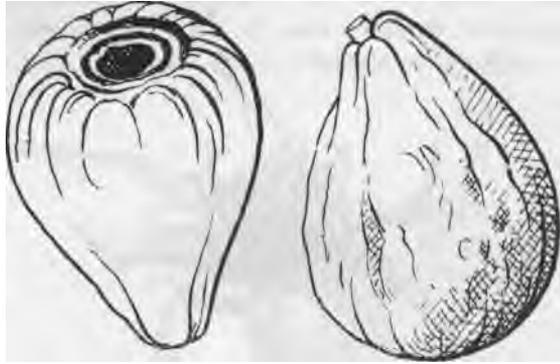


FIG. 591. — Proliférations pétaloïdes de l'organe femelle de la fleur du Rosier *Amabilis* greffé sur *Eglantier* vigoureux.

les années suivantes à l'aide de la même méthode. Les akènes, moins nombreux, étaient plus gros eux-mêmes.

Une transformation plus prononcée encore fut obtenue par M. Aubré chez un Rosier Mme A. Châtenay écussonné sur un *Eglantier* de 2 m. 50 de hauteur et d'une vigueur exceptionnelle. Les cynorrhodons étaient énormes (fig. 592 et 593) et contenaient des akènes volumineux (fig. 594).

Des modifications plus profondes encore ont été provoquées chez le Rosier Antoine Rivoire que j'avais greffé sur M<sup>re</sup> A. Châ-



592

593

FIG. 592. *Cynorrhodon* énorme du Rosier Madame A. Châtenay greffé sur *Eglantier* vigoureux à très haute tige, vu par le sommet. — FIG. 593. Autre aspect du même *Cynorrhodon* géant.



FIG. 594. Coupe longitudinale du précédent *cynorrhodon*.

tenay, greffée sur *Eglantier* vigoureux et que j'avais traité de façon à concentrer sur quelques fleurs les plus belles la nourriture à elles fournie à la fois par l'*hypobiote* et par les rameaux pincés du *mésobiote*, dont toutes les inflorescences avaient été supprimée dès le début de leur apparition.

Ceci se comprend. Le **surgreffage** est le procédé, quand il est méthodiquement appliqué, qui semble provoquer le plus facilement dans la mosaïque des variétés hybrides du Poirier, du Pommier, du Rosier, des combinaisons nouvelles, toute une *variation désordonnée* des caractères. Certains s'atténuent ou disparaissent en devenant latents; d'autres de latents redeviennent apparents ou dominateurs; d'autres enfin se montrent qui ne seraient peut-être jamais apparus sans les conditions extraordinaires où ces hybrides sexuels sont placés par une symbiose donnée.

Que ces combinaisons *nouvelles* puissent se maintenir par des greffages sur **épibiotés** neutres, cela arrive quelquefois, qu'elles soient momentanées, c'est possible aussi, ainsi que l'expérience l'a plus d'une fois démontré. Mais il faut bien se dire que, chez les symbiotes qui ont ainsi varié, le *retour complet à la forme primitive* ne saurait désormais se produire que dans des cas très exceptionnels, dont la fréquence ne peut être établie qu'après de longues recherches.

Dans le cas des retours parentaux, le dédoublement constitue un retour atavique à l'une des formes parentes de l'hybride. C'est la dislocation pure et simple des deux parents si la mosaïque est formée seulement de caractères juxtaposés, comme cela se passe pour la couleur chez la rose Merveille de Lyon retournant à Baronne de Rothschild. C'est plus compliqué si la mosaïque comprend à la fois des caractères juxtaposés et d'autres fusionnés : c'est ainsi que le dédoublement de la rose Duchesse Mathilde fournit des roses blanches comme ce parent ; des roses rouges comme le parent **Bougère** et des roses intermédiaires entre les deux.

Nous trouverons, dans les **symbiomorphoses** de la Vigne et des plantes herbacées, d'autres exemples plus complets encore et des variations spécifiques nettement transmises de l'un à l'autre symbiote.

B. — CONIFÈRES

Dans les Conifères, le greffage peut provoquer la formation de feuilles spéciales au début de la reprise. Ces feuilles, plus petites, forment un manchon qui se distingue très nettement des feuilles normales qui se développent quand la reprise est totalement effectuée (fig. 1, pl. XXXVIII). Ces formations existent chez l'*Abies nobilis glauca* greffé sur *Abies pectinata*; chez les *Abies Weitschii* greffé sur *Abies excelsa*, il y a trois manchons successifs de feuilles différentes; d'autres *Abies* greffés présentent des phénomènes analogues, mais les manchons varient beaucoup comme longueur; la morphologie interne de ces diverses catégories de feuilles (fig. 527 et 528) est également bien différente.

Des changements anatomiques plus importants au point de vue spécial des variations spécifiques sont ceux qui concernent la formation de canaux sécréteurs chez l'épibioté sous l'influence de son hypobioté.

On sait que Van Tieghem (1) a classé les Conifères en six groupes d'après la répartition de leurs canaux résineux.

Les *Taxus* n'ont pas de ces canaux. Les *Cryptomeria* en ont seulement dans le parenchyme cortical. Les *Ginkgo* en ont à la fois dans le parenchyme cortical et dans la moelle. Les *Cedrus* et les *Abies* ont des canaux résineux dans le parenchyme cortical de la tige et un canal central dans la racine.

Les *Pinus*, *Picea*, en ont à la fois dans le parenchyme cortical de la tige et dans les bois tant de la tige que de la racine. Enfin, les *Thuja*, *Biota*, *Cupressus*, etc., en possèdent à la fois dans le parenchyme cortical de la tige et dans le liber de la tige et de la racine.

Ces données anatomiques ont été considérées par divers botanistes comme ayant une valeur fondamentale en classification (2).

---

(1) Van TIEGHEM, *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (Ann. des Sc. nat., Bot., t. XVI, 1872, p. 194).

(2) Gaston BONNIER, *Cours de Botanique*, Paris, 1905, p. 1301

J'ai examiné un certain nombre de Conifères greffées à l'état relativement jeune. Je n'ai pas constaté de variations chez les *Taxus*, chez les *Cupressus* et les *Thuja* greffés. Cependant en ces derniers, j'ai trouvé une petite quantité de résine au niveau du bourrelet, dans les rayons médullaires, bien que dans cette région je n'aie pas rencontré de canaux sécréteurs nettement différenciés (fig. 45<sup>2</sup>, 453 et 454).

Au contraire, chez des *Cedrus* greffés, j'ai trouvé, au niveau du bourrelet, des canaux sécréteurs bien nets, en dehors des parenchymes cicatriciels, entre le bois de printemps et le bois d'automne (fig. 2, pl. XXXVIII).

Chez les *Abies* greffés sur d'autres espèces du même genre, il peut se former aussi, dans les bois nouveaux, des canaux sécréteurs, ce qui n'existe pas chez les témoins. Mais, en général, ils sont en petit nombre et n'apparaissent que la première année de greffe.

Si l'on greffe des *Abies* sur *Picea*, c'est-à-dire deux plantes appartenant à deux types différents comme répartition des canaux sécréteurs, on voit que les bois des *Abies*, normalement dépourvus d'appareils sécréteurs, en acquièrent sous l'influence de leur hypobioté et ces formations sont disposées comme dans les bois de celui-ci (fig. i, pl. XXXVIII).

Cette transmission d'appareil sécréteur est particulièrement marquée chez l'*Abies Kosteriana glauca* et l'*Abies Weitchii* greffés sur *Picea excelsa*.

Enfin, j'ai constaté, chez une greffe de *Thuja lutea* placée sur *Thuja occidentalis*, la présence chez l'hypobioté, très près du bourrelet, d'une pousse de *Retinospora*, à feuilles aciculaires, qui se terminait ensuite par une pousse ramifiée de *Thuja* à feuilles imbriquées (fig. i. pl. XXXIII, et fig. 595).

La production de cette pousse formée de deux parties bien différentes dont l'une est analogue à des tiges feuillées de *Retinospora* permet de supposer que certaines formes de *Retinospora* dont l'origine est inconnue (*R. pseudo-squarrosa*, *R. dubia*, *Biota Meldensis*, etc.), peuvent avoir eu la greffe comme cause déterminante.

Dans le même ordre d'idées, rentrent aussi les curieuses transformations du port citées par John Booth chez les *Pinus Cembra* et *Pinus Strobus* à la suite de leurs greffes réciproques.

M. John Booth avait greffé le *Pinus excelsa* ou Pin pleureur de l'Himalaya sur le *Pinus Cembra* ou Arolle, d'une part, et sur



FIG. 595. Greffe de *Biota orientales lutea* sur *Thuja occidentalis*. Un bourgeon, né au-dessous du bourrelet, sur la tige de l'hypobioté, a donné une pousse formée d'une partie basilaire ayant l'aspect d'un *Retinospora* et d'une autre partie ayant les caractères du *Thuja*.

le *Pinus Strobus* ou Pin du lord. Chacun des épibiotés prit un port tout à fait analogue à celui de l'espèce employée comme hypobioté. M. Booth (1) dit que tout le monde, au premier abord, prenait le premier pour un *Pinus Cembra* et le second pour un *Pinus Strobus*.

---

(1) Voir *Revue horticole*. 16 mars 1908, et d'autres observations sur les changements de forme de divers Conifères h la suite du greffage, faites antérieurement par Briot (*Revue horticole*, 1865).

C. — VIGNES

Chez les Vignes greffées les *symbiomorphoses* observées sont les plus nombreuses. Cela tient à ce que ces plantes, depuis longtemps multipliées par bouturage, ont été, depuis la reconstitution, greffées en grand, qu'il se soit agi des vieilles variétés de vignes européennes ou des hybrides *américo-américains* ou *f ranco-américains* obtenus par croisement sexuel. Ceux-ci surtout, qui sont en état de variation potentielle, doivent être naturellement plus sensibles à l'action des facteurs mis en jeu par le greffage.

*Variations spécifiques de l'appareil végétatif.*

Ces sortes de *symbiomorphoses* peuvent intéresser la racine, la tige ou la feuille.

a) *Racine* . — Les variations spécifiques du *racinage* de la Vigne greffée ont été moins étudiées que celles de l'appareil aérien. Cela tient à ce que l'appareil souterrain est moins accessible à l'observation directe puisqu'il faut le déterrer pour constater les changements produits, s'il y en a.

Cependant trois cas intéressants ont été signalés.

α. *Le 30 A Jurie*. Le premier en date est celui qu'a provoqué expérimentalement Amédée *Jurie* (1), que j'ai étudié moi-même chez lui en 1901 et qui fut alors contrôlé par *Millardet*, professeur de Botanique à la Faculté de Bordeaux, dont les travaux sur la Vigne font encore autorité

A. *Jurie* avait obtenu un hybride, le 340 A, par croisement sexuel entre l'*Othello* x *Mondeuse* et le *Vitis rupestris* x *Monticola*. Ce cépage était d'une faible résistance au phylloxéra. Son raisin, tardif, était à goût foxé.

Pour lui faire acquérir la résistance à l'insecte, il le greffa sur dix pieds de *Cordifolia* x *Vitis rupestris* de Grasset, hybride de

---

(1) C. R. du Congrès de l'hybridation de la Vigne, t. II, p. 357, Lyon, 1901.

haute résistance phylloxérique, calcifuge, et donnant un raisin précoce. Les raisins de tous les *épibiotés* 340 A furent avancés comme maturité, perdirent leur goût foxé; ils étaient dorés et bien mûrs au 15 août quand les pieds de 340 A autonomes étaient encore à l'état de verjus.

Au printemps de 1900, A. *Jurie* fit 30 boutures de ces pieds ainsi atteints par la variation et il constata qu'elles conservaient les caractères acquis par le greffage. Mais ces mêmes boutures donnèrent d'autres résultats intéressants portant sur le *racinage*.

Elles furent atteintes de chlorose dans le terrain calcaire où elles étaient cultivées quand les boutures de 340 A autonome n'y jaunissaient pas, leur résistance à cette affection étant égale à celle du *Vitis rupestris*. A cet égard, le greffage sur *Cordifolia* x *V. rupestris* s'était montré détériorant.

Enfin, A. *Jurie*, désireux de voir si l'*hypobioté* avait transmis sa résistance phylloxérique, en totalité ou en partie, à ses *épibiotés*, boutura comparativement au printemps, dans deux pots de très grande taille, le 340 A provenant du pied mère et vierge de tout greffage et le 340 A greffé sur le *Cordifolia* x *Vitis rupestris*. Entre ces boutures, dans les deux pots, furent placées des racines couvertes de phylloxéras. Le 8 novembre suivant, il leva une bouture dans chaque pot. Celle qui provenait du pied mère portait 10 nodosités phylloxériques quand celle qui avait été prise sur le 340 A greffé n'en avait pas.

Le 14 novembre 1901, toutes les boutures des deux pots furent levées en ma présence, à *Millery* (Rhône) par A. *Jurie*. Le résultat fut le même : les boutures fournies par le pied greffé n'avaient pas été attaquées quand celles issues du 340 A franc de pied l'étaient plus ou moins fortement. Ces boutures furent montrées au Congrès de Lyon, le 16 novembre, et chacun put ainsi se convaincre de la réalité des faits.

En présentant ces résultats expérimentaux, A. *Jurie* faisait ressortir que le greffage provoquait des améliorations (avance de maturité des raisins et *défoxage*, augmentation de la résistance phylloxérique) et des détériorations (chlorose). Il concluait que ma méthode de perfectionnement systématique des végétaux par

greffage était susceptible de rendre les plus grands services à la viticulture.

P. Castel, à l'imitation de A. Jurie, essaya lui aussi de perfectionner systématiquement ses hybrides par des greffages raisonnés. L'un d'eux, le 10709, est fertile et donne de beaux raisins, mais il résiste insuffisamment au phylloxéra cultivé franc de pied.

Greffé sur *Cordifolia-rapestris*, il acquit un supplément notable de résistance phylloxérique qu'il conserva par la suite, multiplié par bouturage.

β. *La Folle blanche*. — A Lenclôtre (t), M. de Cursay avait planté, dans un terrain de composition très homogène, côte à côte, des boutures provenant de ceps de Folle blanche non greffés qui n'avaient pas encore été détruits par le phylloxéra et d'autres boutures prises sur des Folles blanches greffées sur *Vitis riparia*.

Or, il constata, avec une certaine surprise, que les boutures fournies par les pieds de Folle non greffés, végétaient mal et disparaissaient rapidement sous les attaques de l'insecte quand, au contraire, celles qui provenaient de la Folle greffée végétaient fort bien et presque aussi vigoureusement que les souches voisines greffées sur *Vitis riparia*. Il y avait là une transmission très nette de la résistance phylloxérique de l'hypobioté à son épibioté.

Etant allé moi-même sur place pour vérifier le fait, je constatai que les pieds venant de boutures de la Folle autonome étaient couverts de nodosités phylloxériques quand les autres n'en avaient pas ou en portaient un petit nombre.

L'examen de ces racines me permit de constater une autre sym-biomorphose accompagnant la transmission de résistance. En fin septembre 1905, lors de mon passage à Lenclôtre, les racines de Folles issues des pieds autonomes étaient au repos de la végétation quand celles provenant des pieds greffés étaient au contraire en pleine végétation et remontaient vers la surface du sol comme

---

(■) LABERGERIE, *Un cas de résistance au phylloxéra* (Revue de Viticulture, 1904). ■ Le fait, disait alors ce viticulteur, cause dans la région une grosse curiosité et une émotion fort légitimes; plusieurs vigneronns ne sont pas éloignés de voir là le début d'une révolution dans les procédés de reconstitution du vignoble. ■

celles du *Vitis riparia* autonome. Cette expérience durait depuis 9 ans.

y. *Le Cabernet-Sauvignon*. — M. Rastoing, de Villenavé-d'Ornon (Gironde), avait planté, en 1900, 300 boutures de Cabernet-Sauvignon prises sur des ceps francs de pied et 300 autres prises sur des ceps du même cépage greffé sur *Vitis riparia*.

Tandis que les premières produisaient des racines normales et n'avaient pas encore fructifié à la quatrième feuille (i), en 1904., au moment où je fus appelé à les étudier sur place, les secondes avaient un racinage traçant comme celui du *Vitis riparia*. Malgré la suppression de ces racines horizontales, il s'en forma de nouvelles chaque année. Le caractère acquis par greffage se maintint donc par bouturage et c'est là un fait important dont nous trouverons plus loin d'autres exemples.

Comme dans le cas précédemment observé chez la Folle, non seulement le racinage était traçant et le chevelu remontant vers la surface du sol, mais les racines étaient encore en végétation complète au mois de septembre quand celles des boutures des francs de pied étaient déjà à l'état de vie ralentie.

Les boutures du Cabernet-Sauvignon greffé avaient donné déjà des raisins à la 2<sup>e</sup> et à la 3<sup>e</sup> feuille, montrant ainsi que la précocité de la fructification s'était également conservée à la suite de la multiplication végétative.

J'ai étudié non seulement la morphologie externe de ces racines mais aussi leur structure chez des échantillons choisis comparative-ment chez les *Vitis riparia* autonomes, chez les *V. riparia hypobiotés* du Cabernet-Sauvignon et chez ce dernier venu franc de pied dans les mêmes conditions.

On sait que les racines du *Vitis vinifera* et celles du *Vitis riparia* diffèrent par de nombreux caractères extérieurs. Les premières sont grosses, tendres, charnues et pivotantes ; les secondes sont minces, dures, très ramifiées et traçantes. La structure interne est

---

(i) Il est, comme on sait, fort rare que le Cabernet-Sauvignon franc de pied bouturé donne du fruit avant la cinquième année de plantation.

assez spéciale pour que les deux espèces se reconnaissent, à l'examen d'une coupe transversale à un même niveau chez des racines de même âge, par les épaisseurs relatives des divers tissus, la dureté de ceux-ci et leur disposition.

La coupe de la racine du *Titis riparia* franc de pied (fig. 2, pl. XXXV) se reconnaît tout de suite à sa taille plus petite, à l'exfoliation irrégulière de son écorce, aux dimensions plus faibles du liber et de l'écorce proprement dite, à son bois moins épais et plus dur, à la présence d'îlots de fibres *péricycliques*, situés en face des lames ligneuses au nombre de 11 à 12 et séparés par des rayons médullaires d'aspect un peu spécial.

L'exfoliation de l'écorce se fait, en quelques points, par deux assises génératrices successives. La couche cambiale donne un bois secondaire à vaisseaux en général de large diamètre, au nombre de 115 dans la racine examinée et réunis par des fibres ligneuses abondantes, fortement épaissies et à lumen assez large cependant. Les rayons médullaires sont formés de cellules à membranes *épaisses*, ponctuées et lignifiées. La moelle est également lignifiée. Au voisinage du liber, il y a parfois des parties à membranes minces qui *constituent* une sorte de parenchyme de dilatation (fig. 596).

Suivant le niveau de la coupe, on rencontre 4, 5 ou 6 faisceaux primaires nettement distincts, dont les vaisseaux peuvent être comprimés ou non. Quelques *thylles* existent parfois dans les vaisseaux les plus anciens. Quant à la symétrie, elle est rayonnée (fig. 2, pl. XXXV).

La coupe de la racine de la Vigne française non greffée est de dimensions plus grandes (fig. 2, pl. XXXII), tant comme écorce que comme épaisseur générale des tissus. Le bois est, en certains points, moitié plus épais au moins, plus riche en vaisseaux mais ceux-ci sont à lumen plus étroit, au nombre de 126 environ dans la coupe examinée. Les fibres ligneuses sont abondantes, moins lignifiées, à grand lumen en général ; les rayons médullaires sont composés de cellules à membranes minces, rarement épaissies et ponctuées ; ils sont peu nombreux et constitués par trois compartiments primaires divisés en deux par des rayons médullaires secondaires (fig. 597).

Le bois primaire présente trois **pointements nets** dans la moelle, à peine lignifiée et peu étendue. Le liber contient accidentellement quelques fibres de liber dur, sans îlots **péricycliques fibreux**. L'assise cambiale est plus active que chez le *Vitis riparia*, tant dans les lames **libéroligneuses** que dans les rayons médullaires. Le parenchyme de dilatation est plus développé; les cellules **corti-**

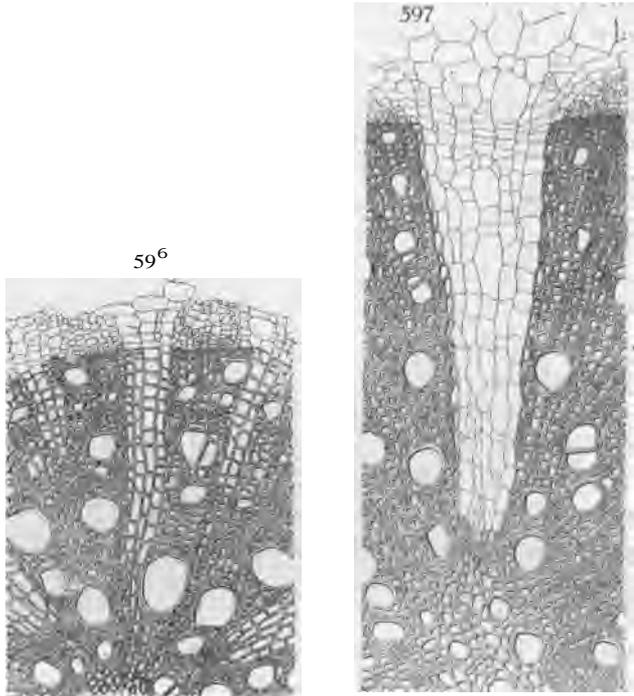


FIG. 596. Portion de la coupe de la racine du *Vitis riparia* autonome.  
FIG. 597. Portion de la coupe de la racine du Cabernet-Sauvignon autonome.

cales sont plus grandes et plus allongées. La symétrie est nettement bilatérale (fig. 2, pl. XXXII). Il n'y a pas de **thylles** dans les vaisseaux ligneux.

Si l'on considère maintenant la coupe de la racine du *Vitis riparia hypobioté* du Cabernet-Sauvignon (fig. i, pl. XXXV); on voit qu'elle présente nettement certains caractères intermédiaires

entre les deux structures précédentes, par exemple dans la taille, l'épaisseur, la lignification et la disposition des tissus, etc. En outre, elle offre des caractères particuliers, tels que le développement marqué de la moelle qui n'est pas lignifiée mais présente seulement un parenchyme **périmédullaire** légèrement épaissi.

Six faisceaux ligneux primaires se trouvent en face d'autant de rayons médullaires primaires à cellules ponctuées et à membranes un peu épaissies. L'assise génératrice cambiale fonctionne plus activement que chez le *Vitis riparia* autonome, mais moins que chez la Vigne française. Le parenchyme de dilatation rappelle celui de la Vigne française ; le liber possède vers l'intérieur un peu de liber dur et des îlots de collenchyme **péricyclique**. L'écorce est à grandes cellules polyédriques. Les fibres ligneuses sont de forme très variable ; les vaisseaux du bois sont moins nombreux sensiblement (fig. 598) que chez le franc de pied correspondant.

Les rayons médullaires sont au nombre de six disposés suivant le type normal de l'espèce, mais des rayons médullaires secondaires déterminent douze compartiments ligneux. La coupe est nettement **dorsiventrale** (fig. 1, pl. XXXV) comme celle de la Vigne française (fig. 2, pl. XXXII). Il n'y a pas de **thylles** dans les vaisseaux qui sont au nombre de 83 environ, chiffre inférieur à celui du *Vitis riparia* autonome.

En résumé, l'examen comparatif des racines et de leurs trois coupes transversales fait voir très nettement qu'il y a eu une influence profonde exercée sur la Vigne américaine **hypobiote** par la Vigne française **épibiote**, une véritable *francisiation* externe et interne de la racine du *Vitis riparia*.

*Variations des résistances à la chlorose.* — Le greffage provoque comme il a été indiqué déjà chez les Haricots greffés en solutions nutritives (voir p. 721 et suiv., et planches XI et XII), des modifications profondes chez ces Légumineuses quant à la chlorose. L'influence spécifique de l'**hypobiote** est nettement établie à cet égard chez les greffes de l'*Artemisia vulgaris* qui ne se chlorosent pas avec l'**hypobiote** *Chrysanthemum frutescens*, mais le font avec l'**hypobiote** *Chrysanthemum faniculaceum*.

On trouve des exemples analogues, tout aussi démonstratifs, dans le vignoble français reconstitué sur Vignes américaines, et ils ont été rapportés par des partisans du maintien complet des caractères par greffage (1). Par conséquent, ils ne sauraient en nier l'existence et la parfaite authenticité.

« La Clairette reste verte, quoique greffée, dans des sols calcaires où d'autres variétés meurent de la chlorose; on a même cité ce fait que, greffée sur **Herbemont**, elle a *atténué* la chlorose de cette Vigne. Le **Merlot** souffre peu de la chlorose; on pourrait même dire qu'il *améliore* la végétation du sujet si *ce fait* avait été suffisamment contrôlé. Greffé sur **Violla**, il est resté vert là où l'**hypobioté** franc de pied était chlorosé. Dans le **Saint-Emilionnais**, on le cultive dans des sols calcaires où le Cabernet et le **Malbec** souffrent de la chlorose.

» La Folle blanche, placée à côté du **Merlot**, jaunit où ce cépage reste vert. Le Jurançon jaunit encore plus ».

La chlorose, j'ai pu le constater bien des fois au cours de mes missions viticoles, n'apparaît pas en général sur tous les ceps à la fois et elle affecte une intensité variable suivant les **hypobiotés** employés et suivant les ceps d'une même série de greffes sur le même **hypobioté**. C'est frappant.

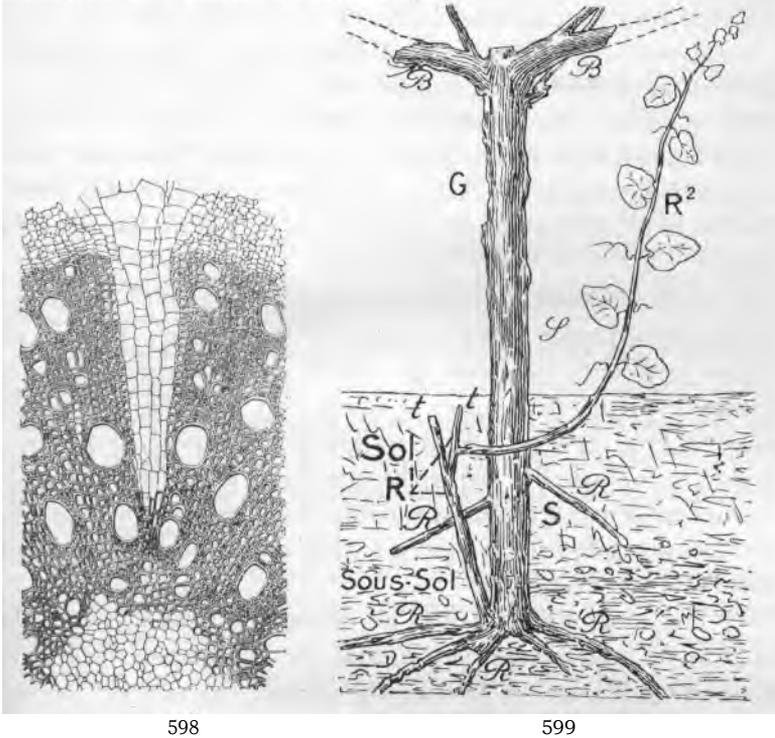
Selon **Couderc**, le greffage diminue fortement l'adaptation au sol. Les *Vitis ri paria* autonomes, après avoir jauni d'abord, restent souvent assez verts et finissent par bien pousser dans la plupart des sols calcaires. Ils n'y jaunissent jusqu'à la mort que greffés. Le jaunissement est plus ou moins marqué suivant la variété de vigne **épibioté** qui agit ainsi spécifiquement sur son **hypobioté**, le *Vitis ri paria*. On pourrait citer d'autres exemples de ces faits observés par des viticulteurs en diverses régions de la France.

Donc, il existe des cas de transmission de résistance ou de sensibilité spécifique à la chlorose comme il y en a pour d'autres résistances chez la Vigne greffée; ces cas sont également exceptionnels et les transmissions ou les atténuations varient en intensité suivant les associations.

---

(1) **VIALA** et **RAVAZ**, *Les Vignes américaines*, Paris, 1896.

b) Tige. — On peut également relever sur les tiges des vignes greffées des *symbiomorphoses* portant sur divers caractères spécifiques. Parmi les plus remarquables, on peut citer celles qu'a observées M. Duarte d'Oliveira (1).



598

599

FIG. 598. Portion de la coupe de la racine du *Vitis riparia* hypobioté du Cabernet-Sauvignon

FIG. 599. Greffe de Baroque sur 41 B : G, - épibioté ; S, soudure ; RI, rameau réparateur bifide ayant donné la pousse R<sup>2</sup> avec ses feuilles f ; //, tige bifide sectionnée lors du labourage ; R, R, R, racines de l'hypobioté S ; 13, B, branches de l'épibioté.

« En physiologie végétale, dit ce viticulteur, il se produit parfois des faits extraordinaires qu'il est intéressant de signaler, ne serait-ce que pour appeler l'attention sur eux. J'en ai récemment

(a) José DUARTE D'OLIVEIRA, *Sur la transmission de la fasciation et de la dichotomie à la suite de la greffe de deux Vignes portugaises* (C. R. de l'Acad. des Sciences de Paris, t. 170, p. 615, 1920.

observé un qui, à ma connaissance du moins, n'a pas encore été décrit et qui semble absolument nouveau chez la Vigne greffée, bien que les effets du greffage de cet arbuste aient été longuement et minutieusement étudiés partout où s'est faite la reconstitution des vignobles sur ceps américains.

» Le sujet (*hypobiote*) peut-il communiquer ou transmettre à son greffon (*épibiote*) tout ou partie de ses caractères individuels ? Cette question a soulevé maintes controverses et l'on est encore loin de s'entendre sur ce point en viticulture. Cependant on a signalé des exemples très caractéristiques d'une semblable transmission et le fait que je vais rapporter ici en fournit une nouvelle preuve.

» Aux environs de Porto, sur des rangées de 3309 (*V. riparia* x *V. rupestris*), j'avais greffé le *Gonçalo Pires*, cépage portugais qui a pour caractère spécifique de porter des rameaux fasciés et presque toujours dichotomes. Comme c'est une Vigne à grand rendement, un cépage d'abondance qui donne des vins de médiocre qualité, je le *surgreffai* avec un cépage rouge, produisant peu mais fournissant d'excellent vin, la variété Albino de Souza qui possède des tiges normales, c'est-à-dire ne se *fasciant* pas et ne se ramifiant jamais *dichotomiquement*.

» Cette *surgrefte* fut faite l'an dernier, au mois de mars. Or, au mois de juin suivant, je constatai, dès les premiers débuts du développement, que les pousses du greffon (*hyperbiote*) Albino de Souza étaient fasciées et dichotomes comme celles de son sujet (*mésobiote*), le *Gonçalo Pires*. Depuis lors, jusqu'au repos de la végétation, le greffon (*hyperbiote*) a continué à végéter exactement comme le sujet (*mésobiote*) sur lequel il était *surgreffé*. Il y a donc eu une transmission très nette de deux caractères spécifiques du sujet (*mésobiote*) *Gonçalo Pires* à son greffon (*hyperbiote*) Albino de Souza n.

D'autres variations spécifiques portant sur le faciès et la couleur des tiges et des feuilles, pouvant se rapprocher quelque peu de la précédente *symbiomorphose*, sont celles que j'ai observées au début de la végétation chez des Vignes françaises greffées sur

divers hybrides franco-américains (1202, Couderc, Vialla, 1305 (Pinot x *V. rupestris*), etc.

Les variations printanières des tiges et des feuilles sont telles que l'on croirait être en présence d'hybrides franco-américains francs de pied quand il s'agit de Cabernets Sauvignons greffés sur 1202 ou du Fer greffé sur Vialla et 1305.

Plus tard, le facies du *Vitis vinifera* réapparaît, comme chez les Serins hybrides qui changent d'ontogénie au printemps et à l'automne, selon A. Giard. Cependant les sarments n'ont pas la même couleur chez les épibiotes que chez les francs de pied voisins : ils s'en distinguent parfois par une teinte plus rouge et moins luisante qui permet au vigneron expérimenté de reconnaître, par exemple, les pieds greffés sur *Vitis riparia* et ceux qui sont francs de pied dans le même terrain.

Naturellement ces changements ne représentent pas le plus souvent des transmissions de coloris de l'un à l'autre conjoint, ni des transformations de forme ou de structure intermédiaires entre eux deux. Mais, dès l'instant qu'elles portent sur des caractères spécifiques de la variété, elles n'en constituent pas moins des symbiormorphoses (i).

c) *Feuille*. — Chez les Vignes greffées, les feuilles, qui sont déjà variables chez les types autonomes, changent fréquemment de forme, de villosité, de couleur, etc.; en un mot les caractères spécifiques des feuilles des épibiotes varient suivant les types considérés et les hypobiotes sur lesquels ils sont greffés.

Ici encore il faut remarquer que si quelquefois ces modifications s'effectuent de façon à ce qu'un ou plusieurs caractères deviennent intermédiaires à des degrés divers entre l'épibioté et l'hypobioté, il y a d'autres cas où elles se font dans des sens variables, de telle façon que l'on s'imaginerait que l'hypobioté n'est pour rien dans le changement survenu et qu'il s'agit en l'espèce d'un simple changement de nutrition. Or, la nutrition étant spécifique, les modifications qu'elle produit sont également spécifiques. Quel que

---

(i) J'ai relevé un assez grand nombre de ces changements spécifiques chez diverses variétés de Vignes greffées dans *la question phylloxérique*, fasc. III, *ibid.*, rit.

soit le sens de la variation, elle n'en constitue pas moins une **symbiomorphose** puisqu'elle n'existe pas chez les témoins correspondants, cultivés comparativement avec les mêmes variétés greffées. C'est ce qui a déjà *été* indiqué pour les variations des fruits chez les Rosacées.

Quand les variations sont *orientées* dans le sens d'un symbiote, l'action propre de celui-ci est plus facile à saisir. Les exemples de cette orientation ne sont pas rares chez les Vignes reconstituées en France, et certains d'entre eux n'ont jamais été contestés. Ceux qu'on a niés l'ont été par intérêt et il n'y a, dans ces conditions, pas lieu de tenir compte de ces dénégations (1).

Parmi les **symbiomorphoses** orientées très nettement dans le sens du symbiote influençant, les plus remarquables sont celles qui ont été décrites par les **hybrideurs** A. Jurie et F. Baco.

α. *Isabelle et Poulcard*. — Une Vigne française, le **Poulcard**, avait été greffée sur Isabelle, variété du *Vitis Labrusca*, par M. Salins, horloger à Poligny (Jura), en 1882. Jusqu'en 1900, c'est-à-dire pendant 18 ans, elle n'avait présenté aucune variation. Cette année-là, à 25 centimètres environ du bourrelet de soudure, sur l'**épibioté** Poulcard, se développa un sarment de 2 mètres de longueur, très vigoureux.

A la grande surprise de M. Salins et **des** vigneronns qui vinrent constater le fait, les feuilles de ce sarment étaient de plusieurs sortes : les unes rappelaient celles de l'Isabelle, quoique plus pâles ; d'autres étaient presque semblables aux feuilles types du **Poulcard** ; enfin on trouvait des feuilles plus ou moins intermédiaires entre celles de l'Isabelle et du **Poulcard**.

Ce qui était surtout intéressant, c'est que, sur ce sarment, les vrilles étaient par 4 ou 5, c'est-à-dire *continues* comme chez le *Vitis Labrusca* au lieu de rester disposées par deux comme c'est la règle chez le **Poulcard** et toutes les variétés du *Vitis vinifera*.

Dans cette **symbiomorphose**, il est impossible de nier la **transmission** d'un caractère éminemment spécifique de l'Isabelle **hypobioté** au **Poulcard épibioté**. On ne voit pas d'autre facteur étranger

(1) *La question phylloxérique, loc. cit.*, etc. (p. 435 et suiv.).

capable d'avoir joué un rôle dans la variation. Le fait est donc aussi démonstratif que possible.

β. *Baroque et ér B*. — L'hybrideur Baco avait, en 1901, greffé à l'anglaise le Baroque, variété landaise de *Vitis vinifera*, sur le 41 B Millardet, hybride sexuel de Chasselas et de *Vitis Berlandieri*. La soudure s'était effectuée de façon parfaite et le bourrelet était peu apparent (S, fig. 599).

L'hypobioté S avait donné dans le sous-sol, une pousse de remplacement R' qui se divisa en deux sarments *t t*. Au moment du labourage du sol, ces deux sarments furent coupés. L'un d'eux fournit un rameau réparateur R', portant des feuilles *f* dans l'air sur une longueur de plus d'un mètre.

Or ces feuilles, appartenant à l'hypobioté 41 B n'étaient pas, comme cela aurait dû être si le 41 B était resté autonome, des organes tous semblables au type. L'étude morphologique externe et interne faisait voir nettement qu'il existait des passages entre les caractères des feuilles du Baroque témoin et de celles du 41 B non greffé, ces Vignes étant placées dans des conditions rigoureusement comparatives avec les greffés.

Le 41 B, provenant de pépinière et vierge de tout greffage, possédait une feuille glabre, lisse, luisante, vert foncé (fig. 4, pl. XXXVIII), à parenchyme épais; la feuille correspondante du sarment R<sup>2</sup> du 41 B hypobioté du Baroque (fig. 3, pl. XXXVIII) était non seulement différente dans ses contours mais elle était un peu velue, légèrement gaufrée, terne et d'un vert plus tendre rappelant la teinte des feuilles de l'épibioté Baroque.

D'autres feuilles de ce rejet R' du 41 B avaient pris un faciès plus proche encore de celui des feuilles du Baroque. La pointe-médiane, très acuminée, de la feuille du 41 B de pépinière, s'était raccourcie; le sinus pétiolaire ouvert de celle-ci s'était en partie fermé; les contours, plus divisés, présentaient cinq parties séparées par des sillons dont quelques-uns étaient profonds comme chez le Baroque.

La résistance de ces dernières feuilles s'étaient abaissée au point d'exiger un sulfatage dont les traces se voient sur la photographie (fig. i, pl. XXXIX).

En examinant les feuilles de l'*épibioté* Baroque, on pouvait voir qu'elles avaient pour la plupart conservé l'aspect et les caractères généraux du type autonome de ce *Vitis vinifera*, bien distinct du 41 B (fig. 2, pl. XXXIX).

Cependant, sur cet *épibioté*, existaient aussi des feuilles modifiées dans le sens du 41 B (fig. 3, pl. XXXIX). Leur forme se rapprochait de celle des feuilles du rejet R<sup>2</sup> du 41 B (fig. 4, pl. XXXIX) tant par les caractères des contours et du sinus *pétiole* que par leur surface devenue plus lisse, plus brillante et presque vernissée, de couleur verte plus foncée.

L'influence entre l'*épibioté* et l'*hypobioté* avait été simultanée et réciproque.

Dans les vignobles reconstitués, on supprime en général avec soin toutes les pousses réparatrices qui se développent sur les *hypobiotés* et cela se conçoit si l'on ne veut pas compromettre la durée de l'association. Mais du même coup on supprime, comme je l'ai fait remarquer dès le début de mes recherches, les chances d'obtenir des *symbiomorphoses*.

y. *Le 20 A Baco*. — Cet hybride provient du croisement de la Folle blanche, cépage français bien connu, et du Noah, cépage américain.

Greffé par son *obtenteur* sur le *Vitis riparia*, sa feuille a gardé les découpures assez profondes du pied mère mais elle a acquis des pointes accentuées à la façon des feuilles de son *hypobioté* (fig. 1, planche XL). En même temps sa résistance aux maladies cryptogamiques s'était améliorée.

Sur la Folle blanche, l'un des parents de l'hybride, fut en même temps greffé le 20 A par M. Baco. Ce cépage donna quelques rameaux sur lesquels la feuille avait pris des caractères voisins de ceux des feuilles de la Folle et perdu une partie de sa résistance aux maladies. D'où nécessité de sulfatages (fig. 2, planche XL).

Le greffage était neutre dans le premier cas; il était détériorant dans le second.

Ces résultats, qui se retrouvent, ainsi qu'on l'a vu déjà chez d'autres hybrides sexuels de vigne et qu'on le verra ultérieurement sur des hybrides sexuels appartenant à des familles diverses,

montrent bien que certains caractères latents peuvent devenir dominants en totalité ou en partie à la suite du greffage et que réciproquement un caractère dominant peut s'atténuer et même devenir latent.

Ce sont là des faits d'une grande importance, tant au point de vue théorique, qu'à celui de la pratique.

*Le 21-23 Baco.* — M. Baco a obtenu ce remarquable cépage par le croisement de la Folle blanche et du *Vitis riparia* glabre, géant, pris comme père.

Il possède une souche très vigoureuse, à port d'abord érigé puis rampant, à sarments très longs couverts d'une épaisse couche de liège, à bourgeonnement et à feuille de *Vitis riparia* (fig. 2, pl. XLI).

Après quatre années de culture à l'état autonome, M. Baco le greffa sur les divers hypobiotes américains ou français qu'il possédait alors dans ses cultures et sur quelques-uns des hybrides qu'il avait obtenus.

Greffé sur Noah, les feuilles subirent des variations de forme et devinrent plus souples. Les changements furent déjà accentués chez la feuille du Baco n° t greffé sur 15 A Baco (hybride résultant du croisement de la Folle et du Noah) (fig. 3, pl. XLI).

Ces changements des caractères de la feuille furent plus prononcés chez le Baco n° i greffé sur i B (hybride de Baroque et de Noah). Les échancrures du limbe s'étaient très accusées et rapelaient la disposition de celles du Baroque, c'est-à-dire d'un *Vitis vinifera* (fig. 1, pl. XLI).

Dans ces greffages, le feuillage était devenu un peu moins résistant au point de nécessiter un sulfatage.

Des changements de même ordre ont été constatés chez le Baco n° 1 greffé sur Grosse Chalosse, sur le 7 A greffé sur Folle, sur *Vitis riparia*, etc.

## 2. - Variations *spécifiques* de l'appareil reproducteur.

Ces *symbiomorphoses* peuvent concerner, chez la Vigne, les inflorescences, les grappes, les raisins, ainsi que les pépins et les résistances spécifiques.

a) *Inflorescences*. — Il a été déjà décrit diverses variations des inflorescences qui auraient pu prendre place ici tout aussi logiquement qu'aux variations de nutrition générale, celle-ci étant d'ailleurs spécifique.

Tels sont les changements concernant les rythmes de floraison et de fructification, le parfum des fleurs, le déterminisme sexuel, etc.

Ces phénomènes intéressent surtout la théorie et fort peu les viticulteurs. On ne sera pas surpris que, dans les vignobles reconstitués, les observations sur ce sujet soient peu nombreuses. Il n'est pas douteux qu'elles le seraient davantage si l'on s'était donné la peine d'examiner les Vignes à ce point de vue particulier.

Parmi ceux que j'ai pu contrôler moi-même et qui ont été bien des fois signalés par de nombreux écrivains viticoles, il faut citer l'avance ou le retard dans la floraison et la fructification, l'augmentation ou la diminution des rendements sous l'influence de certaines Vignes américaines pures ou hybrides.

Ainsi le *Vitis riparia* est l'*hypobioté* qui pousse le plus à la fructification des *épibiotés* *Vitis vinifera* dans les terrains qui lui conviennent; c'est aussi un de ceux qui avancent le plus la maturité des raisins. Débarrassant de bonne heure et, mûrissant hâtivement ses grappes, il conserve cette précocité quand il est greffé et la « *transmet* » à ses *épibiotés*, suivant l'expression consacrée en viticulture. Tous les vigneron ont constaté qu'une même variété de Vigne française greffée sur *Vitis riparia* donne des raisins qui sont mûrs 8 ou 15 jours avant ceux greffés sur *Vitis rupestris*, toutes conditions égales d'ailleurs en dehors du greffage.

C'est que le *Vitis rupestris*, plus tardif, débarrassant plus tard, *apportant* mal ses bois et peu fertile, *transmet* » aussi ses défauts à certains cépages français qu'il stérilise et détériore.

Le *Vitis Berlandieri* mérite une mention spéciale. Il est *imprime* ■ dit-on, à ses *épibiotés*, sa résistance à la chlorose, pousse à la fructification, mais il présente en même temps un curieux phénomène. Bien qu'étant plus tardif que certains Vites *vinifera*, il les rend plus précoces, « *renforçant* » ainsi ce caractère.

Cette contradiction ne doit pas nous étonner, car le renforcement d'un caractère, dans les mêmes conditions, existe chez *cei-*

tains hybrides sexuels. Le fait a été constaté pour la couleur des fleurs : en croisant une espèce à fleur blanche avec une autre légèrement bleue, **Tschermak** a obtenu un hybride à fleurs d'un bleu foncé. L'hybridation asexuelle, parallèle à l'hybridation sexuelle ainsi que l'a constaté Darwin. (i), peut donner comme celle-ci un renforcement de caractères ; cela n'a rien d'extraordinaire pour celui qui sait que les **symbiomorphoses** ne sont pas obligatoirement des mélanges de caractères des deux associés, mais, au contraire, peuvent être des acquisitions nouvelles comme je l'ai fait observer dès le début de mes recherches et comme j'en donne ici maints exemples.

D'autre part **A. Jurie** et **F. Baco** ont observé des cas remarquables et très démonstratifs que j'ai pu contrôler moi-même dans leurs terrains d'expérience à **Millery** (Rhône), et à **Labatut** (Landes), au cours des missions dont je fus chargé par le Ministère de l'Agriculture.

α. *Le 1975 Jurie*. — L'hybride sexuel <sup>1975</sup> **Jurie** possède des inflorescences à peine ramifiées (fig. 2, pl. XLII) et des grappes nettement cylindriques. Il a pour parents le 4401 x (**Mondeuse rupestris** x **Othello Champini**).

A. **Jurie** greffa cet hybride sur un autre hybride sexuel, le 34 EM, qui possède des inflorescences ailées, très ramifiées (fig. pl. XLII).

A la suite de la symbiose, le 1975 **Jurie** fournit quelques inflorescences (fig. 3, pl. XLII) nettement ramifiées et un peu plus tardives que celles du <sup>1975</sup> et du 34 EM autonomes.

Non seulement l'inflorescence s'était modifiée chez l'**épibioté** dans le sens de l'**hypobioté** mais il en fut de même de la grappe (fig. 4, Pl. XLII).

β. *Le Baroque greffé stir hybrides Couderc*. — **F. Baco** a fait de curieuses observations sur le Baroque greffé sur 1902 (2) et divers autres hybrides de **G. Couderc** :

---

(†) DARWIN, *Origine des espèces*, 1866, p..319.

(2) **F. BACO**, *Culture directe et greffage de la Vigne* (Revue bretonne de Botanique, 1911).

« Les inflorescences mûres, c'est-à-dire sur le point d'épanouir, chez le Baroque franc de pied sont de couleur verte assez foncée avec pédoncule très peu coloré en rose au voisinage de leur insertion sur le pampre. Celui-ci, ainsi que les feuilles adultes et semi-adultes et toutes ses vrilles, présente au sommet une coloration vert clair.

» Chez le Baroque greffé sur 1202 (*hémidibiose*), tous ces organes, sauf les fleurs, avaient une coloration spéciale rouge vineux ou violacée plus intense que celle des mêmes organes chez le 1202 franc de pied ou chez le 1202 greffé avec le Baroque chez lequel on avait laissé pousser un rameau réparateur (*hémidibiosa*).

» Le port de l'inflorescence de *l'épibioté*, la forme, le volume, la structure des fleurs (à étamines moins longues et moins dressées que chez le franc de pied), présentaient des caractères anormaux, intermédiaires entre ceux du sujet (*hypobioté*) et ceux du greffon (*épibioté*). Une étoile à cinq branches carmin vif ornait le sommet du capuchon vert clair de chaque fleur des inflorescences de 1202.

» Chaque fleur de l'inflorescence de Baroque greffé sur 1202 avait son capuchon vert peu foncé, pareillement orné de cette étoile tandis que le capuchon des fleurs du Baroque franc de pied, qui est d'un vert assez foncé uniforme, est toujours dépourvu de cette distinction américaine. Dès leur apparition, certaines inflorescences de Baroque greffé sur 1202 se dépouillaient prématurément de leur duvet, moins abondant que chez le franc de pied. »

Des faits de même ordre ont été relevés chez des ceps de Baroque greffés sur 3309 *Couderc*, sur 157<sup>11</sup> *Couderc* et sur *Vitis rupestris*. Toutefois ces transmissions de couleur ne se sont pas toujours montrées à la première floraison, mais seulement à la seconde, et elles ne sont pas apparues chez tous les ceps greffés.

Les dimensions du pédoncule de la grappe et ses ramifications avaient en même temps subi des transformations en rapport avec celles de *l'hypobioté*, particulièrement avec le 3309 et le 1902. La floraison était influencée ainsi que la fécondation de la fleur et la fertilité des ceps était considérablement diminuée. L'infertilité est l'un des caractères spécifiques que transmettent trop facilement le

*Vitis rupestris* et certains de ses hybrides à quelques-uns de leurs épibiotes qu'ils irriguent d'une façon exagérée.

*b) Grappes et raisins.* — Les exemples de modifications des grappes et des raisins sont très nombreux. Les variations de ces organes peuvent s'orienter ou non dans le sens de l'hypobiote et constituer de véritables transmissions de caractères spécifiques de celui-ci à son épibiote.

Ce sont surtout ces transmissions qui seront examinées ici, étant donné qu'elles ont été signalées par de nombreux observateurs, dans les symbioses les plus diverses et dans des régions différentes.

Parmi elles, en voici trois que je n'ai pas contrôlées moi-même, mais dont l'existence n'a jamais été contestée. Il serait facile d'en indiquer beaucoup d'autres.

En 1905, M. Crooks, présenta à la Société royale d'Horticulture, quelques grappes de Gros Colman provenant de cette variété sur West-Saint-Peters et qui ressemblaient à s'y méprendre aux raisins de cette dernière variété (1).

Malgré l'honorabilité du présentateur, la Société envoya chez lui une délégation pour vérifier le fait. Les membres de cette délégation constatèrent que le Gros Colman, parfaitement reconnaissable à tous ses caractères ampélographiques, portait des grappes absolument identiques comme aspect et comme forme à celles du West-Saint-Peters et ils n'eurent qu'à s'incliner devant la constatation du fait.

Une autre variation de ce genre (2) a été observée en 1903 par un viticulteur qui ayant planté des Chasselas de Fontainebleau fut surpris de trouver parmi eux deux Gros Colman et un Pinot à grappes cylindriques. Ces plants ne pouvaient donner satisfaction, car le Gros Colman ne mûrissait pas chez lui et le Pinot n'était pas à sa place. En 1897, il transforma ces trois pieds, par écusson en vert levés sur le même courson d'un beau pied de

---

(1) René SALOMON, *Variation par le greffage* (Revue de Viticulture, 21 décembre 1905).

(2) L. 13., *Influence de la greffe sur la forme des grappes* (Revue de Viticulture, 26 mars 1903).

Chasselas de Fontainebleau ; l'origine des trois *épibiotes* était donc identique. La végétation fut fort belle dans les trois cas.

En 1900, le Chasselas greffé sur Gros Colman avait un feuillage plus foncé que celui placé sur Pinot. En 1901, ce changement de coloris était plus prononcé encore. Mais les grappes du Chasselas qui n'avaient pas changé jusqu'alors se modifièrent déjà. En 1902, avec la même végétation de part et d'autre, le Gros Colman nourrit des grappes de Chasselas d'une longueur et d'une grosseur *démé surées*, supérieures à celles du pied autonome, tandis que le Chasselas, greffé sur Pinot, avec son feuillage vert-clair, portait cette fois des grappes franchement rondes ou cylindriques comme celles du Pinot. La qualité des raisins n'avait pas changé.

Le D<sup>r</sup> Turrisi (1), ayant greffé le Castel 13317, dont les fruits ont un goût neutre, sur le *Moscattellone*, ou Muscat d'Alexandrie à raisins musqués, constata que le raisin de cet hybride devenait exquis et très fin de goût à la suite du greffage mixte. Toutes les personnes qui le goûtèrent lui trouvèrent un léger, agréable et exquis parfum de *Moscattellone*. « C'est pourquoi, dit-il en publiant cette observation, j'en conclus que l'hybridation *asexuelle* est évidente »

Les autres *symbiomorphoses* de Vignes, décrites ci-dessous, ont été pour la plupart vues et étudiées par moi-même chez les viticulteurs qui les ont obtenues, en particulier, chez A. Jurie F. Baco, etc.

a. *Le Baroque blanc et le Blanc-Madame*. — Le Blanc-Madame et le Baroque ou Plant bordelais sont deux variétés de *Vitis vinifera*, cultivées dans le Sud-Ouest de la France.

Le Blanc-Madame porte de grosses grappes ailées, très large et dont le poids est généralement *élevé* (fig. 3, pl. XLIII). La grappe figurée dans cette planche pesait 773 grammes et *provenait* d'un pied autonome.

Les grappes du Baroque blanc sont sensiblement *cylindrique* et de beaucoup plus petite taille que celles du Blanc-Madame et

---

(1) Revue des Hybrides, janvier 1904

de poids peu élevé (fig. 2, pl. XLIII). La grappe de la figure 2, prise sur un cep franc de pied, pesait 175 grammes.

Les grappes du Baroque greffé sur Blanc-Madame s'améliora quant à la grosseur et au poids qui atteignit 208 grammes. Elle devint ailée (fig. 1, pl. XLIII) comme chez l'*hypobioté*, mais tandis que les deux ceps témoins, non greffés, n'avaient aucun grain malade, le Baroque blanc *épibioté* présentait quelques grains attaqués par les Champignons.

L'amélioration du volume et du poids des raisins était accompagnée d'une détérioration par rapport aux résistances.

*Le Baroque greffé sur 1202.* — Les grappes du Baroque sont sensiblement cylindriques ou légèrement coniques (fig. i, pl. XLIV). Les grains des raisins sont en général assez serrés et ne coulent pas.

Au contraire, les grappes du 1202 (fig. i, pl. LV) sont ailées et coulent fréquemment.

Les grappes du Baroque greffé sur 1202 avaient considérablement varié à la suite de la symbiose. Quelques-unes d'entre elles étaient plus ou moins intermédiaires entre celles de l'*épibioté* et celles de l'*hypobioté* (fig. 2 et 3, pl. XLIV et C, pl. XLV). Les grains, petits, avortés ou *millerandés* rappelaient plus ou moins la grappe *coularde* et 'ramifiée de l'*hypobioté* 1202.

Réciproquement, la grappe du 1202 *hypobioté* avait acquis une forme différente de la rafle du 1202 autonome et avait pris quelques-uns des caractères du Baroque, son *épibioté*.

Remarquons encore que, dans toutes les symbioses (*olodibioses* ou *hémidibioses*) du Baroque avec le 1202, la coloration des raisins était d'un vert terne à la maturité et bien différente de celle des francs de pied.

L'influence réciproque de l'*hypobioté* et de l'*épibioté* était donc dans ces greffes, nettement visible, chacun des symbiotes ayant transmis certains de ses caractères spécifiques à son conjoint. Cette transmission constituait une détérioration très nette pour le cépage français Baroque devenu *coulard* comme le 1202.

Inversement, le Baroque greffé sur 41 B *Millardet* s'est amélioré comme grappe et grains de raisin (fig. C, pl. XLIX).

y. *Dégénérescence du 22 A Baco*. — Cet hybride sexuel est issu du croisement de la Folle blanche et du Noah. Ses raisins ont un goût foxé chez le pied mère originel, goût qui a disparu à la suite de certains greffages.

- En 1911-1913, le 22 A greffé sur un autre hybride franco-américain, le Terras 20 (Alicante x *Vitis rupestris*), donna de très curieux résultats.

Les sarments du 22 A franc de pied portaient des grappes normales (fig. A, pl. XLV et fig. A, pl. XLVI), parfaitement saines et très nombreuses.

Ceux du 22 A greffé sur Terras 20 (fig. B, planche XLV et fig. B, pl. XLVI) avaient de petites grappes à grains sous-moyens ou très petits. Cette dégénérescence remarquable était accompagnée d'un retard important de la maturité et ne s'était produite que sur quelques pieds.

L'épaisseur de la peau des grains de raisin était plus forte chez le 22 A greffé que chez le franc de pied. Les grains présentaient du millerandage, c'est-à-dire qu'un certain nombre étaient dépourvus de pépins.

On aurait pu croire que la petitesse des grappes et des grains provenait de ce qu'ils étaient portés par des sarments faibles. Ce n'était pas le cas, car les sarments de l'épibote à raisins dégénérés étaient, dans beaucoup de cas (fig. 2 B, pl. XLVI), plus gros et plus vigoureux que chez le franc de pied (fig. A, pl. XLVI).

A ces modifications correspondaient d'importantes variations dans la composition chimique des moûts. La quantité relative des moûts, la densité, l'extrait sec, le sucre, étaient plus élevés chez le 22 A autonome, tandis que c'était le contraire pour les cendres et l'acidité (1).

S. *Variations des résistances du 22 A greffé*. — Suivant les hypobiotés, le 22 A Baco a modifié la forme et le volume de ses grappes en même temps que son fox et ses résistances.

Ses raisins sont gros, bien attachés au pédicelle et portés par de belles grappes de taille moyenne (fig. 3, pl. XLVII).

---

(1) Voir Lucien DANIEL, *La question phylloxérique*, p. 600.

Greffé sur *Vitis riparia* ordinaire, il devint plus fertile que le pied mère; sa grappe s'allongea, fut plus fournie et conserva sa résistance aux maladies et à l'échaudage sur un grand nombre de pieds (fig. I, pl. XLVIII) quand, sur d'autres, elle resta plus petite, avec des grains de raisins moins gros qui avaient perdu en grande partie leurs résistances (fig. i, pl. XLVII). Malgré un traitement anticryptogamique effectué selon toutes les règles de l'art, les raisins furent atteints à des degrés divers par l'oïdium, le black-rot, le *Botrytis cinerea*, etc.

Sur *Vitis riparia* Gloire, les grappes coulèrent partiellement sans que leur forme fût modifiée sensiblement. Malgré un sulfatage préalable, les raisins furent également atteints par les maladies et pourrirent.

Dans ces deux séries de greffages, l'hypobiote, bien que très résistant, n'avait pas transmis cette qualité au 22 A et avait au contraire diminué sa résistance spécifique.

Au contraire, greffé à la même époque et dans des conditions comparatives sur le 101<sup>11</sup> (*V. riparia* x *V. rupestris*), le 22 A conserva intégralement ses résistances spécifiques (fig. I, pl. XLVIII). Sa grappe s'allongea et ses raisins furent plus serrés.

Greffé sur la Folle blanche, dont la sensibilité aux maladies est bien connue, le 22 A fournit des grappes plus belles, des grains de raisin plus gros, qui résistèrent parfaitement (fig. 2, pl. XLVIII).

Dans ces exemples, on voit qu'à des améliorations dues à l'hypobiote et pouvant être prévues à l'avance, comme par exemple le grossissement de la grappe et des grains de raisin, se joignent quelquefois des détériorations difficiles à prévenir et à expliquer, comme par exemple les changements des résistances et de la grosseur des raisins qui viennent d'être indiqués avec les hypobiotés *Vitis riparia* et Folle.

e. *Le 7 A Bac*<sup>o</sup>. — Ce cépage a été obtenu par le croisement du Chasselas doré et du Noah. Ses raisins sont assez gros et de bon goût.

Il fut greffé comparativement sur *Vitis riparia* Gloire, en 1909,

dans le but d'augmenter sa résistance aux maladies, et sur Folle blanche, pour améliorer sa grappe et ses raisins.

La feuille du 7 A prit un faciès plus américain sur le *V. riparia* et se rapprocha au contraire du *Vitis vinifera* par la greffe sur la Folle blanche. Dans les deux cas, la transmission du caractère spécifique de forme des feuilles de chaque hypobioté était très nette.

Il en fut de même pour les caractères de résistance. Les raisins du 7 A greffé sur *V. riparia* Gloire (fig. A, pl. XLIX) étaient plus gros, plus sains que ceux du pied mère. Ceux des ceps greffés sur Folle (fig. B, pl. XLIX) furent envahis fortement par l'oïdium, le black-rot surtout et pourrirent finalement.

Le *Vitis riparia*, transmettant sa résistance, avait amélioré son épibioté, le 7 A, tandis que la Folle, en transmettant sa sensibilité malade, l'avait détérioré à ce point de vue.

7. *Le 15-8 Baco*. — Cet hybride sexuel provient du croisement du Seibel n° i et de la Folle blanche. Comme les précédents, en la même année 1909, il fut greffé comparativement par F. Baco sur divers hypobiotés en vue d'étudier l'action de ceux-ci sur les résistances des raisins. Cette fois, le pied mère n'ayant pas été conservé, les épibiotés employés furent tous pris sur un même cep de 45-8 vigoureux, greffé déjà sur la Folle, l'un des parents de l'hybride sexuel.

Sur le *Vitis riparia* ordinaire, la grappe du 45-8 devint la proie du black-rot, de l'oïdium et de la pourriture grise (fig. 2, pl. L). Sur le *V. riparia* Gloire, seul le black-rot attaqua l'épibioté 45-8, montrant bien ici l'influence de la variété choisie comme hypobioté (fig. 3, pl. LI).

Greffé sur le Noah, le 45-8 resta parfaitement sain et fournit de beaux raisins. Mais sur le 3309 Couderc (*V. riparia* x *V. rupestris*), la grappe fut atteinte à la fois par l'oïdium et le *Botrytis cinerea* (fig. j, pl. LI).

Placé sur la Folle blanche, l'un de ses parents, le 45-8 se montra productif et cependant suffisamment sain. Certaines de ses grappes devinrent plus volumineuses et plus serrées (fig. 3, pl. L).

Chez quelques-unes, de taille plus faible, la résistance des grains de raisin laissait **quelquefois** à désirer.

Avec le Plant des Dames ou Grosse Chalosse, cépage français, la résistance et la dimension des grappes furent fortement diminuées (fig. 1, pl. L). Le **Castets**, autre cépage français, se montra encore plus détériorant sous ce rapport (fig. 2, pl. LI).

Sur une partie de ces diverses greffes, on observait des variations des pampres et des feuilles qui offraient une analogie plus ou moins marquée avec l'**hypobiote**, surtout avec la Folle et le **Castets**.

0. *Défoxage des raisins et transmission du goût de fox.* — J'ai montré depuis 1894 (1) que l'on peut obtenir des variétés nouvelles par le greffage et que l'on peut perfectionner diverses plantes (espèces, hybrides, races ou variétés) par un choix rationnel d'**hypobiotes** améliorants.

Cette méthode a été appliquée pour la première fois à la Vigne par A. Jurie (2). Elle le fut ensuite par Castel (3) et enfin par **Baco** (4), tous les trois bien connus par les remarquables hybrides sexuels qu'ils ont réalisés. Je rapporterai seulement ici quelques-uns de leurs résultats, renvoyant à leurs publications le lecteur qu'elles pourraient intéresser.

\**Perte du goût foxé.* — A. **Jurie** avait obtenu deux hybrides, le 330 A (Noah x **Mondeuse-rupestrís**) et le 340 B (Othello x **Mondeuse-rupestrís**), dont les raisins avaient un goût foxé très prononcé. Les ayant greffés sur divers **hypobiotes**, en particulier sur l'hybride *Vitis cordifolia* x *Vitis rupestrís*, il constata que chez divers exemplaires le goût foxé des raisins avait complète-

---

(1) Lucien DANIEL, *Création de variétés nouvelles par la greffe* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 30 avril 1894), etc

(2) A. **JURIE**, *Variation par la greffe* (*L'Œnophile*, p. 193-198, Bardeaux, 1904), etc.

(3) P. CASTEL, *De l'amélioration des producteurs directs tar la greffe* (Congrès agricole de Toulouse, juin 1904).

(4) F. **BACO**, *Etudes expérimentales sur diverses greffes de Vigne* (Revue bretonne de Botanique, p. 49, 1909)

ment disparu et que chez d'autres le caractère s'était modifié de façon très inégale suivant les grappes. Les raisins de celles-ci présentaient à la fois des grains foxés, des grains à goût de fox plus ou moins atténué, et des grains sans trace de fox.

Ces faits, qui rappelaient ceux que j'ai signalés il y a 34 ans et qui seront décrits plus loin chez la Tomate jaune ronde greffée sur la Tomate rouge à fruits côtelés et les Piments à fruit conique greffés sur Tomate à fruit côtelé (I), étaient des plus intéressants, car ils faisaient voir que l'amélioration systématique du fruit des hybrides sexuels de Vigne était elle-même possible à l'aide d'**hypobiotés** judicieusement choisis.

Le **défoxage** a été reproduit systématiquement par F. Baco sur son hybride 44 A qui provient du croisement du Baroque par le Noah et qui donne des raisins blancs, gros et très foxés. Les grappes, ailées (fig. A, pl. LII), sont variables comme dimensions.

Greffé sur Folle blanche, dont les raisins sont francs de goût, le 44 A fournit des sarments plus vigoureux, des grappes plus volumineuses, parfois nettement cylindriques (fig. B, pl. LII), et des raisins francs de goût comme chez **l'hypobioté**. Le greffage avait ainsi transformé un caractère spécifique de **l'épibioté** en un caractère latent.

Le **défoxage** était accompagné de changements divers dans l'appareil végétatif, montrant que le greffage avait retenti à la fois sur l'ensemble de **l'épibioté**. Le caractère américain de la feuille du Noah qui existait à peine chez l'hybride autonome à faciès de *Vitis vinifera*, à 5 divisions profondes des contours et à dents peu pointues, se révélait dans les feuilles de **l'épibioté** devenues trilobées et à pointes aiguës. Ces faits montrent que la variation spécifique par greffage n'atteint pas tous les caractères de la même manière et que deux caractères différents peuvent varier en sens inverses.

Quand le greffage produit un **défoxage** des raisins, il détermine une amélioration sérieuse des producteurs directs hybrides qui présentent ce défaut. Mais si cette opération détermine l'effet

---

(1) Voir L. DANIEL, *La question phylloxérique*, *loc. cit.*, p. 314, 315.

inverse, c'est-à-dire si l'**hypobiote** à raisins foxés transmet aux raisins de l'**épibiote** son caractère, c'est une détérioration qui peut avoir une importance considérable quand il s'agit des vins fins par exemple ou des eaux-de-vie renommées.

\* *Transmission du goût de fox.* — Si l'on a sans peine admis la possibilité du **défoxage**, la transmission du goût de fox des **hypobiotes** américains aux variétés cultivées du *Vitis vinifera* a été niée énergiquement par ceux dont elle gênait les théories ou surtout les intérêts. C'est naturel, mais elles n'en existent pas moins en certains cas et elles ont été constatées à plusieurs reprises par des viticulteurs qui n'ont pas craint de les signaler. Elles ont affecté surtout les cépages à raisins blancs et se sont fait sentir surtout dans le cours des premières années de la végétation des ceps greffés. On les a observées dans la Gironde, dans les **Charentes** et dans l'Anjou.

Lepage a écrit, en 1907 (1), ces lignes qui ne laissent prise à aucune ambiguïté : « Avant tout, comme nous tenons à parler net, nous déclarons que certains porte-greffes (**hypobiotes**) communiquent un goût particulier aux vins, fait qui se manifeste d'une façon évidente dans les premières années de la récolte n. Il ajoute que cette transmission existe surtout pour les cépages greffés sur *Vitis Labrusca*.

M. de **Dreux-Brezé** (2) a constaté que « les raisins variaient de bouquet, de saveur, de finesse et de douceur selon les porte-greffes, toutes conditions égales d'ailleurs ».

Le greffage peut amener d'autres détériorations de la valeur des grains de raisin par un changement dans les rythmes de végétation de l'**épibiote**, dont il a été cité des exemples dans les pages **précédentes** (p. 924 et suivantes).

Un exemple remarquable en a été cité par **Capus** (3) au même Congrès d'Angers : « Chez M. **Dézeimeris**, à **Loupiac** (Gironde),

---

(1) **LEPAGE**, *Le greffage et la qualité des vins* (C. R. du Congrès de Viticulture d'Angers, 1907, p. 141).

(2) Marquis DE **DREUX-BREZÉ**, (Même Congrès d'Angers, p. 124).

(3) **CAPUS**, *L'influence du greffage sur la qualité des vins* (C. R. du Congrès international de Viticulture (l'Angers, p. 84, 1907).

la Malvoisie, cépage blanc du Midi, qui, franche de pied, mûrissait très bien, mûrit très tard et incomplètement depuis qu'elle est greffée sur *Vitis riparia*. »

Il ne faudrait pas généraliser, même à ce point de vue particulier. Des transmissions de goût peuvent, en divers cas, constituer une amélioration et non une détérioration. P. Castel a constaté que, chez lui, le *Vitis Berlandieri* constituait un hypobioté améliorant la qualité des raisins de quelques-uns des hypobiotes qu'il portait.

G. Couanon (t), inspecteur général de la Viticulture en France, a pu constater, en présence de M. Gennadius, chef de l'agriculture en Grèce, le fait suivant d'amélioration des raisins par greffage : « Une pièce de *Sultanina*, fortement anthracosée, fut entièrement greffée en *Mavroudi*, raisin à grappe petite, à grains moyens et serrés, produisant un vin de goût très âpre et mauvais à manger. Les grains de raisin fournis par l'épibioté étaient portés par une grappe plus développée; ils étaient plus lâches et plus gros, de goût excellent et furent très appréciés à la fois pour la table et pour la cuve ».

c. *Amélioration systématique du 24-23 Baco par sa greffe sur l'un de ses procréateurs.* — L'un des exemples les plus remarquables de l'amélioration systématique d'un hybride de vigne par un greffage judicieusement établi; c'est celui du 24-23 *Baco*. Cet hybride dont les feuilles s'étaient modifiées à la suite de son greffage sur divers hypobiotes (fig. 2 et 3, pl. LXI), fut greffé sur *Vitis riparia* par F. Baco qui, sur mes conseils, utilisa à son tour la méthode d'amélioration systématique des végétaux par greffage raisonné qui avait servi pour la Vigne à A. Jurie et P. Castel et à moi pour les plantes herbacées.

Le pied mère de 24-23, insuffisamment fertile puisqu'il fournissait seulement de petites grappes (fig. 1, pl. LIII), peu nombreuses, à raisins lâches et souvent cou lards, dont le poids ne dépassait guère au total 2 kilogrammes, une fois greffé sur le *Vitis riparia* donna exceptionnellement sur un pied jusqu'à 8 kilogrammes de raisins. La grappe (fig. 2, pl. LIII) s'était grandement améliorée

---

[1] COUANON, *in litteris*.

comme taille, comme forme, comme densité des raisins qui étaient devenus plus gros et meilleurs. Le *Vitis riparia* avait ainsi transmis une fois de plus à son épibioté ses qualités bien connues de fructification et justifié sa réputation d'hypobioté améliorant.

Chose importante, cette amélioration de la production et du fruit fut accompagnée de la conservation des résistances du cépage nouveau aux maladies, de sa précocité et de sa vigueur.

La nouvelle variété ainsi obtenue par F. Baco fut désignée désormais sous le nom de Baco n° 1 et, pour indiquer sa double origine (croisement puis greffage), il lui donna le nom d'hybride sexuel-asexuel. Elle est aujourd'hui entrée largement dans le domaine viticole et appréciée à juste titre. C'est elle qui, par sa précocité et par ses résistances élevées au milieu, va permettre de rétablir la culture de la Vigne dans les régions septentrionales (i).

Le greffage du 24-23 Baco sur Noah améliora aussi la production et la grappe du pied mère (fig. 3, pl. LIII), mais comme cette amélioration fut inférieure à la précédente, F. Baco ne la multiplia pas en grand et lui préféra le Baco n° 1.

D'autres greffages, essayés en même temps sur d'autres hypobiotés, se montrèrent détériorants à des degrés divers et furent rejetés pour cette raison comme l'avait été le 22 A détérioré par le Terras 20 (fig. 2, pl. XLV et B, pl. XVI).

x. *Hémidibioses chez la Vigne.* — Comme pour les variations spécifiques de l'appareil végétatif ou des inflorescences, il faut recourir aux hémidibioses si l'on veut constater les variations spécifiques des raisins de l'hypobioté.

Sous ce rapport les hémidibioses réalisées entre le 1202 et le Tannat, cépage landais, sont particulièrement démonstratives. Le rameau de remplacement du 1202 hypobioté de Tannat donne des grappes plus serrées, à raisins plus gros et moins coulardes (fig. 2, pl. LV) que le 1202 franc de pied (fig. 1, pl. LV). Le Tannat greffé sur 1202 fournit quelques grappes à grains plus espacés

---

(1) Lucien DANIEL, *La culture de la Vigne en Bretagne, son histoire, son état présent et son avenir* (Congrès de l'Association bretonne, Quimperlé, 4 juillet 1928).

entremêlés de grains non fécondés. Au contraire, le **Tannat** greffé sur 41 B donne (fig. 3, pl. LV) une grappe admirablement conformée, non **millerandée**, à grains plus uniformes, plus denses, plus beaux et plus sains que ceux du franc de pied (fig. i, pl. LIV).

Ce même **Tannat**, dans son **hémidibiose** avec le *Vitis riparia*, variété **Gloire**, porta des grappes ramifiées et irrégulières, dont les raisins étaient atteints par l'**oïdium**, le *Botrytis cinerea* et l'échouage cette année-là (fig. 2, pl. LIV).

λ. **Hyperbioses de Vignes**. — Le **surgreffage** agit parfois très énergiquement sur les caractères des raisins de quelques vignes greffées. Deux exemples permettront de s'en rendre compte.

F. **Baco** possédait des cultures comparatives de l'Alicante **Bouschet** greffé sur *Vitis riparia* (fig. i, pl. LVI) et du 22 A dont la grappe est presque cylindrique, et donne de gros grains uniformes (fig. i, pl. XLV).

**Surgreffé** sur Alicante **Bouschet**, le 22 A **hyperbiote** (fig. 2, pl. LVI) fournit des grappes dont certaines étaient fortement ailées comme celles du **mésobiote**; comme chez celui-ci, elles contenaient des grains coulés et **millerandés**.

Tout aussi probantes se montrèrent les **hyperbioses** de 22 A et de **Claverie**, cépage landais greffé préalablement sur *Vitis riparia*.

La grappe du **Claverie** franc de pied (fig. 3, pl. LVII) est fortement ailée au point de devenir double. La résistance de ses raisins est médiocre vis-à-vis des maladies.

La grappe du 22 A greffé sur *Vitis riparia* (**olodibiose**) devient quelquefois ailée et à grains inégaux, **millerandés** ou coulés, sensibles aux maladies (fig. i, pl. LVII).

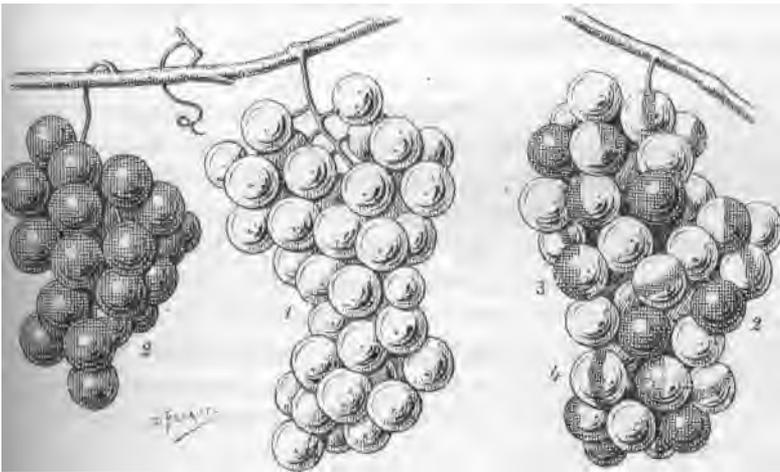
Chez le 22 A **hyperbiote**, les grappes étaient en grande partie ailées et quelques-unes étaient doubles (fig. 2, pl. LVII). L'**hyperbiote** était devenu plus fertile et sa fructification tenait à la fois de l'**hypobiote** *Vitis riparia* et du **mésobiote** **Claverie**, mais plus spécialement de celui-ci.

μ. **Panachure des raisins**. — Les changements de la mosaïque de la couleur qui ont été précédemment indiqués chez le Rosier Duchesse Mathilde se retrouvent chez la Vigne greffée relativement

à la couleur des raisins. On sait qu'avant l'emploi du greffage, les variations de couleur des raisins étaient très rares dans les vignobles, à tel point que **Alfonzo** de Herrera avait établi une classification des cépages basée sur cette couleur. Depuis la reconstitution, ces modifications (accentuation ou rétrogradation) sont devenues beaucoup plus fréquentes et des variétés nouvelles ont été ainsi plus ou moins fixées.

Ces variations sont plus ou moins fréquentes suivant les cépages considérés. Elles sont plus communes chez les Pinots **que** chez les Gamays en Bourgogne, et c'est seulement depuis la reconstitution que la couleur de ces derniers s'est mise à varier. J'en ai relevé un exemple très net, à Dijon, chez deux ceps de Gamay **Fréau** greffés sur <sup>41</sup> **B Millardet** qui portaient à la fois des raisins blancs et des raisins noirs. T'ai rencontré sur le même sarment des raisins noirs, des raisins gris et des raisins blancs (pl. **XXVIII bis**).

De **Montgesoye** (Doubs), j'ai reçu de M. Prieur des sarments portant des grappes sur lesquelles j'ai observé des raisins noirs, des raisins blancs et d'autres qui étaient! panachés de noir et de blanc ou présentaient un cercle noir sur fond blanc (fig. 600).



**FIG. 600.** — 1 et 2. Grappe de raisins noirs et grappe de raisins blancs coexistant sur un même pied de Gamay. Autre grappe contenant à la fois des raisins blancs, des raisins noirs (2) et des raisins panachés de noir et de blanc (3). Certains sont blancs et entourés par un anneau circulaire noir (q).

On a voulu voir dans ces faits un exemple de **Xénies**, c'est-à-dire une influence de l'embryon sur l'ovaire qui le porte. Cette hypothèse ne peut être admise, car les **Xénies** ne peuvent **naturellement** exister que l'année même de leur formation, puisqu'il n'y a pas d'ovaires persistants chez les plantes comme chez les animaux. Elles ne peuvent donc être héréditaires si l'on bouture les sarments, et cependant certaines d'entre elles se retrouvent chaque année sur les mêmes ceps et se maintiennent à la suite du bouturage.

D'autre part, les **Xénies** sont très exceptionnelles, ce qui n'est pas le cas pour les panachures ou les changements de couleur des raisins. L'origine de ces variations doit être cherchée ailleurs; elle ne peut s'expliquer que par un changement de mosaïque du cep, qui peut être considéré comme un hybride sexuel de variétés dont les caractères parentaux se disjoignent ou se recombinent sous l'influence du greffage.

Nous verrons que la disjonction des caractères est aussi un phénomène fréquent chez les hybrides de greffe.

**Evidemment**, une pareille disjonction pourrait aussi être produite par d'autres facteurs que la symbiose, mais ici, c'est évidemment la symbiose qui joue le rôle principal puisque tout est comparatif par ailleurs.

*v. Retours ataviques et changements de mosaïque chez le 11-16 Baco.* — Un cas des plus intéressants et des plus démonstratifs de l'action symbiotique sur la mosaïque de l'hybride sexuel a été fourni par le 11-16 **Baco** (1).

Cet hybride (fig. 1, *i bis*, 2, 3, 4, 7 et 8, pl. LXI) a pour père le 4-13 **Baco**, hybride sexuel provenant du croisement du 4401 **Couderc** et du Sauvignon; il a pour mère le 24-23 ou **Baco** n° 1 qui, comme on l'a vu, est un hybride **sexuel-asexuel** issu de la Folle blanche et du *Vitis riparia*. Les feuilles de ce dernier hybride (fig. i et 1<sup>a</sup>, pl. LVIII j) sont très caractéristiques par leur faciès américain.

---

(1) F. **BACO**, *Variation d'un hybride sexuel de Vigne par sa greffe sur l'un de ses procréateurs* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1917).

Or, les feuilles des sarments primaires du i i-16 pied mère (fig. i et 1<sup>a</sup>. pl. LX) rappellent celles du **Baco** n° 1, sa mère et ont aussi l'aspect américain un peu modifié dans la forme des contours, et à pointes moins aiguës. Le pétiole a une longueur variant entre 4 et 8 centimètres; sa couleur est rouge. La surface du limbe est glabre; seules les nervures sont légèrement velues. Sa longueur est de 11 à 12 centimètres et sa largeur, de 15 centimètres au maximum. Le sinus **pétioleaire** est obtus, grand mais cependant de grandeur variable suivant les feuilles.

Les feuilles des pousses secondaires des sarments n'ont pas de découpures très profondes et n'en présentent que rarement de petites (fig. 3, pl. LX).

Quant aux grappes, elles sont de très petite taille, lâches, à grains noirs peu nombreux, à chair dure un peu foxée et coulardes (fig. i et i *bis*, pi. LXI). Ils contiennent en général un seul pépin assez gros, à bec court et à caractère plutôt américain.

Le père, c'est-à-dire le 4-13 **Baco**, provient du Sauvignon, cépage français et du 4401 **Couderc**. Celui-ci a pour ancêtres le *Vitis rupestris*, cépage américain, et le Chasselas rose, c'est-à-dire un cépage français.

Le 4401 a des feuilles qui ont le faciès du *Vitis vinifera*, les deux cépages français qui entrent dans sa constitution lui ayant imprimé en grande partie leur caractère (fig. i, pl. LIX). Elles ont surtout de l'analogie avec le parent Chasselas rose (fig. 2, <sup>2a</sup> et 3, pl. LVIII) par leurs découpures assez profondes et les dents moins aiguës. Le Chasselas rose a un pétiole rouge brun très long, atteignant jusqu'à 13 centimètres; son limbe, profondément découpé, est parcouru par des nervures assez velues.

Par ailleurs, les caractères de la feuille du 4401 se rapprochent de ceux du *Vitis rupestris*. On peut remarquer que la feuille du 11-16 est équivalente comme grandeur à celle du 4-13 **Baco** qui lui a transmis ce caractère hérité du 4401.

En 1912, F. **Baco** greffa le i i-16 sur le 4401 **Couderc**, en laissant des pousses feuillées sur l'**hypobioté**, réalisant ainsi des **hémidibioses**.

A la suite de ce greffage, aucun des **épibiotés** ne conserva

complètement les caractères du pied mère; l'un d'eux surtout se transforma d'une façon très curieuse. La feuille acquit un pétiole dont la longueur oscillait entre 7 et 10 centimètres et dont la couleur était d'un rouge différent de celui du pied mère. La longueur du limbe était de 8 à 10 centimètres et sa largeur de 9 à 11 centimètres; sa surface était glabre mais ses nervures étaient velues; ses contours présentaient des découpures profondes comme chez le *Vitis vinifera*; le sinus pétiolaire était devenu plus étroit (fig. 4, pl. LXI).

En un mot, la feuille de 11-16 greffé sur 4401 rappelait comme forme et faciès général deux de ses ancêtres dont les caractères étaient devenus latents dans l'hybride sexuel autonome mais étaient redevenus dominateurs à la suite du greffage.

Les feuilles des pousses secondaires des rameaux avaient aussi quelque ressemblance avec les pousses similaires du Sauvignon et du Chasselas, mais moins accusées (fig. 2, pl. LXI).

La longueur des entre-nœuds, la teinte des sarments, la striation de leur surface, étaient également changées. Cette teinte était moins rouge; les rayures moins profondes que chez le pied mère, ce qui rapprochait encore les épibiotes des deux Vignes françaises, le Chasselas et le Sauvignon.

Quant aux grappes, leur transformation était très profonde et avait abouti à une forte amélioration. Elles étaient devenues au moins deux fois plus longues et plus larges (fig. 3, pl. LXI) que chez le pied mère (fig. 1 et 1 bis, pl. LXI). Les grains étaient devenus nombreux et serrés; ils avaient augmenté de volume; leur chair était plus tendre et plus riche en liquide; le goût de fox avait disparu. Les caractères de la grappe du 11-16 greffé sur 4401 (fig. 3, pl. LXI) montraient l'influence prépondérante du Sauvignon dans la formation de la nouvelle mosaïque de l'hybride, car, une fois greffé, sa grappe avait pris d'une façon frappante l'aspect de celle du Sauvignon (fig. 5, pl. LXI).

Les pépins eux-mêmes avaient varié. Ils étaient le plus souvent au nombre de deux, mais ils étaient devenus plus petits; leur bec était plus long et plus pointu. Tous ces caractères montrent que le greffage avait fait évoluer l'hybride sexuel 11-16 dans le se

de ses ancêtres *Vitis vinifera*, dont les pépins sont petits et à bec pointu.

J'ai étudié la structure anatomique des feuilles du 11-16 ainsi transformé par la greffe, celle des tiges et des grappes. J'ai constaté que cette structure montrait un rapprochement sensible avec celle des organes correspondants chez les parents de, cet hybride, en particulier avec le Sauvignon, le Chasselas, la Folle et autres variétés de *Vitis vinifera*. On peut s'en rendre compte par les figures 7 et 8, pl. LXI, qui correspondent à la coupe du pétiole du 11-16 franc de pied (fig. 7) et du 11-16 greffé sur 4401 Couderc (fig. 8).

L'hypobiote<sup>4401</sup> avait lui-même subi l'influence de son épibiote, le 11-16 Baco, et avait acquis un aspect se rapprochant davantage du *Vitis vinifera*.

Le retour atavique, provoqué par le greffage, remonte à plusieurs générations antérieures et c'est là un fait nouveau intéressant, qui confirme ceux qui ont été décrits chez les Rosacées et qui seront décrits plus loin chez quelques hybrides de plantes herbacées greffés (Haricots, Tomates, Piments, etc.)

c) *Pépins*. — L'on admettait, au début de la reconstitution des Vignes françaises par greffage et de la recherche de Vignes hybrides que les caractères des espèces et des variétés de Vignes étaient spécifiques et complètement immuables.

Millardet, professeur de Botanique à la Faculté de Bordeaux, dont les remarquables recherches sur la Vigne font autorité, a écrit (t) : « Jamais M. de Grasset et moi, dans les très nombreuses hybridations que nous avons faites, n'avons observé de variations dans la forme des graines qui sont le résultat direct de l'hybridation. Nous les avons toujours vues offrir uniquement les caractères de celles de la plante mère. Une graine d'Aramon conserve toujours les caractères d'une graine d'Aramon et n'en présente jamais d'autres, qu'elle soit le produit de la fécondation normale de l'Aramon ou de son croisement avec les *Vitis riparia*, *V. rupestris* ou autres. La réciproque est également vraie ».

---

(t) MILLARDET, *Essai sur l'hybridation de la Vigne*, Paris, p. 33, 1891.

Or j'ai montré plus d'une fois, dès 1895, puis plus tard que la couleur et la grosseur (fig. 4, 5, 6 et 7, pl. LXXXVIII en couleurs) des graines pouvaient varier chez quelques plantes greffées; ce phénomène était très net chez les Choux-raves et chez les Haricots par exemple. Il en est de même pour les Vignes greffées, ainsi qu'on va le voir par l'étude morphologique et biométrique des pépins.

α. *Morphologie.* — Chez les Vignes greffées, G. Couderc a constaté que les pépins sont plus nombreux, mieux nourris, plus fertiles chez la Vigne autonome que chez la Vigne greffée. Chez les Pinots i; greffés sur *Vitis riparia*, Curtel a observé que si les pépins sont plus gros, ils sont moins nombreux.

A. Juric, le premier, en 1904, a entrepris des recherches sur les variations des pépins des hybrides de Vignes greffées. En même temps, au champ d'expériences de Haut-Gardère, j'ai moi-même fait un assez grand nombre d'observations sur ce sujet la même année. J'ai constaté qu'il existe à cet égard, comme pour la plupart des caractères spécifiques, des variations, tantôt en plus, tantôt en moins dans certains cas quand, dans d'autres Vignes greffées, la variation ne se produit pas.

Le grossissement des graines s'était produit, en 1904, chez le Malbec greffé sur *Vitis riparia* (type tomenteux et variété glabre), ainsi que chez le Cabernet franc greffé sur ces mêmes hypobiotes.

Au contraire, les pépins étaient devenus plus petits chez le Malbec greffé sur le *Vitis rupestris* du Lot, plus petits encore chez le Cabernet franc greffé sur ce même hypobioté qui, plus que tous les autres, transmet son caractère de petitesse.

Avec le Sémillon, tous les hypobiotes utilisés à Haut-Gardère, le 101<sup>er</sup>, le *Vitis rupestris* et même les variétés de *Vitis riparia* avaient diminué les dimensions des pépins, mais cette diminution était plus sensible avec l'hypobioté *Vitis rupestris* du Lot.

Le Verdot avait modifié assez fortement la forme de ses pépins surtout avec le Vialla et le 101<sup>er</sup>. Ce dernier avait également changé la forme des pépins du Sémillon.

La Muscadelle avait gardé ses caractères; ses pépins n'avaient varié ni comme forme ni comme grosseur, sur aucun de ses hypobiotes.

Déjà, ces quelques observations ont un grand intérêt, car elles font voir que le pépin, organe qui, d'après certains auteurs, permet seul de caractériser d'une façon sûre les diverses espèces de Vigne, n'a pas l'immutabilité qu'on lui a prêtée. D'autres recherches, faites sous nia direction, sont plus complètes et plus probantes encore que les premières ; ce sont celles de A. Jurie, d'une part ; celles de P. Seyot, puis les miennes, d'autre part.

Pour comprendre les variations des pépins, il est nécessaire de bien connaître leurs caractères généraux et leurs caractères particuliers chez les principales espèces de *Vitis*.

Les pépins possèdent un **micropyle** situé vers la pointe, à la base. En général, il y a une chalaze bien marquée avec un **raphé qui** contourne toute la graine et s'attache au bas vers le hile. La partie qui porte la chalaze s'appelle la face; celle qui lui est opposée, le dos. La partie allongée du pépin, c'est le bec. Quelquefois le contour de la graine est lisse; parfois il est ruminé.

Chez les variétés du *Vitis vinifera*, le pépin est très allongé et le bec est très long. La chalaze est située au 1/3 de la partie large de la graine.

Dans presque toutes les autres espèces de *Vitis*, le bec est court et gros; la chalaze est située au centre de la partie large de la graine. Ce sont la chalaze et le **raphé** qui, par leurs caractères particuliers, servent à différencier les espèces entre elles.

Ainsi chez le *Vitis aestivalis*, la chalaze et le **raphé** proéminent sont bien détachés. Le *Vitis riparia* possède une chalaze et un **raphé** qui se confondent, le **raphé** restant rudimentaire. Le *Vitis Berlandieri* a des pépins ronds, à bec fort et court, sa chalaze est arrondie avec un **raphé** peu proéminent. Le *Vitis rupestris* a des graines petites, globuleuses, à bec gros et court ; une chalaze allongée, peu saillante, à **raphé** rudimentaire se confondant avec la chalaze.

A la suite d'une série d'essais de greffage de ses divers hybrides sexuels, A. Jurie avait obtenu des variations spécifiques remarquables qui ont déjà été indiquées dans cet ouvrage (déterminisme sexuel, transmission de résistances, **défoxa**ge systématique des raisins, etc.).

En 1904, il constatait que la disjonction des caractères se faisait dans les hybrides de greffe ou hybrides **asexuels** de Vigne comme dans les hybrides sexuels, ce qui venait à l'appui des faits que j'avais signalés chez les Solanées, les Choux et les Haricots. Il indiquait qu'un examen attentif des pépins des Vignes greffées permettait de retrouver quelquefois les formes combinées des pépins des plantes associées (i).

« La photographie des pépins de mon hybride 340 B pied mère et celle de ses pépins après greffage sur *Vitis cordifolia* x *Vitis rupestris* faisait voir d'une manière très sensible le caractère spécifique du *Vitis cordifolia*, c'est-à-dire une légère dépression allant de la chalaze au bec.

» Après greffage sur le *Vitis cordifolia* x *Vitis rupestris*, il se trouve dans la grappe de mon hybride 340 B des grains d'une absolue franchise de goût, des grains très foxés et d'autres intermédiaires, image frappante d'un semis d'hybride sexuel. Je choisis dans une grappe les pépins des grains foxés et ceux des grains non foxés; je les semai séparément dans les mêmes conditions. Les pépins des grains foxés ont germé en partie avec la tigelle rouge et le bourgeonnement si caractérisé du *Vitis Labrusca* jaune orangé. Aucun des pépins des grains non foxés n'a germé. Cette différence de germination, sans être une preuve absolue puisque l'expérience est unique, donne cependant une forte présomption d'un; état d'hybridité plus absolu dans les grains non foxés.

» Je tiens à insister sur cette disjonction du caractère dans les pépins, car elle est la preuve, sans conteste possible, de la similitude des effets dans l'hybridation sexuelle et dans l'hybridation asexuelle ».

A l'appui de ses recherches, A. Jurie m'adressa des séries de pépins recueillis et classés par lui. Je les ai photographiés grossis trois fois en tous sens. Ce sont ces photographies qui parurent dans l'*Œnophile* de juillet 1904 et que je reproduis ici à cause de leur valeur documentaire autant que démonstrative.

Le premier exemple est celui du 330 A. Jurie (hybride sexuel

---

(i) A. JURIE, *Variation par la greffe et hybridation asexuelle* (L'*Œnophile*, p. 193, Bordeaux, n° 7, juillet 19(4).

de Noah et de Mondeuse x *Vitis rupestris*). Franc de pied, il possède le goût de fox du Noah, son père. Dans ses pépins (fig. i, pl. LXII), le *Vitis vinifera* est à peine sensible. Ils rappellent ceux du *Vitis Labrusca* qui sont gros, ramassés, à bec court, chez lesquels la chalaze et le raphé sont nuls et remplacés par une dépression circulaire très marquée.

Comme chez ceux-ci, le raphé est absent chez les pépins de 330 A et remplacé par une rainure qui contourne la base bilobée et la chalaze est rudimentaire. Leur couleur est gris brun pâle.

Le 330 A avait été greffé sur le 41 B Millardet (Chasselas x *Vitis Berlandieri*) dont les pépins sont, chez lé franc de pied (fig. 2, pl. LXII), ronds, ramassés, à bec très court et obtus, avec une chalaze arrondie bien marquée et un raphé peu proéminent. Le parent *Vitis Berlandieri* domine dans ces pépins.

L'hybride 330 A Jurie greffé sur 41 B Millardet donna un certain nombre de pépins nettement intermédiaires, mais à des degrés différents, entre les pépins de l'épibiote et ceux de l'hypobiote. Ils avaient pris la couleur violacée des pépins du 41 B ; le bec était plus pointu, la forme plus allongée, la hase moins arrondie et plus bilobée et se rapprochaient par-là du Chasselas. La chalaze arrondie et parfois nettement visible et la présence accidentelle d'un raphé dans l'échancrure indiquaient l'influence du *Vitis Berlandieri*, l'autre parent du 41 B (fig. i, pl. LXIII). Un second exemple est fourni par le 340 B Jurie. Cet hybride a pour parents l'Othello et la Mondeuse x *Vitis rupestris*. Il porte des raisins foxés contenant des pépins rappelant ceux du *Vitis Labrusca* par la grosseur et la forme recourbée de la base ou sillon dans lequel est, enfoncé le raphé ; ils rappellent aussi le *Vitis rupestris* par la forme et le *Vitis vinifera* (Mondeuse) par le bec pointu.

Il fut, comme il a été déjà dit, greffé sur *Vitis cordifolia* x *Vitis rupestris*, autre hybride sexuel dont les pépins ont pour l'un de leurs caractères spécifiques une dépression qui s'étend de la chalaze au bec.

Les grappes des raisins de l'épibiote donnèrent des grains foxés et des grains francs de goût. A. Jurie récolta séparément les pépins de ces deux sortes de grains.

Il constata ce fait intéressant que les pépins des raisins foxés avaient sensiblement conservé les caractères du 34o B autonome (fig. i, p1. LXIV) tandis que ceux provenant des grains défoxés présentaient des caractères nouveaux plus ou moins prononcés et qui permettaient de discerner facilement une influence marquée de l'espèce *Vitis cordifolia*, l'un des parents de l'hybride sexuel hypobioté et du *Vitis rupestris*, son autre générateur. Leur forme était plus trapue, plus renflée, plus globuleuse, comme chez le *Vitis rupestris*; la dépression de la chalaze au bec rappelait nettement le *Vitis cordifolia*; enfin le bec pointu et la position moins centrale de la chalaze les rapprochaient du *Vitis vinifera* (fig. i, pl. LXIV).

Le 580 Jurie constitue un troisième exemple. Cet hybride sexuel, qui fut amélioré par des greffages raisonnés, est d'origine complexe. Il provient de l'hybride Mondeuse x *Vitis rupestris* croisé avec le (*Vitis riparia* x *Vitis rupestris*) x (Mondeuse x *Vitis rupestris*). Il contient trois espèces distinctes, le *Vitis riparia*, le *Vitis rupestris* et le *Vitis vinifera* (Mondeuse, cépage lyonnais).

Dans ses pépins, le *Vitis rupestris* prédomine et se manifeste par le caractère globuleux; le *Vitis riparia* par la petitesse du pépin; le *Vitis vinifera* par le bec assez pointu et par la chalaze descendante (fig. 2, pl. LXIV).

Le 58o fut greffé sur 41 B Millardet. Les pépins de l'épibioté varièrent non seulement par rapport à ceux de l'hybride autonome mais aussi entre eux, ce qui démontrait une fois de plus l'inégalité de l'action exercée par l'hypobioté suivant la valeur relative de chaque point d'appel de l'épibioté.

L'influence de l'espèce nouvelle, le *Vitis Berlandieri*, introduite par le greffage, était très manifeste (fig. i, pl. LXXV). La forme ronde de la graine de cette espèce se combinait visiblement avec la forme ordinaire du pépin du 58o autonome. L'aspect des pépins était aussi devenu plus rapproché de celui du *Vitis vinifera* et l'on voyait, sur certains d'entre eux, apparaître la forme arrondie de la chalaze du *Vitis Berlandieri* et son raphé rudimentaire.

Chez le 58o greffé sur 34 EM, qui est un hybride sexuel de *Vitis riparia* et de *Vitis Berlandieri*, l'espèce *Vitis riparia* fut renforcée dans les pépins (fig. 2, pl. LXXV) et sa forme prédominant pendant

que le *Vitis Berlandieri* se manifestait par la chalaze arrondie. Ces pépins étaient presque semblables à de petits pépins de *Vitis riparia*. Dans certains d'entre eux, le *Vitis Berlandieri* était peu visible et les formes intermédiaires abondaient.

Chez le 580 greffé sur 1202 (Mourvèdre x *Vitis rupestris*), le *Vitis vinifera* (Mourvèdre) s'était fait sentir par la base légèrement bilobée et par le bec pointu (fig. 1, pl. LXVI). La forme était très rapprochée de celle des pépins du *Vitis rupestris*, cette espèce étant devenue très prédominante à la suite du greffage.

Enfin, les pépins du 580 Jurie greffé sur Limberger, comme ceux du 580 greffé sur Cabernet-Sauvignon, reproduisaient en partie la forme générale des pépins de *Vitis vinifera* et possédaient également comme cette dernière espèce une chalaze plus rapprochée de la base, des lobes plus accentués et enfin le bec pointu.

Chez une variété de *Vitis vinifera*, le Limberger, furent relevées des variations analogues. Elle fut greffée par A. Jurie, comparativement, sur Aramon-*rupestris* et sur Colorado.

Chez les greffes du Limberger sur Aramon-*rupestris*, le *Vitis vinifera* resta très prépondérant et se manifesta dans les pépins par la base bilobée et le bec pointu, beaucoup plus que dans les pépins du *Vitis rupestris*. Toutefois ce dernier avait manifesté son action en imprimant aux pépins une forme plus fruste, avec un aspect mitigé d'américain (fig. 2, pl. LXVI).

Le Colorado est un hybride sexuel entre trois espèces américaines, le *Vitis riparia*, le *Vitis rupestris* et le *Vitis monticola*. Greffé sur cet hybride, les pépins du Limberger avaient pris, dans quelques cas, la forme combinée de ceux du *Vitis riparia* et du *Vitis rupestris* dont ils avaient le bec obtus, avec disparition des lobes de la base. Le *Vitis monticola* ne présentait pas d'influence nette (fig. 3, pl. LXVI).

A. Jurie, en rapportant ces observations, ajoutait :

a Je crois qu'avec des documents semblables établissant que la disjonction des caractères a lieu dans les hybrides de greffe comme dans les hybrides sexuels, il n'y a pas lieu de tenir compte des négations de l'existence des variations spécifiques.

▪ A ces négations, j'oppose la brutalité du fait, indifférent aux

mobiles de ceux qui ont cherché à obscurcir la vérité, à arrêter la marche du progrès par la créance que leurs paroles devaient tirer de leur situation ».

Les expériences de A. Jurie furent contrôlées par P. Castel qui en reconnut formellement l'exactitude. L'opinion de celui-ci, un hybrideur aussi connu que consciencieux, habitué à l'étude des pépins depuis de longues années, et complètement indépendant, a une importance qu'il est utile de souligner.

*Etude biométrique des pépins.* — L'étude biométrique des pépins a été faite à mon Laboratoire par M. Seyot, sur un cépage landais, le Tannat autonome et le même Tannat greffé sur *Vitis riparia* et sur 41 B Millardet.

Ayant choisi dans chacune des trois catégories ( Tannat franc de pied, Tannat greffé sur *Vitis riparia* et Tannat greffé sur 41 B' 850 pépins bien mûrs, il les soumit à une mensuration méthodique, concernant 17 dimensions des pépins ou de leurs parties.

Les résultats obtenus fournirent des courbes intéressantes (i). Ils peuvent se classer en trois groupes suivant les caractères considérés.

Dans le premier rentrent des caractères qui restent sensiblement constants chez les trois types étudiés; il n'y a pas eu pour eux d'influence spécifique de l'hypobioté.

Le second comprend la largeur de la chalaze et celle de la base du bec qui furent influencées par le 41 B, non par le *Vitis riparia*; la longueur du bec, la distance de la chalaze à la base du pépin et la distance de la base du bec au sommet supérieur de la chalaze furent influencées nettement par les deux hypobiotés mais de façon très inégale.

« D'après les renseignements fournis par les courbes de ce deuxième groupe, on peut dire que :

» 1° Un caractère donné a pu être fortement influencé par un hypobioté alors qu'un autre hypobioté n'a agi sur ce caractère que d'une façon peu apparente;

---

(i) Pour les détails qu'il serait fastidieux d'énumérer ici, voir P. SEYOT, *Etude biométrique des pépin. d'un Vitis vinifera cultivé comparativement franc de pied et greffé* (Revue bretonne. de Botanique, p. 101, 1909).

n<sup>2</sup>° Certains autres caractères des pépins ont été modifiés par les deux *hypobiotes*, mais d'une façon inégale, ce qui permet d'entrevoir la possibilité d'orienter un caractère donné vers un but déterminé D.

Le troisième groupe, formé de trois courbes, était plus intéressant encore, non seulement pour les *ampélographes* mais pour les biologistes.

« Les variations de la largeur du sommet du bec chez le **Tannat** franc de pied et chez le **Tannat** greffé sur *Vitis riparia* sont très régulières et donnent lieu à un seul sommet. La courbe correspondante du pépin du **Tannat** greffé sur *Vitis riparia* présente deux sommets très distincts. Ce qui est plus remarquable, c'est que le deuxième sommet se trouve sur le chiffre 13, c'est-à-dire en dehors de la limite de variation du franc de pied chez qui le point critique correspondant se trouve sur le chiffre 12.

» Dans le franc de pied, 7 pépins seulement sur 850 ont atteint, comme largeur de l'extrémité du bec, 12 dixièmes de millimètres alors que, dans le **Tannat** greffé sur *Vitis riparia*, 221 ont atteint ou dépassé cette dimension.

DA ne considérer que les courbes de ce seul caractère, on se croirait en présence d'une plante qui présente dans son hérédité *un mélange de deux races distinctes*. Cependant il ne peut pas en être ainsi grâce à la façon dont ces vignes ont été obtenues et grâce surtout au contrôle qui nous est fourni par l'ensemble des caractères si homogènes et si caractéristiques du même cépage franc de pied obtenu de la même façon et cultivé dans le même terrain, par conséquent dans des conditions identiques.

» Cette apparence de complication dans l'hérédité vient encore naturellement à l'esprit quand on examine comparativement à la courbe précédente celle fournie par le rapport de la longueur totale du pépin à la distance du sommet de la chalaze à la base du pépin, ainsi que les courbes de la hauteur et de la largeur de la chalaze.

» Dans la première de ces trois dernières courbes, il existe aussi un deuxième sommet très accentué chez le **Tannat** greffé sur le *Vitis riparia*, mais ce sommet a moins de valeur que le précédent car il se trouve en dedans des limites de variation du franc de pied.

» Dans la deuxième qui représente la différence entre la longueur et la largeur de la chalaze, bien qu'il n'y ait pas un double sommet bien accentué dans la courbe du Tannat greffé sur *Vitis riparia*, on remarque cependant qu'il n'y a qu'un seul pépin franc de pied à avoir une longueur de chalaze égale à sa largeur, alors que tous les autres ont une chalaze elliptique avec grand axe vertical.

» Chez le Tannat greffé sur *Vitis riparia*, non seulement 47 pépins arrivent à avoir les deux axes de la chalaze égaux, mais 33 autres ont l'axe horizontal plus grand que le vertical, si bien que la chalaze tend à devenir une ellipse à grand axe horizontal.

» Ainsi l'influence de l'hypobioté *Vitis riparia* ne s'est pas bornée à un seul caractère, mais a agi en même temps sur plusieurs. Parmi les caractères qui se sont montrés les plus sensibles à l'action de l'hypobioté se trouvent précisément ceux auxquels les ampélographes attachent le plus d'importance en classification et qui sont la forme du bec ainsi que la forme et la position de la chalaze.

» Les renseignements ainsi fournis par les courbes du troisième groupe permettent de dire *qu'après greffage quelques caractères des pépins étudiés présentent un polygone de variation qui rappelle celui qu'on obtient généralement, pour un caractère quelconque de plante, après l'hybridation sexuelle de deux races distinctes*. Comme dans ce cas aussi, il y a corrélation entre les caractères des pépins qui ont varié ».

Comme on le voit, les recherches biométriques de P. Seyot complètent et confirment celles de A. Jurie.

J'ai moi-même étudié biométriquement les variations des pépins du 22 A franc de pied et du type dégénéré à la suite de son greffage sur le Terras 20 (fig. 1 et 2, pl. XLVI).

Les pépins du 22 A autonome présentaient déjà une assez grande variété par rapport aux caractères parentaux (position de la chalaze, grosseur du bec, forme et dimensions). La variation était beaucoup plus grande chez le 22 A greffé.

La position, centrale ou presque, de la chalaze est un caractère des Vignes américaines qui se trouvait dans presque tous les pépins du 22 A autonome. J'ai mesuré soigneusement chez 1.000 pépins

le rapport entre la longueur totale du p<sup>é</sup>pin et la distance du **sommet** à la chalaze. J'ai trouvé chez le franc de pied ce rapport supérieur à 1/2 dans 560 p<sup>é</sup>pins; égal à 1/2 dans 180 et inférieur à 1/2 dans 260. Le caractère américain de la position de la chalaze est donc le plus fréquent.

Les mêmes mesures effectuées chez le 22 A greffé sur Terras 20 ont fourni des résultats très différents. Le rapport était, dans 140 p<sup>é</sup>pins, supérieur à 1/2; égal à 1/2 dans 580 et inférieur à 1/2 dans 280. Le caractère américain s'était accentué sans variation bien nette du caractère du *Vitis vinifera*. La variation du rapport était plus considérable comme amplitude chez le greffé, ce qui est un résultat intéressant à noter.

J'ai mesuré également les dimensions relatives de la largeur du bec, la longueur et la largeur de la chalaze sur 1.000 p<sup>é</sup>pins du 22 A autonome et du 22 A greffé sur Terras 20.

Pour la largeur du bec, la courbe est à un sommet dans le franc de pied, et à deux sommets dans le greffé. Quant aux dimensions de la chalaze, elles fournissent dans les deux cas des courbes à deux sommets, mais ces **sommets** se détachent de façon' beaucoup plus marquée chez le greffé.

Des mensurations effectuées sur la largeur du p<sup>é</sup>pin ont montré une augmentation nette de cette dimension, ce qui concorde avec le grossissement des p<sup>é</sup>pins, visible à l'**œil** nu.

Ces variations étaient parfois accompagnées de changements dans la forme des p<sup>é</sup>pins. Quelques-uns, à forme globuleuse et à bec fort gros, rappelaient l'ancêtre maternel du Terras 20, le *Vitis rupestris*. D'autres, au contraire, tenaient du père Alicante, des caractères de *Vitis vinifera* visibles dans la distance de la chalaze au sommet du p<sup>é</sup>pin. Celle-ci se rapprochait de 2/3, mais ne l'atteignait complètement dans aucun (t).

Tous les documents si précis qui viennent d'être indiqués établissent, sans contestation possible, que les variétés ou les espèces de Vignes greffées réagissent les unes sur les autres, contrairement

---

(1) Pour plus de détails, voir Lucien DANIEL, *La question phylloxérique*, *lot. III*, p. 601 à 604.

aux principes sur lesquels on s'est appuyé lors de la reconstitution du vignoble sur Vignes américaines.

La réaction entre l'épibiote et l'hypobiote est d'autant plus prononcée que leur variation potentielle est plus élevée; c'est en particulier le cas des hybrides sexuels et des autres variétés d'obtention récente et par conséquent possédant des caractères mal fixés.

Les symbiomorphoses observées par A. J unie, P. Castel, F. Baco, etc., ont été présentées dans les Congrès et les Expositions; elles ont été constatées sur place par moi-même. Les obtentions de M. Jurie ont été contrôlées par MM. Ray, professeur à la Faculté de Lyon; Durand, inspecteur de l'Agriculture; Viviand-Morel, ancien chef des cultures botaniques de Jordan, etc. P. Castel expérimentait sur  $75$  hectares de vignes à Carcassonne; quelque temps avant sa mort, dans son Rapport au Congrès de Toulouse, il exprimait, d'après ses propres recherches, sa foi dans mes méthodes pour obtenir des Vignes hybrides pouvant comme autrefois se cultiver sans greffage, en plein champ.

Malheureusement ces deux hybrideurs bien connus moururent en 1906, à quinze jours de distance, et le fruit de leurs recherches sur les hybrides améliorants fut perdu.

#### D. — LA VARIATION SPÉCIFIQUE CHEZ LES PLANTES HERBACÉES GREFFÉES

Comme chez les végétaux ligneux ou frutescents, les symbiomorphoses relevées chez les plantes herbacées peuvent concerner un ou plusieurs caractères spécifiques. De même il existe des variations corrélatives, des transmissions ou des regroupements de caractères, des passages à l'état latent ou à l'état dominant et inversement chez ceux-ci. Mais il y en a d'autres qui apparaissent plus fréquemment : ce sont les réactions formatives spécifiques dues au passage ou à la rétention de produits morphogènes et à l'antagonisme plus ou moins prononcé entre les symbiotes qui s'établit en vue de la conservation de l'individu et de l'espèce.

C'est que, chez les végétaux herbacés greffés, les conditions générales de vie sont plus variées; c'est ce qui arrive quand on

greffe entre elles des espèces, des races ou des variétés morphologiquement différentes et dont les rythmes de végétation et de reproduction sont très discordants (plantes annuelles et vivaces, **monocarpiques** et polycarpiques, précoces ou tardives, etc.).

Dans ces cas, la symbiose qui réussit aboutit à de nouveaux états d'équilibre **mutualistiques** et **antagonistiques** à la fois mais qui sont beaucoup plus instables que chez les types autonomes et varient suivant la nature des parties greffées, le moment considéré dans la vie des symbiotes et le milieu extérieur. A ces variations correspondent des **déclanchements**, des réactions formatives soit sur l'ensemble des symbiotes, soit sur un ou plusieurs de leurs organes (t) si une réaction contraire arrête la première en la neutralisant.

L'antagonisme et le mutualisme varient suivant l'époque du développement en commun des symbiotes. Le mutualisme prédomine pendant la vie active; c'est le contraire lors du passage à l'état de vie ralentie. A ce dernier moment s'établit une lutte particulièrement âpre entre les deux associés pour le maintien de l'individu et de l'espèce et cette lutte pour la vie est le point de départ d'organes nouveaux dont la plupart ne seraient jamais apparu sans les conditions de vie extraordinaires imposées aux conjoints par le greffeur.

Ces formations, bien qu'elles n'aient aucun rapport avec les caractères spécifiques des conjoints, n'en sont pas moins des **symbiomorphoses** car elles représentent des caractères ayant au moins autant d'importance que ceux dont on se sert pour distinguer entre elles les races ou les variétés.

Enfin, il existe encore d'autres changements, d'ordre physiologique, qu'on peut ranger dans les **symbiomorphoses** : ce sont

---

(i) Un organe, chez la plante autonome, peut présenter des différences de développement avec l'ensemble de celle-ci. A **Pouancé** (Maine-et-Loire), au mois de mars, tous les ans, sur un Hêtre, on voit une branche feuillée quand le reste de l'arbre est encore au repos complet de végétation. A **Erquy** (Côtes-du-Nord), le même phénomène, moins accentué, peut se voir sur un Hêtre au vallon de Cavé; il semble être la conséquence d'une symbiose naturelle des racines de deux individus de précocité différente. Les symbioses entre branches ou rameaux de végétaux plus ou moins précoces donnent parfois des résultats analogues, comme chez les Vignes par exemple.

ceux qui concernent les tropismes ou phénomènes de courbure chez les végétaux.

Dans ce qui va suivre, j'exposerai successivement :

1° Les transmissions exceptionnelles de caractères spécifiques de l'un à l'autre symbiote;

2° La transmission de la panachure, non seulement chez les végétaux herbacés mais aussi chez ceux (ligneux ou frutescents) qui ont été négligés dans les pages précédentes pour ne pas scinder la question;

3° Les changements des divers tropismes observés chez quelques symbiotes ;

4° L'acquisition de propriétés nouvelles, morphologiques ou physiologiques, qu'il s'agisse de transmissions de caractères spécifiques des symbiotes ou de l'apparition de caractères nouveaux résultant de la lutte pour la vie entre l'épibioté et l'hypobioté.

*a) Transmissions exceptionnelles de caractères morphologiques externes ou internes.* — Chez les plantes herbacées, on rencontrerait aussi souvent des *symbiomorphoses* que chez les végétaux ligneux ou la Vigne si leur greffage s'effectuait sur une aussi large échelle. Peut-être même, étant donnée la malléabilité de certaines espèces, races, variétés ou hybrides, seraient-elles plus fréquentes ou plus accentuées.

Un certain nombre de transformations d'ordre spécifique intéressant la morphologie externe ou interne et la physiologie des plantes herbacées ont été déjà indiquées dans le présent travail, soit aux *Conditions de réussite des greffes* (p. 321 et suivantes), soit dans le Sous-Chapitre II précédent (p. 894 et suivantes) à propos des modifications des rythmes de végétation, de la durée de la vie, de l'augmentation ou de la réduction de la taille de la plante entière ou de ses organes, des résistances, de la valeur sexuelle, de la fertilité relative qui augmente ou se réduit jusqu'à la stérilité en certains cas, enfin de la production ou de l'accentuation des monstruosité, etc.

Il suffit de les rappeler ici pour mémoire. Mais il y en a d'autres

qui méritent d'être étudiées à part à cause de leur importance et de leur valeur démonstrative. Ce sont :

1° L'apparition de liber interne et de cristaux sableux d'oxalate de calcium (caractères spécifiques des Solanées) chez le Chou (Crucifères) vivant en parabiose avec la Tomate;

2° Les modifications du fruit de l'Aubergine et du Piment greffés sur la Tomate ;

3° Celles des fruits chez des Tomates de races différentes greffées entre elles.

*Parabiose du Chou et de la Tomate.* — J'ai réussi à obtenir une soudure durable entre le Chou et la Tomate (paradibiose), au cours de mes essais sur le rapprochement de végétaux éloignés (fig. 3<sup>22</sup>, p. 459). Le greffage fut effectué entre deux jeunes plantes au moment où chacune d'elles possédait encore des tissus très jeunes et n'avait pas durci. Si le durcissement existe, pour une raison ou pour une autre, le greffage ne réussit pas ou il ne dure pas.

Ayant étudié la soudure anatomique au niveau du bourrelet, en AB (fig. 323, p. 459), je fus surpris de trouver, tant en coupe transversale qu'en coupe longitudinale, des cristaux sableux d'oxalate de calcium et du liber interne chez le parabiote Chou, et des matières grasses anormales chez le parabiote Tomate (fig. 3<sup>24</sup>, 3<sup>26</sup>, 328 et 329 et pl. XXVIII).

Or le liber interne n'existe pas dans le Chou; on ne trouve jamais dans ses tissus d'oxalate de calcium. Or il s'agissait bien cependant de liber interne et d'oxalate de calcium sableux ainsi que je m'en suis assuré.

Les cristaux sableux étaient surtout abondants dans le liber externe, mais il y en avait aussi dans les parenchymes. Ils étaient plus abondants au voisinage de la ligne d'union des deux plantes; quelques-uns seulement se trouvaient dans les parties éloignées de la soudure.

Le liber interne était plus abondant chez le Chou dans les faisceaux voisins de la Tomate. Il en était de même des fibres libériennes qui s'étaient différenciées dans ce liber. Les faisceaux

éloignés de la ligne d'union ne possédaient en général aucune fibre libérienne.

Les matières grasses du Chou avaient également émigré dans la Tomate qui en possédait des quantités anormales dans son écorce. Le Soudan III et les autres réactifs habituels les mettaient nettement en évidence, et leur répartition était semblable à celle du Chou.

Il y avait eu ainsi une transmission très nette de caractères spécifiques entre les deux *parabiotes* (1). Comme ces transmissions sont tout particulièrement démonstratives et présentent un caractère exceptionnel, je les ai fait contrôler par divers savants français et étrangers, en particulier par MM. Lotsy, Bateson, Newton, Weiss, Sirks, Mangin, Dangeard, etc., qui en ont reconnu l'exactitude et dont on ne niera pas la compétence botanique.

β. *Variations spécifiques des fruits chez l'Aubergine et le Piment greffés sur la Tomate (olodibioses)*. — Parmi les variations spécifiques les plus anciennes que j'ai obtenues, figurent celles de l'Aubergine longue violette et du Piment conique greffés sur la Tomate à fruits rouges côtelés (2). Les greffes en question furent effectuées au Laboratoire de Fontainebleau, dirigé par Gaston Bonnier; il put contrôler les transmissions de forme du fruit de la Tomate à fruits côtelés à l'Aubergine et au Piment dont les fruits normaux sont lisses.

Sur l'épibioté Aubergine se voyaient des fruits normaux comme grandeur, couleur et forme (fig. 601); des fruits ovoïdes comme chez le *Solanum ovigerum* (fig. 602) et enfin des fruits côtelés (fig. 603) comme chez la Tomate hypobioté (fig. 604).

Avec le Piment conique (fig. 605) les fruits étaient de quatre sortes : les uns (n° 1) avaient conservé la forme spécifique de la variété; d'autres, de taille plus petite (n° 2) ou plus grosse

---

(1) Dennert et Briosi ont indiqué la présence (le liber interne chez le *Brassica fruticulosa* et l'*Ericastrum virgatum*). John Briquet a montré que ces auteurs ont pris l'endoxyle pour du liber et M<sup>lle</sup> Jacob de Cordemoy n'a jamais trouvé, chez les Choux qu'elle a longuement étudiés, un tissu comparable au liber interne. Je puis confirmer cette observation.

(2) Lucien DANIEL, *La variation dans la greffe*, loc. cit., 1898 etc.

(n° 3) étaient côtelés; enfin un quatrième type (n° 4) était lisse et aplati (fig. 605).

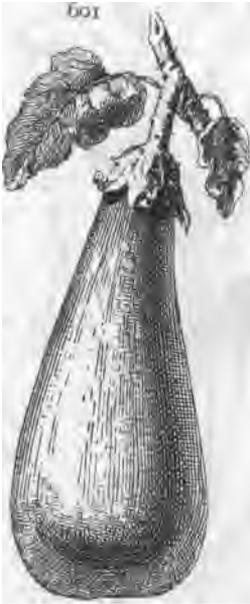


FIG. 601. Fruit normal d'Aubergine. — FIG. 602. Fruit ovoïde.  
FIG. 603. Fruit côtelé.

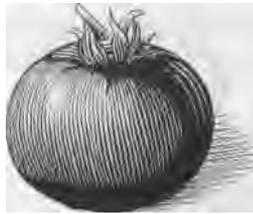
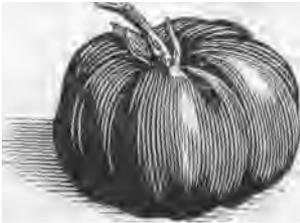


FIG. 604. Tomate rouge grosse à fruit rouge côtelé. — FIG. 606. Tomate  
Merveille des Marchés à fruit rouge lisse.

Griffon a fait des greffes analogues et n'ayant obtenu aucune transformation, il a prétendu que les variations que j'avais observées provenaient d'un arrêt de développement chez le fruit

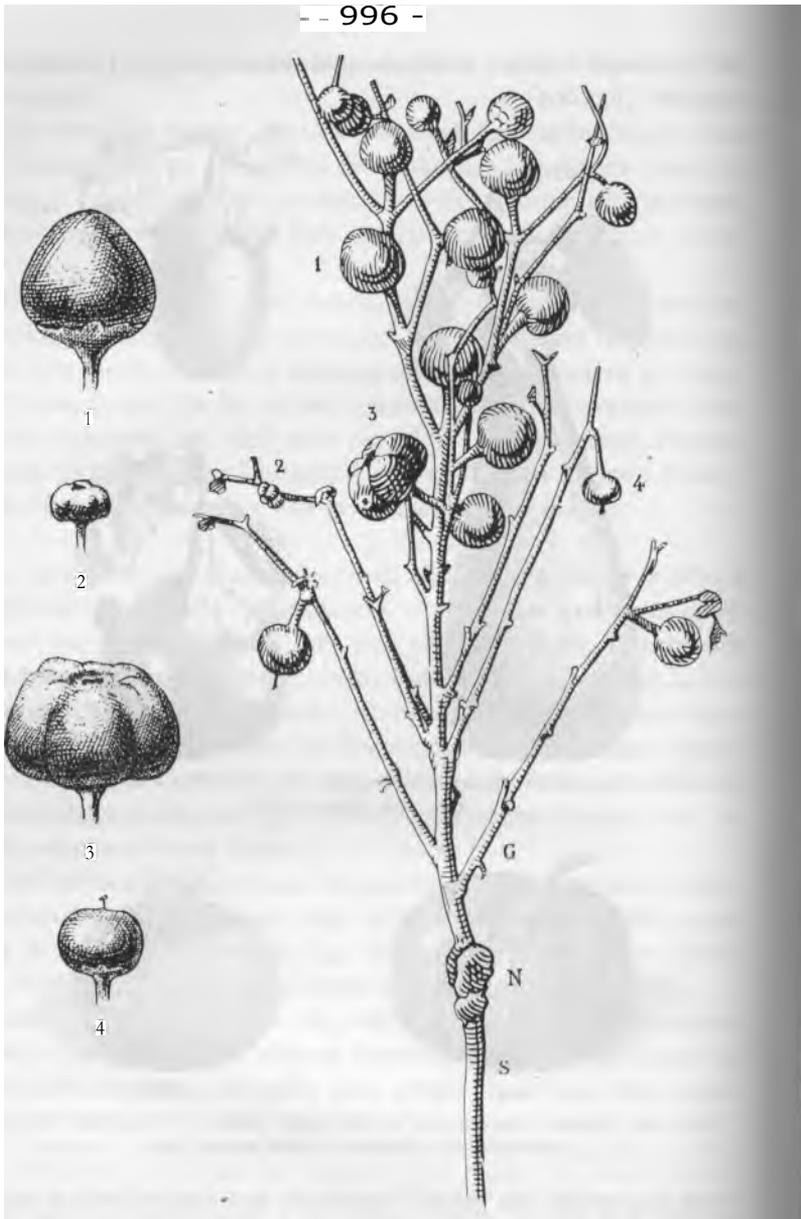


FIG. 605. Greffe de Piment conique sur Tomato à fruits côtelés N, bourrelet; S, hypobiot; G, épibiot; I. 2, 3 et 4, fruits normaux et modifiés en place. — A gauche, les mêmes fruits grossis et isolés.

de l'Aubergine, ce qui se produit quelquefois chez les Aubergines et les Piments autonomes.

L'épibioté Piment s'était chargé lui-même de réfuter cette objection. Tout fruit qui subit un arrêt de développement reste plus petit que le type normal venu dans le même milieu sur une même plante.

Il suffit d'examiner les figures 2 et 3 (fig. 605) pour voir que les fruits côtelés du Piment sont, le premier plus petit et le second plus gros que le fruit conique normal. Il ne peut donc ici être question d'arrêt de développement : il y a eu transmission du caractère côtelé du fruit de la Tomate (fig. 606) au fruit lisse du Piment.

Par ailleurs, j'ai fait sur la Tomate Merveille des marchés, race à ;fruit arrondi et lisse (fig. 607), une douzaine de greffes d'Aubergine longue violette (fig. 1, pl. LXVII) dont le fruit isolé (le plus gros de ceux représentés dans la pl. LXVIII) est bien caractérisé par la longueur de son pédoncule qui contraste avec celui, très court de la variété de Tomate utilisée comme hypobioté (fig. 606).

Cette fois j'ai obtenu des résultats variables suivant les greffes. Chez les unes (fig. 1, pl. LXVII), les fruits ont conservé tous les caractères du type autonome.

Chez d'autres épibiotés (fig. 2, pl. LXVII), une partie des fruits était semblable à ceux des témoins tandis que d'autres s'étaient raccourcis plus ou moins et montraient tous les passages entre la forme longue de l'Aubergine normale et le fruit arrondi court de la Tomate.

Enfin un autre épibioté avait des fruits qui étaient tous arrondis et étaient portés par des pédoncules de longueur réduite (fig. centrale de la pl. LXVIII) rappelant sous ce rapport le pédoncule du fruit. Ces fruits qui ont été reproduits isolément dans la planche LXVIII, montrent bien la transmission des caractères des fruits et du pédoncule de l'hypobioté à son épibioté l'Aubergine.

Ici il ne saurait s'agir de fruits insuffisamment développés puisque le fruit (fig. 604) considéré par Griffon comme retardé dans son développement était côtelé. Il n'y a pas de raison pour

qu'un simple retard de développement produise chez la même race d'Aubergine greffée sur deux races différentes donne dans un cas des fruits retardés, côtelés dans un cas et lisses dans l'autre.

Tout au contraire, l'existence d'une *symbiomorphose*, d'une transmission spécifique du caractère côtelé se comprend facilement dans le premier cas où l'*hypobiote* a un fruit côtelé, tout comme dans le second où le fruit étant lisse chez l'*hypobiote*, l'Aubergine *épibiote* reste aussi à fruit lisse.

Le passage du long pédoncule du fruit de l'Aubergine au pédoncule court de la Tomate est encore un phénomène d'influence spécifique incontestable accompagnant la modification du fruit.

*y. Variations spécifiques du fruit chez les races de Tomate greffées.* — J'ai également greffé la Tomate jaune ronde sur la Tomate rouge à fruits côtelés (fig. 604). Sur l'un des *épibiotés*, j'ai obtenu des fruits ronds normaux, n° 1; des fruits lisses, mais aplatis, n° 2; et aussi des fruits jaunes nettement côtelés n° 3, ou côtelés partiellement à des degrés divers (fig. 607).

Dans ces fruits côtelés, il est impossible de voir, avec Griffon, le résultat d'un arrêt de développement, car le fruit côtelé jaune n° 3 était plus gros que le fruit normal n° 2, de la "Tomate jaune ronde.

Dans ces divers cas, la transmission de caractères des fruits est donc indéniable. Les faits ci-dessus rapportés ont été contrôlés et personne n'en a contesté la parfaite authenticité.

*b) Transmission de la panachure.* — Au début de mes recherches sur les variations spécifiques causées par le greffage, j'avais négligé la transmission de la panachure d'un symbiote à l'autre parce que l'on supposait alors qu'il s'agissait d'une maladie inoculable.

Les recherches de *Beyerinck* (1) et de divers savants semblent

---

(1) *BEYERINCK, Ueber ein Contagium vivum fluidum als Ursache der Fleckenkrankheit der Tabaksblätter*, 1898. Pfeffer admet que la transmission de la panachure peut se faire à l'aide de un ou de plusieurs produits des échanges ou peut-être se produire à la suite de réactions (l'excitation du symbiote influencé (*loc. cit.*, p. 128, t. II). Les expériences de *Lindemuth*, de *Lewin* et *d'E. Baur* n'ont pu déceler d'infection microbienne. Selon *E. Baur*, il n'y a là en jeu aucun organisme infectieux.



FIG. 607. Fruits divers de la Tomate jaune ronde greffée sur la Tomate rouge côlée. L'épibioté porte des fruits normaux (1), des fruits aplatis (2) et des fruits côlés (3), de couleur jaune.

aujourd'hui avoir démontré que la panachure n'est pas transmissible par injection de la sève de la variété blanche, comme cela a lieu pour la maladie des feuilles du Tabac. Il semble donc logique, jusqu'à preuve contraire, de considérer comme une **sym-biomorphose** la transmission de la panachure d'un conjoint à l'autre.

α. *Panachure de l'appareil végétatif.* — Il y a longtemps déjà que **Wats** observa, en Angleterre, la transmission de la panachure sur des greffes de Jasmin, fait confirmé maintes fois depuis (voir p. 87, t. I).

Ce fut **Van Houtte** (I) qui obtint le premier la transmission de la panachure chez les Malvacées, à la suite du greffage de l'**Abutilon Thompsoni** sur un **Abutilon** vert. Il raconte le fait de la façon suivante :

« L'**Abutilon**, connu sous le nom de **Thompsoni** et dû à **M. Veitch**, ayant été greffé sur des sujets tout verts, il s'est trouvé que ces bases toutes vertes se sont évertuées à se panacher à leur tour en émettant, au-dessous de la section greffée, des pousses puis des feuilles autrement belles que celles que portaient le greffe, l'**Abutilon Thompsoni**, et belles à un tel point que **noti** multiplicateur en arracha l'**Abutilon Thompsoni** afin de donner libre carrière aux sujets si brillamment panachés, de verts qu'il était d'abord.

» Mais, ô déception ! qui le croirait ? Ces pousses qui s'étaient panachées sous l'influence de l'étranger panaché que la mère nourrissait de son suc, ces belles pousses si brillamment marbrées perdirent instantanément leur livrée multicolore pour redevenir toutes vertes dès que leur mère eut forcément cessé son rôle de porte-greffe ».

Plus tard, **Victor Lemoine**, de Nancy, greffa l'**Abutilon Thompsoni foliis variegatis** des horticulteurs sur l'**Abutilon vexillarium**. Celui-ci émit, au dessous de la greffe, des pousses à feuilles panachées. Une autre fois, la première de ces variétés servit de sujet à des nouveautés à feuillage vert, mais elles pro-

---

(s) Flore des serres et des jardins, t. XVIII, p. 33.

duisirent une bigarrure tel le qu'elles furent mises au commerce sous le nom de Caprice et de Caméléon. Greffées à leur tour sur des *Abutilon* verts, celles-ci provoquèrent la panachure de leur sujet (1).

Ainsi la panachure peut se transmettre de l'épibioté à l'hypobioté et inversement et se conserver ensuite chez les *Abutilon*.

V. Lemoine, ayant en outre greffé un *Tacsonia Buchananii* sur une Passiflore quadrangulaire à feuilles panachées constata la transmission de la panachure à l'épibioté. Des rameaux de celui-ci, ainsi panachés, furent à nouveau greffés sur Passiflore panachée, ce qui accentua leur panachure. Après trois greffages successifs ainsi faits, la variété panachée fut définitivement fixée (2).

E. Jouin (3) rapporte que « le charmant *Cornus alba Spæthii*, si répandu dans les cultures, est issu (cela est connu par bien peu d'horticulteurs, même par ceux qui cultivent en grand ce superbe arbrisseau à feuillage marginé) d'un rameau qui s'est développé au-dessous de la plaie de la greffe (bourrelet) sur un *Cornus alba* greffé avec le *Cornus alba foliis arg. marg.*

« L'obteneur de cette variété, M. Spæth, quo nous considérons comme le pépiniériste allemand le plus distingué, attribue formellement cette variation à l'influence du greffon sur le sujet ».

Ch. Baltet (4) a lui-même observé des transmissions analogues de la panachure chez d'autres espèces.

« N'est-il pas arrivé, dit-il, au Négondo panaché blanc de marginer de ceruse son type vert qui en a reçu la greffe ?

« Dans nos cultures, un Prunier *Myrobolanii*, écussonné sur *Am. sinensis*, fl. albo pleno, a dégagé de son onglet un jet à feuillage liséré de blanc que nous reproduisons depuis par la greffe sous le nom de *Prunus Myrobolanus Asselin* ».

Le fait est intéressant puisqu'il montre que la panachure, à la suite du greffage, peut apparaître chez les feuilles du Prunier, directement, sans transmission, comme cela se passe chez certains

---

(1) Ch. BALTET, *L'art de greffer*, p. 213.

(2) Ch. BALTET, *loc. cit.*, p. 499.

(3) E. JOUIN, *Pen-on obtenir des hybrides par le greffage* (Le jardin, 20 janvier 1890).

(4) Garten flora, -<sup>er</sup> janvier 1902.

végétaux greffés qui prennent un coloris anormal sous l'influence de conditions de vie nouvelles (voir p. 832, t. III, pour les *Pteroclydonia*).

Il ne faut pas confondre les cas de production directe de la panachure ou les changements de couleur suivant les hypobiotés utilisés et les transmissions de la couleur entre les symbiotes (p. 832-833) qui ont une origine tout autre.

Plus récemment, Lindemuth (1) a signalé d'autres transmissions intéressantes de la panachure par les *Abutilon Thompsoni* panachés. Greffé sur *Sida napaea*, en deux exemplaires, chez l'un d'eux la panachure se transmet, mais non chez l'autre. En greffant ce même *Abutilon* sur d'autres espèces, il a obtenu des variétés nouvelles panachées très remarquables telles que les *Kilabelia Lindemuthi*, *Malvastrum Lindemuthi*, etc.

Mais il n'a pas réussi à panacher le *Lavatera arborea* et il a constaté que la panachure des *Abutilon Switzi* et A. Souvenir de Bonn ne se transmettent pas par greffe. Les variétés de *Coleus*, de *Pelargonium*, d'*Humulus japonicus*, de Pomme de terre, etc., panachées se comportent de même. Il y aurait selon lui deux sortes de panachures : l'une, infectieuse, qui se transmet; l'autre, non infectieuse, qui ne se transmet pas.

S'il en était ainsi, on ne s'expliquerait pas que la panachure, dans une même série de greffes, pût se transmettre à quelques exemplaires et non aux autres, comme Lindemuth l'a indiqué lui-même chez ses greffes d'*Abutilon* sur *Sida* dont l'une s'est panachée et l'autre non.

La transmission par greffe de la panachure blanche semble jusqu'ici très exceptionnelle. Celle de la panachure jaune a été observée deux fois.

M. Bruant, horticulteur à Poitiers, en a cité un exemple intéressant (2). Ayant fait, dans ses pépinières, poser des écussons de variétés à feuilles panachées de jaune du *Cytisus Laburnum* sur l'espèce ordinaire à feuilles vertes, il constata que certains écussons

---

(1) GRIGNAN, *La transmission de la panachure par la greffe* (Revue horticole, 1905, 1<sup>er</sup> 193)

(2) *Influence du greffon sur le sujet* (JOURNALS de la Société nationale d'Horticulture de France, juin 1907, p. 273)

étaient restés dormants. Les pieds portant ces derniers furent recépés et produisirent au printemps des pousses de remplacement à feuilles panachées de jaune.

Par une coïncidence curieuse, M. Antoine Kort, directeur des pépinières de *Calmpthout*, près Anvers, signalait à la même époque dans la *Revue de l'Horticulture belge*, un cas tout à fait semblable obtenu par lui après le greffage du *Cytisus Laburnum f. olivis aureis* sur le Cytise ordinaire.

Il faut encore signaler ici une expérience de M. Bond sur les *Pelargonium* (1). Ayant greffé une variété à feuilles vertes sur une variété à feuilles panachées, il constata que l'*épibioté* ne se panachait pas. En revanche, l'*hypobioté*, à une certaine distance du bourrelet, avait fourni une pousse de remplacement à feuilles vertes. Il s'était ainsi produit un retour au type ancestral, mais cependant les fleurs, tout en étant d'un type moins différencié que celles de la variété panachée, n'étaient pas semblables au type de l'espèce primitive.

M. Bond a vu simplement, dans ce fait, non une influence de l'*épibioté*, mais une tendance de l'*hypobioté* à un retour ancestral, tendance à laquelle l'*épibioté* ne serait cependant pas étranger. Ce sont là des questions de mots qui n'enlèvent aucun intérêt au fait. Le retour à la forme verte est fréquent chez les plantes panachées non greffées (*Evonymus*, *racer Negundo*, etc.).

β. *Panachure de l'appareil reproducteur*. — Les panachures de l'appareil reproducteur ont été rarement observées.

Le cas du *Rhododendron javanicum* à fleur jaune sur le *Rhododendron Princess Royal* à fleurs roses, qui donna, chez M. Veitch, à Chelsea, des fleurs plus foncées que le témoin non greffé, et qui, regreffé à nouveau, donna des fleurs orangé saumoné, ne peut être considéré comme une transmission de panachure ; c'est plutôt un mélange de couleurs (3).

---

(1) *L'année biologique*, 1899.

(2) Ch. BALTET, *loc. cit.*, p. 412.

(3) Ce fait serait plus à sa place aux variations de couleur étudiées à la page 831, t. III, bien qu'il s'agisse en somme d'une modification spécifique de la couleur sous l'influence d'un symbiote à pigment différent.

Beaucoup plus intéressant et plus démonstratif est la variation observée par M. Nomblot chez une greffe de Prunier *Gloire de Louveciennes* sur *Mirabelle tiquetée*. Des échantillons de cette variation furent présentés à la Société Nationale d'Horticulture de France, en 1905 (24 août) et en 1906 (23 août). Voici le compte rendu de la présentation de 1906 (I) :

« M. Alfred Nomblot met sous les yeux de l'Assemblée des rameaux fructifères de Prunier cueillis sur la variété *Gloire de Louveciennes* greffée sur *Mirabelle tiquetée*.

- » La greffe fut effectuée en 1902 sur un sujet en pyramide dont quelques branches seulement furent greffées (2).

» En 1904, l'arbre (épibote) produisit des fruits normaux de la variété *Gloire de Louveciennes*.

» En 1905, M. Nomblot récolta sur cet arbre des fruits panachés et en fit l'objet d'une communication dans la séance du 24 août (voir *Journal de la Société Nationale d'Horticulture de France*, 1905, P. 577).

u Dans cette première communication, M. Nomblot mit sous les yeux de l'Assemblée des échantillons montrant jusqu'à quel point peut s'exercer parfois l'influence du sujet sur le greffon... Les greffons, après deux années, ont porté avec des fruits panachés, des rameaux et des feuilles rappelant de tous points les caractères de la variété du Prunier *Mirabelle tiquetée* sujet, constituant ainsi un nouvel exemple de *l'hybridation asexuelle* dont M. Daniel a cité déjà quelques cas et dont le Néflier de Bronvaux est l'un des plus remarquables.

» Dans le cas présent, l'influence du greffon sur le sujet est incontestable, et M. Nomblot considère qu'elle doit être attribuée à ce fait que le sujet, n'ayant que quelques rameaux greffés, continue à vivre de sa vie propre, grâce aux rameaux non greffés qu'il porte; il a pu ainsi fournir au greffon une sève qui a apporté

(1) Voir dans le *Journal de la Société nationale d'Horticulture de France*, cahier d'août 1906, p. 511, le Compte rendu des observations de M. Nomblot. Le président fit remarquer que M. Nomblot, secrétaire général de la Société, était à en même temps excellent praticien et observateur consciencieux a.

(2) Il s'agit ici d'une *hémidibiose* et non d'une greffe ordinaire ou *olodibiose*.

les modifications observées. Le fait ne se serait pas produit, pense-t-il, si le sujet avait été réduit à l'état de simple tronc porte-greffe, comme c'est le cas généralement.

» En 1906, les modifications dues à l'influence du sujet sur le greffon se sont maintenues. Sur un même rameau on peut voir en effet des feuilles et des fruits ayant les caractères des Pruniers *Mirabelle tiquetée* et *Gloire de Louveciennes*, ainsi que des formes intermédiaires. Les modifications portent sur les feuilles plus ou moins lancéolées ou ovales lancéolées, planes ou **bullées** ; sur les fruits dont la forme, la couleur et la saveur se trouvent modifiées; enfin sur le noyau bombé ou déprimé.

» La variété, du Prunier *Noberté*, à fruit violet, greffée sur *Mirabelle tiquetée*, a subi également l'influence du sujet qui s'est manifestée par la panachure du feuillage, mais sans entraîner de modification apparente dans les fruits.

» Cette très intéressante présentation vient confirmer les observations qui ont été faites déjà par M. Daniel et montrent que, dans les plantes greffées, le sujet peut avoir une influence considérable sur le greffon, déterminant des modifications que l'horticulture pourra peut-être provoquer et mettre un jour à profit lorsqu'ors connaîtra mieux les conditions dans lesquelles elles se produisent s.

Les faits observés par M. **Nomblot** ont un intérêt considérable, car ils font voir que si la transmission de la panachure s'effectue souvent isolément, elle peut être également accompagnée **d'une** transmission d'autres caractères spécifiques des feuilles ou **des** fruits, comme cela se passe pour d'autres **symbiomorphoses** et liez divers hybrides de greffe (i).

Divers écrivains viticoles, en particulier Griffon, m'ont reproché d'être en désaccord avec les praticiens. On voit par cette citation le cas qu'il faut faire des appréciations de personnes cherchant avant tout à justifier la reconstitution.

Un autre adversaire de la variation par greffage, M. **Ravaz**, professeur de viticulture à l'École d'Agriculture de Montpellier,

---

(i) En particulier chez les Oliviers hybrides observés par le professeur La **Marca**.

a décrit et figuré en couleurs un exemple de transmission de panachure chez la Vigne à la suite du greffage (1).

Un Aramon présentait des panachures des tiges, des feuilles et des raisins. Les parties blanches étaient très nettement séparées des parties vertes et il n'y avait pas de passages entre elles.

Ce qui était le plus curieux, c'est que la panachure du greffon se communiqua au sujet et celle du sujet au greffon. Ayant fait greffer, en 1898, sur Clinton et sur Champin panachés des Aramons et des Carignans sains, toutes les greffes qui reprirent furent panachées. De même la contamination du sujet par un greffon panaché fut observée chez la Vigne par l'Auteur. Ayant obtenu une panachure sous l'action des gelées, il a indiqué que cette panachure provoquée se communique du sujet au greffon et vice versa, tout comme la panachure spontanée.

Laisant de côté ce que peuvent renfermer d'inexact ou d'exagéré ces observations, il est intéressant de voir un partisan de l'immutabilité absolue des Vignes greffées conclure à l'existence de *panachures transmissibles*, accompagnées de *variations* dans le contenu des raisins et dans les caractères des pépins.

c) *Changements tropistiques chez les symbiotes.* — Les tropismes étudiés jusqu'ici chez les symbiotes sont le géotropisme, la circumnutation, l'héliotropisme et le nyctitropisme. Les observations faites dans cette voie sont peu nombreuses et demandent à être étendues d'une façon méthodique, en se; rappelant qu'il peut s'agir de faits exceptionnels et qu'il ne faut pas se décourager en face de résultats négatifs.

x. *Géotropisme.* — Les modifications du géotropisme jusqu'ici signalées chez les plantes greffées sont relativement assez rares.

Chez les arbres fruitiers, tels que les Poiriers et les Pommiers (2), tout comme chez les arbres d'ornement, le géotropisme se modifie assez peu quand, sur la tige principale d'un jeune scion, on prend

---

(1) RAVAZ, *L'Aramon panaché* (Progrès agricole et viticole, 1901, avec une planche en couleurs.

(2) Lucien DANIEL, *Du choix des greffons dans les arbres fruitiers* (Le Cidre et le Poiré, 1896)

pour **épibioté** le rameau terminal de l'axe principal ou d'une branche **charpentière**.

De même en greffant sur branches, si l'on prend pour **épibiotés** les pousses terminales de branches faisant sur l'arbre mère un angle égal à celui de la branche choisie sur l'**hypobioté**, la charpente de l'arbre greffé ainsi n'est pas modifiée.

Il en est différemment si l'on greffe sur la tige principale des pousses venues sur des branches horizontales ou retombantes qui conservent leur géotropisme en grande partie et ne prennent pas la direction verticale. De même si l'on greffe sur les branches latérales des pousses à géotropisme négatif complet comme celles de l'axe principal ou des grosses branches **charpentières**, on obtient une série d'**épibiotés** qui restent verticaux et donnent à l'arbre un faciès anormal.

Quand on greffe une branche fructifère, une lambourde par exemple, à géotropisme nul, sur un scion où elle se trouve placée en direction verticale, le bourgeon à fruits ne peut **naturellement** s'allonger en pousse feuillée, mais la croissance de l'appareil végétatif se fait à l'aide d'une pousse latérale, dont le géotropisme négatif n'est jamais complet (fig. 218). Pour que la direction verticale réapparaisse, il faut tailler l'**épibioté** de façon à lui faire produire un gourmand qui peut quelquefois rétablir la charpente compromise.

Le géotropisme d'un bourgeon à bois, dans les greffes en écusson, dépend de la position de la branche **hypobioté** sur l'arbre et de l'endroit où l'on a placé l'écusson. Celui-ci se transforme soit en rameau à bois, soit en production fructifère, montrant ainsi qu'il n'est pas spécialisé avant sa pousse au printemps.

Si l'on greffe sur la tige principale d'un jeune arbre à une hauteur **suffisante** une pousse pleureuse d'un autre arbre de même espèce, cette pousse reste pleureuse. Les exemples en sont communs chez les arbres d'ornement (frênes, ormeaux, etc.). Les mêmes faits s'observent chez les plantes herbacées, par exemple chez les **Epiphyllum** greffés sur *Pereskia* (fig. 245) ou sur *Cereus* (fig. 246).

Chez les plantes ligneuses greffées, il est fort rare que l'on observe l'apparition d'une forme pleureuse. Cependant, comme on le verra

en étudiant un hybride de greffe, le Néflier-Epine blanche de Saujon, le fait peut se produire. Toutes les formes de cet hybride de greffe, même le retour à l'Epine blanche, conservent la forme pleureuse à la suite de leur greffage sur jeunes scions. Le changement de géotropisme atteint surtout l'Epine blanche et les formes voisines; il est moins prononcé chez la forme voisine du Néflier.

Carrière (*Flore des serres*, t. I, p. 165) a obtenu des pousses pleureuses chez le *Ligustrum vulgare* et le *Caragana arborescens* servant d'hypobiotés au Lilas Charles X. Ces pousses ont depuis conservé la propriété ainsi acquise et ont été le point de départ de deux variétés pleureuses.

Inversement, le géotropisme négatif peut réapparaître à la suite du greffage. On a cité le cas du Ragouminier qui est rampant et est redevenu droit à la suite de sa greffe sur Prunier. Le Cytise à feuilles sessiles se conduit à peu près de la même manière, d'après Ch. Baltet, quand il est greffé sur le *Cytisus Laburnum*, etc.

Dans la grande majorité des cas, l'état pleureux se conserve après greffage ce qui permet de les multiplier dans les jardins d'ornement.

Avec les végétaux herbacés, dont la tige est moins rigide, les modifications géotropiques sont plus fréquentes.

La Morelle noire (*Solanum nigrum*) greffée sur Tomate donne des tiges couchées sur le sol ou retombantes si le greffage a été fait à une hauteur suffisante (pl. XXXVI).

Le *Myosotis palustris*, préalablement durci par des cultures en sols rendus progressivement moins humides, réussit alors sur l'Héliotrope et sa tige latérale de remplacement perd son géotropisme négatif, devient retombante, puis horizontale, contournée, et finalement se redresse ensuite (fig. 2590).

Chez le Cresson de fontaine greffé sur Chou, la tige de l'épibioté ne se ramifie pas et conserve sensiblement son géotropisme négatif la première année de végétation (fig. 260). Au contraire, la seconde année, la tige prend une forme presque hémisphérique et les branches se ramifient beaucoup, deviennent pleureuses, en vue de s'enraciner sur le sol et de se débarrasser de leur conjoint (fig. 261).

Des plantes plus ligneuses et vivaces comme le *Solanum Dulcamara* greffé sur Tomate (plante annuelle) donnent des rameaux dépourvus plus ou moins de géotropisme négatif; souvent ce phénomène est assez accentué par rapport aux témoins. Greffé avec la Belladone qui est vivace, ce *Solanum*, à la seconde année de greffe, allonge fortement ses tiges qui se couchent sur le sol et s'affranchissent si l'on n'y prend garde.

Pareil état rampant et allongement considérable des tiges s'observe chez les Pommes de terre Fluke que l'on greffe sur la Tomate quand une année a été sèche comme le fut 1928, on prend soin d'arroser le sol pour y maintenir une fraîcheur convenable. J'ai remarqué qu'à cette végétation luxuriante correspondit une augmentation marquée de la durée de la vie qui persista jusqu'à la fin de novembre. En outre, il n'y eut sur ces tiges rampantes très nombreuses et très vigoureuses ni inflorescences, ni tubercules aériens, malgré l'impossibilité pour l'épibioté Pomme de terre de donner des tubercules souterrains.

La multiplication par marcottage avait ainsi supprimé la multiplication végétative par tubercules et la reproduction sexuée, ce qui est naturel étant données les corrélations entre ces modes de multiplication chez cette espèce et le développement de l'appareil végétatif.

D'autres végétaux qui se reproduisent habituellement par des rhizomes ou des bourgeons souterrains comme le *Tanacetum Balsamita*, l'*Helianthus tuberosus* peuvent parfois, étant greffés, le premier sur *Chrysanthemum frutescens* (fig. 441 et 442), le second sur Soleil annuel (fig. 1, pl. XV), donner des pousses **boni-zontales** ou retombantes destinées à multiplier l'épibioté par marcottage naturel.

La formation de racines adventives chez ces diverses plantes, ainsi que de tubercules **aériens**, de manchons tuberculeux, de racines tuberculeuses souterraines, etc., chez le Topinambour greffé sur Soleil annuel sont aussi des phénomènes de lutte pour la vie et non des transmissions de caractères de l'**hypobioté** à son **épibioté**.

Mais le fait du retour à la fertilité sexuelle qui les a accompagnés chez le Topinambour **épibioté** après 27 années de greffages successifs (dont il sera question plus loin à propos de l'hérédité des caractères acquis) peut être considéré, en partie du moins sinon en totalité, comme résultant de l'influence d'un **hypobioté** très riche en graines et ne se reproduisant pas d'une autre manière sur un **épibioté** devenu incapable de donner des graines à la suite de son adaptation à un milieu plus froid et plus **humide** que son pays d'origine.

β **Circumnutation**. — Les phénomènes de **circumnutation** peuvent être examinés **chez** les plantes volubiles susceptibles d'être greffées (1). Parmi elles figurent les Haricots à rames, appartenant aux espèces *Phaseolus vulgaris* et *Phaseolus multiflorus*, dont les mouvements **révolutifs** sont d'une grande amplitude chez les exemplaires autonomes.

Au printemps de 1919, j'avais greffé sur Haricots nains (Noir de Belgique, etc.), une centaine de Haricots de Soissons vivaces et de Haricots d'Espagne à grains noirs, races obtenues et fixées à mon Laboratoire au cours des années précédentes.

L'on sait que le Haricot de Soissons vivace possède des tiges volubiles **dextrorsum** de 4 mètres à 4 m. 50 de hauteur, tandis que les Haricots Noirs de Belgique sont nains, atteignant environ 0 m. 60 de hauteur et ne s'enroulent pas.

Sur la plupart des greffes bien réussies, dont l'**épibioté** poussa **suffisamment** pour atteindre au moins un mètre de hauteur, les **épibiotés** continuèrent à mouvoir leurs tiges qui s'enroulèrent normalement autour de leur support, comme cela se passe même dans les cultures en solutions nutritives (fig. D, pl. XI).

Deux des **épibiotés** restèrent plus chétifs au début et donnèrent des tiges à **entre-nœuds** courts d'abord, qui s'allongèrent ensuite. A ce moment, elles décrivirent une circonférence à grand rayon, mais au lieu de se redresser comme à l'ordinaire pour se fixer

---

(1) Lucien DANIEL, *Influence de la greffe sur les tropismes naturels de certaines plantes* (Revue bretonne de Botanique, 1919, t. XVI, pl. XII).



FIG. 608. Haricot de Soissons vivace greffé sur Haricot noir de Belgique et ne s'enroulant plus.

par torsion à leur support, elles restèrent couchées sur le sol en se ramifiant ensuite, sans reprendre le géotropisme négatif.

Comme elles constituaient un véritable fouillis de branches et de feuilles entremêlées sur un espace restreint, ce qui aurait fini par faire pourrir l'épibote, je soulevai le tout et j'attachai les tiges à une rame solide. De cette façon, celles-ci, artificiellement maintenues dressées, purent fournir des fleurs, des fruits et des graines. Aucune d'entre elles, pas plus la tige principale que les tiges latérales, ne devint volubile par la suite (fig. 608).

y. *Héliotropisme*. — Les premières recherches sur les variations de l'héliotropisme chez les symbiotes ont été faites à mon Laboratoire par le professeur roumain C. T. Popesco (1), sur des greffes d'*Helianthus tuberosus* sur *Helianthus annuus*, au cours de l'été 1926, à diverses heures du jour.

Elles ont montré que :

1° Les mouvements héliotropiques de l'*Helianthus tuberosus* se sont modifiés à des degrés divers à la suite du greffage de cette espèce sur l'*Helianthus annuus*;

2° Les angles héliotropiques des *Helianthus tuberosus* greffés sont variables avec la lumière et la chaleur particulières du jour considéré et aussi suivant les exemplaires greffés, car chaque symbiose est à un état biologique plus ou moins différent.

S. *Mouvements nyctitropiques*. — Dès le début de mes recherches sur le greffage des Haricots, j'avais été frappé par la durée insolite du sommeil des feuilles primordiales chez les épibotes placés sous cloche (voir p. 735).

C. T. Popesco (2) a étudié avec soin le sommeil et le réveil comparés chez les feuilles primordiales de Haricots greffés cultivés comparativement avec les mêmes races autonomes, bouturées ou intactes.

---

(1) C. T. POPESCO, *L'héliotropisme chez le Topinambour greffé* (Revue bretonne de Botanique, 1927), Note présentée à la Société bretonne de Botanique, séance du 12 septembre 1926).

(2) C. T. POPESCO, *Recherches sur la greffe* (Revue bretonne de Botanique, 1925, p. 136).

De neuf séries d'expériences minutieuses, consciencieusement suivies, il a tiré les conclusions suivantes :

1° Les feuilles primordiales opposées des *épibiotes* passent presque immédiatement à l'état de sommeil à la suite de l'opération, tandis que celles des *hypobiotes* le font moins rapidement et d'une façon anormale;

2° La durée de la période de sommeil des dites feuilles chez les *épibiotes* varie avec la température et l'état hygrométrique de l'atmosphère;

3° Le réveil s'effectue de très bonne heure, en général à partir de minuit et 30 minutes, mais le moment de ce réveil varie avec la race considérée. Il est donc d'ordre spécifique, au sens général du mot ;

4° La durée de la période de sommeil des feuilles primordiales des *épibiotes* est variable et relativement courte, tandis que la durée de ladite période chez les boutures est permanente et souvent persiste jusqu'à la mort de ces organes. On peut dire qu'entre l'*épibiote* et l'*hypobiote* il y a une lutte de prépondérance, chacun d'eux cherchant à conserver son individualité. Cette lutte se termine par un nouvel état d'équilibre symbiotique qui n'existe pas dans le cas de la bouture;

5° Les feuilles primordiales des Haricots greffés et non greffés conservent la propriété d'effectuer leurs mouvements *nyctitropiques*. Cette propriété est cependant un peu diminuée comme intensité, à peu près jusqu'à la mort de ces organes;

6° Ces phénomènes sont en relation avec la teneur en eau de l'*épibiote* et de l'*hypobiote*. Ils démontrent qu'il existe une différence de capacité fonctionnelle entre eux par rapport à l'eau et qu'ils n'étaient pas au même état biologique pendant la durée des expériences;

7° Une feuille peut se trouver, pendant une semaine donnée, dans la même position de sommeil ou de veille à des heures différentes et rester quelquefois deux ou trois heures dans ces positions. Par conséquent, ces mouvements ne s'effectuent pas d'une façon régulière et continue.

Popesco, ayant fait des observations au cours de la nuit, à diverses reprises, fut amené à étudier les mouvements nyctitropiques du *Desmodium canadense*, chez lequel ils n'avaient pas été signalés jusqu'ici. Cela tient à ce que le phénomène se produit à une heure avancée de la nuit et ne dure que quelques heures en général.

C'est ainsi que les feuilles commencèrent lentement à prendre, à Rennes, leur position de sommeil entre 20 et 23 heures au début de septembre 1925, pour se réveiller progressivement entre 4 et 7 heures du matin.

Popesco constata que la lumière lunaire et celle des lampes électriques eurent une influence sur les mouvements nyctitropiques du *Desmodium canadense autonome* pendant la durée de ses observations.

À la suite de recherches comparatives sur le sommeil et le réveil de cette espèce autonome, d'une part, et greffée sur Haricot de Soissons, d'autre part, il conclut que :

1° Les feuilles de l'épibioté *Desmodium canadense* commencent à sommeiller plus tôt que celles du témoin et se réveillent plus tard;

2° La greffe, en modifiant l'état biologique de l'épibioté, est le facteur responsable de ces variations.

Dans toutes les variations des mouvements spécifiques des végétaux, il n'y a pas, sauf peut-être chez le *Desmodium canadense* greffé sur Haricot de Soissons, une transmission d'un caractère spécifique de l'hypobioté à son épibioté. Il n'en est pas moins intéressant de voir qu'il se produit, à la suite de la symbiose, des modifications très nettes d'un caractère physiologique considéré comme spécifique à juste titre.

d) *Acquisition de propriétés nouvelles.* — Rarement les symbiomes examinés ici sont accompagnés de transmissions nettement spécifiques d'un conjoint à l'autre. Elles correspondent en général à des caractères nouveaux qui n'apparaissent pas sur les témoins autonomes cultivés comparativement à côté des symbiotes. Elles sont dues à la lutte pour la vie, la conservation de

l'individu ou de l'espèce, mais elles ne sont pas comme les transmissions le résultat d'une orientation imposée par l'un des conjoints à l'autre.

Des exemples très nets de ce genre de *symbiomorphoses* se trouvent dans les greffes de diverses Composées, par exemple chez les *Anthémidées* et chez les *Hélianthées*.

*Anthémidées*. — Si des morphoses peuvent être considérées comme des transmissions spécifiques d'un conjoint à l'autre, il en existe qui portent sur des caractères particuliers provenant de la lutte pour la vie s'exerçant entre les symbiotes sans que chacun d'eux subisse une orientation nettement sensible de la part de son associé.

Un exemple fort net de ce genre de variations spécifiques consiste par exemple dans la précocité relative de la floraison ou de la durée de la vie. Une espèce tardive greffée sur une espèce précoce ne devient pas obligatoirement plus précoce, mais il peut arriver qu'elle soit au contraire plus tardive encore et vice versa.

L'Absinthe ordinaire greffée sur *Chrysanthemum frutescens*, tout comme les *Tanacetum* fournit des *épibiotés* dont la tige aérienne vit plusieurs années si l'on empêche l'*hypobioté* de geler l'hiver. Au contraire, les parties aériennes de l'Estragon continuent à périr l'hiver sans fleurir bien que greffées sur le même *hypobioté*.

Dans un certain nombre de cas, le greffage provoque cependant des décalages de précocité qui ont une grande importance tant pour la culture maraîchère que pour les plantes d'ornement. J'en ai cité des exemples aux pages 894 et suivantes de cet ouvrage.

D'autres faits ont été sommairement indiqués déjà, mais il est nécessaire d'en faire ici une étude plus détaillée, vu leur importance par rapport aux questions d'hérédité qui seront traitées plus loin dans le Sous-Chapitre V.

Telles sont les prolongations et les réductions de la vie chez les *Tanacetum Balsan ita* (fig. 440, <sup>441</sup> et 442) et *T. vulgare*, les *Artemisia Absinthium* (fig. 2, pl. XXXIII), les *Chrysanthemum lustré* (fig. 439), les *Plagiūs*, les *Matricaria maritima*, le *Bac-*

*charis halimifolia* (fig. 2780, etc. Non seulement les rythmes de développement sont changés à la suite du greffage et leur morphologie modifiée, mais des caractères anciens s'accroissent fortement sous l'action du greffage (apparitions exagérées de racines adventives chez le *Chrysanthemum lacustre*, par exemple) et des caractères nouveaux se montrent (formation de rhizomes aériens se terminant par une rosette de feuilles (*Tanacetum Balsamita*, etc.).

β. *Hélianthées.* Parmi les plus intéressantes modifications causées par la lutte pour la vie et la conservation de l'espèce, il faut citer les symbioses de *Helianthus tuberosus* et de *Helianthus annuus* que j'ai renouvelées chaque année avec les mêmes variétés pour épibiote et hypobiote, depuis 1894 à Rennes, tant au jardin des plantes que dans mon jardin et dans celui de mon Laboratoire (voir p. 802 et suivantes).

*Helianthus annuus*, qu'il joue le rôle de mésobiote dans les hyperbioses ou d'hypobiote dans les olobioses ou les hémidiobioses, devient très ligneux, durcit ses tissus, réduit sa moelle et reste vivant jusqu'aux gelées, parfois jusqu'en décembre, quand sont morts depuis longtemps les exemplaires autonomes (p. XV, XVI, XX, XXI, XXII, XXVI). Son racinage prend une extension considérable.

On dirait que le Soleil annuel, dans l'impossibilité de se multiplier par graines, cherche à suppléer la fructification défailante par le passage de sa tige à l'état ligneux, comme le font les végétaux ligneux pour passer à la période de vie ralentie.

Mais il succombe dans la lutte, même par les hivers doux. Cela ne surprendra pas ceux qui ont longuement étudié la nature et expérimenté méthodiquement pendant toute leur vie. Ils ont constaté maintes fois que l'on ne saurait en quatre ou cinq années d'essais, venir à bout de traditions millénaires, héritées des ancêtres dans leur patrie d'origine, et que l'acclimatation ne leur a pas fait perdre.

Pour changer la biologie héréditaire d'une espèce, il faut que celle-ci soit suffisamment malléable et, dans ce cas, agir sur elle pendant un temps assez long.

Chez l'*Helianthus tuberosus* épibioté, des changements plus ou moins profonds et plus ou moins rapides se manifestent aussi de suite ou à la longue après le greffage.

Parmi eux, on peut remarquer ceux qui affectent la taille relative des organes (développement de l'inflorescence ou des fleurs,



FIG. 609. Tubercules apicaux chez un Topinambour greffé sur Soleil annuel.

grandeur de l'appareil végétatif qui correspondent à la période de la vie végétative des deux individus. Dans cette période de la croissance des organes, le mutualisme prédomine.

Quand vient l'époque du passage à l'état de vie ralentie, les réserves sucrées fournies par l'épibioté se divisent en deux parts

inégaies : une faible part passe dans le Soleil **hypobioté** où elle se transforme en cellulose lignifiée sans permettre à celui-ci de devenir vivace; la part la plus forte reste dans l'*Helianthus tuberosus*.

Celui-ci est, du fait de la symbiose, privé de ses magasins de réserve souterrains. Il ne peut conserver l'existence et assurer le maintien de l'espèce qu'à la condition de réagir contre un milieu défavorable. A ce moment la lutte devient nettement **antagonistique** entre les deux symbiotes qui cherchent par tous les moyens à vivre chacun de leur vie propre, à s'affranchir, **c'est-à-dire** à se séparer.

Si l'**hypobioté** pouvait fournir des tiges réparatrices, cela irait tout seul pour lui, mais, comme le greffeur s'y oppose, il est fatalement vaincu dans la lutte.

Quant à l'**épibioté** qui a perdu par l'acclimatation, la faculté de fournir des graines, mais a développé au maximum sa multiplication souterraine, conformément à la corrélation bien connue entre la reproduction sexuée et la multiplication végétative, il peut recourir à divers procédés pour se maintenir malgré qu'il soit placé dans des conditions très défavorables.

Un des premiers phénomènes qui se manifestent, c'est la formation de nouveaux magasins de réserve : tubercules aériens basilaire **feuillés** ou non (pl. XV), tubercules apicaux **feuillés** prenant la place des fleurs (fig. 609); dépôt de réserves dans la partie d'attache renflée (I), des rameaux axillaires avec la tige principale formation exceptionnelle d'un manchon à la base de l'axe chez l'**épibioté** au voisinage du bourrelet ; apparition plus exceptionnelle encore de racines tuberculeuses qui, après avoir parcouru un chemin plus ou moins long au travers des tissus de l'**hypobioté**, finissent par pénétrer dans le sol et se renfler à la façon des racines du Dahlia (t. I, fig. 1, pl. XVII).

---

(r) Ces formations existent aussi chez la Pomme de terre greffée sur la Tomate (Voir fig. 263), sur le Piment (fig. 275), chez le *Solanum Commersonii* greffé sur la Tomate (fig. 275'), etc. De pareils phénomènes se produisent aussi, mais avec moins d'intensité, chez les mêmes plantes décortiquées. J'ai même obtenu des tubercules aériens et ries racines fasciées chez le Chou vert décortiqué, c'est-à-dire chez une race non tuberculeuse (Voir Lucien DANIEL, *Physiologie végétale appliquée à l'arboriculture*, Rennes, 1902).

Comme, ainsi que je l'ai montré le premier (i), l'**inuline** ne se forme pas dans les parties exposées à la lumière; il est donc obligatoire que se produisent des dispositifs nouveaux pour que cette substance de réserve puisse s'accumuler dans les organes aériens là où les cellules sont exposées à l'action de la lumière blanche. L'**épibioté** fabrique à cet effet un pigment rouge violacé qui se dépose dans l'épiderme et les assises voisines et forme un écran derrière lequel se dépose l'**inuline**, alors en contact avec la chlorophylle dans les parties vertes (fig. 567 et 568, p. 817). Même dans l'endoderme, l'**inuline** et l'amidon peuvent coexister, ce qui est un phénomène fort rare.

Tant que les racines adventives réparatrices traversent les tissus du Soleil **hypobioté**, elles ont la structure normale des racines du Topinambour autonome : leur cylindre central est dur et ligneux, leur écorce peu développée. Cet état se continue à la sortie dans le sol. Lorsque commence pour elles la fonction de réserve, le bois nouveau reste à l'état de parenchyme mou et se développe fortement (fig. 610). La coupe tout entière présente un cylindre ligneux petit très dur entouré par un manchon plus ou moins épais, régulier ou irrégulier, de réserve (fig. 61 i). Le rôle de magasin de réserve succède ainsi au rôle normal de conduction et de fixation auquel il s'ajoute progressivement.

De même, dans les manchons basilaires, le cylindre ligneux primitif s'entoure d'un tissu de réserve se développant de la même manière.

Pendant que se produit cet affolement de la fonction de réserve, apparaissent d'autres phénomènes de lutte pour l'existence, dont les uns concernent la multiplication végétative et les autres la reproduction sexuée.

Dans le premier cas, certains rameaux qui se terminent par des tubercules aériens s'infléchissent vers le sol de façon à ce que ces organes puissent l'atteindre et s'y enraciner. Il y a d'autres

---

(i) Lucien DANIEL, *Sur la présence de l'inuline dans les capitules d'un certain nombre de Composées* (C. R. de la Société de Biologie, Paris, 1889) ; *Recherches anatomiques et physiologiques sur les bractées de l'involucre des Composées* (Ann. des Sciences nat., Bot., 1890).

rameaux basilaires non renflés à leur sommet qui changent de géotropisme et se dirigent vers le sol dans le but de se transformer en rhizomes et de rétablir le mode normal de multiplication souterraine.

Enfin, quand les gelées surviennent et quand les tiges aériennes portant des Topinambours s'inclinent sur le sol, quand les tiges

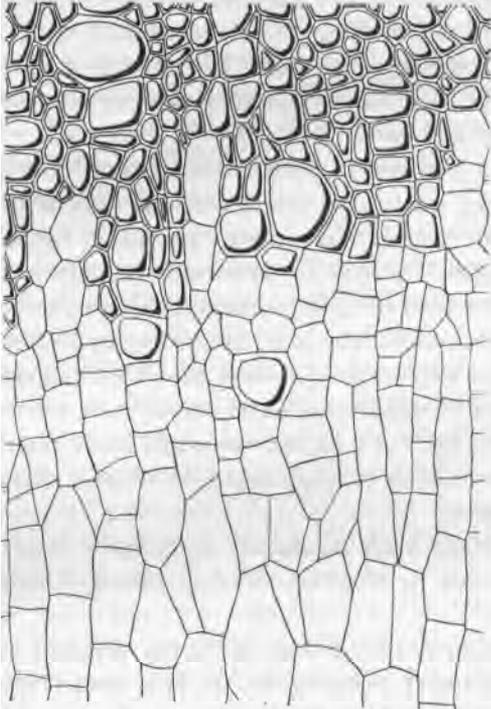


FIG. 610

Passage du tissu ligneux au parenchyme de réserve. Topinambour.



FIG. 611.

Coupe transversale de la racine tuberculeuse d'un

pourrissant laissent tomber les tubercules, ceux-ci se transforment en véritables **propagules** et, l'individu se conserve et se multiplie à leur aide.

Un dernier phénomène provoqué par la lutte pour l'existence chez le Topinambour, c'est l'apparition accidentelle de racines aériennes qui restent à l'état de moignons mais se développent si

un rameau se détache partiellement de la tige principale, tombe sur le sol sans cesser d'être alimenté suffisamment par celle-ci.

Tous ces caractères nouveaux peuvent être considérés comme spécifiques; beaucoup de ceux qui sont utilisés pour distinguer entre elles les races et les variétés horticoles n'ont pas une valeur morphologique externe plus grande.

Non moins remarquables sont les modifications des caractères anatomiques. Non seulement les contenus cellulaires varient et l'on voit des associations de substances qui n'existent pas ensemble dans les conditions ordinaires comme l'amidon et l'inuline, la

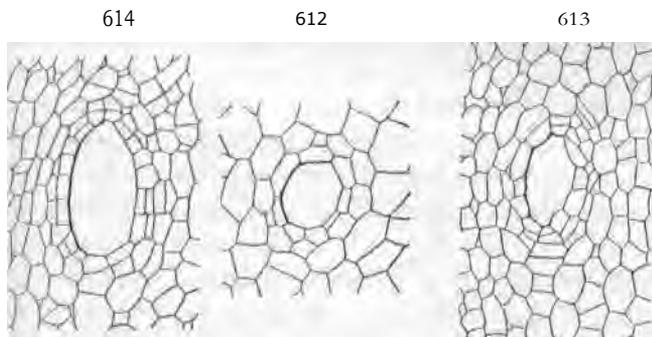


FIG. 612. Canal **secréteur** arrondi. — FIG. 613. Canal **secréteur** allongé à cellules **secrétrices** ou **couches** multiples. — FIG. 614. Un autre canal **secréteur** **ellip.** tique plus grand. — Ces trois sortes de canaux coexistent dans la même coupe.

chlorophylle et l'inuline, des transmissions d'alcaloïdes, de catalyseurs et de substances morphogènes, mais il arrive aussi que des appareils sécréteurs spécifiques changent de caractère sous l'influence de l'antagonisme symbiotique.

Le Topinambour et le Soleil annuel ont tous deux des canaux sécréteurs à section carrée, **losangique** ou pentagonale (fig. 417 et 418). A la suite du greffage, ils subissent des variations de toutes sortes dans leur forme (fig. 420 et 421) ou dans leur disposition (fig. 422, 423 et 424).

Quelquefois, mais beaucoup plus rarement, ils prennent la forme de ceux des *Helianthus orgyalis* ou des *Helonium* et on trouve mélangées à des degrés divers des deux types, avec toutes les formes de passage de l'une à l'autre, sur la même coupe ou dans des coupes différentes.

Au lieu de présenter une seule rangée de cellules **secrétrices**, il y en a plusieurs dans divers cas (fig. 612, 613 et 614). Il peut

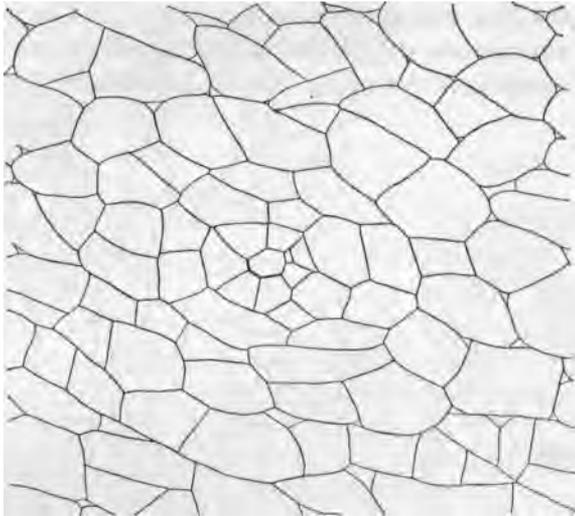


FIG. 615. — Canal **secréteur** entouré de plusieurs rangées de cellules **secrétrices**.

même arriver que ces rangées prennent la forme d'une sorte de massif entourant exceptionnellement un canal **secréteur** assez étroit (fig. 615).

Ces faits sont à rapprocher des variations du système excréteur résineux chez les Conifères, qui ont été indiquées précédemment, sans toutefois qu'il y ait transmission de caractères entre les deux symbiotes.

Des recherches plus étendues sur les variations spécifiques des déchets seraient intéressantes à entreprendre chez les plantes greffées.

## CONCLUSIONS

Les *faits* qui viennent d'être indiqués dans le Sous-Chapitre III ont été obtenus, pour une bonne part, soit par moi, soit par mes élèves. Ils ont été contrôlés le plus souvent par moi-même ou par des personnes dignes de foi. Un certain nombre ont été présentés dans les Congrès ou aux séances de Sociétés scientifiques ou horticoles. Leur *authenticité* ne saurait donc faire de doute pour toute personne de bonne foi.

Les *symbiomorphoses* sont de deux sortes :

1° Les unes sont orientées dans le sens de *l'un* des symbiotes, ce qui permet facilement de saisir son action, son influence sur son conjoint;

2° Les autres ne présentent pas cette orientation et ne pourraient se distinguer des variations spécifiques causées par d'autres facteurs si l'on n'avait pris soin d'éliminer ceux-ci par la culture comparative des symbiotes et d'exemplaires autonomes appartenant aux mêmes espèces.

Les variations orientées établissent le passage des *symbiomorphoses* aux hybrides de greffe, mais elles en diffèrent par leur origine. Elles consistent dans des transmissions, des atténuations ou des suppressions de caractères spécifiques. Quand il s'agit d'êtres en état de variation potentielle (hybrides sexuels, races ou variétés), il se produit parfois des regroupements de caractères donnant lieu à des retours ancestraux ou à des combinaisons nouvelles, tant chez *l'épibioté* que chez *l'hypobioté* ou chez les deux symbiotes h la fois.

Les variations non orientées établissent le passage entre les *symbiomorphoses* et les variations de nutrition générale, c'est-à-dire avec celles qui résultent chez les plantes greffées de l'auto-régulation à la suite de la production des déséquilibres  $Ca \approx Ca$ , conformément au schéma de la lutte de toute plante contre les variations de milieu (fig. 47, t. II), au tableau III qui indique les principales adaptations des plantes aux milieux cosmiques et enfin

au schéma de la répartition de l'eau et des produits solubles dans les symbiotes (fig. 481, t. II).

Ces dernières comprennent trois catégories nettement distinctes quant à leur origine :

j° La formation accidentelle de monstruosité diverses, fortement favorisée surtout chez les symbiotes en état de variation potentielle (hybrides sexuels, races ou variétés) et s'accroissant encore si l'on fait intervenir sur les épibiotes l'action des blessures (taille en vert ou en sec, décortication annulaire, etc.) ;

2° Les changements tropistiques, dont quelques-uns sont très rares et plus ou moins accentués suivant les espèces associées et les procédés de greffage employés.

3° L'apparition, plus fréquente que dans les deux catégories précédentes, de caractères essentiellement nouveaux qui ne se seraient sans doute jamais montrés dans l'antagonisme existant entre les symbiotes. Ces dernières symbiomorphoses sont le résultat patent de la lutte pour l'existence qui s'établit entre les associés, du fait de leur végétation et de leur reproduction différentes, mettant leur vie propre en péril et ne leur permettant plus d'assurer convenablement la conservation de l'espèce par leurs moyens habituels.

Les symbiomorphoses sont moins fréquentes mais plus accentuées que les variations de nutrition. C'est l'inverse pour l'hybridation par la greffe qui est plus accentuée mais plus rare que les symbiomorphoses en général.

Dans la pratique, l'importance des symbiomorphoses est grande quand elles correspondent à des améliorations, ou à des détériorations de caractères utilitaires. C'est sur elles que j'ai basé ma méthode *d'amélioration systématique des végétaux par greffage* (1894 et 1895) ; du choix raisonné des épibiotes et des hypobiotes (1901 et 1994) ; de la régénérescence de parties séniles et de l'augmentation de la durée de la vie d'un organe ou d'un être entier ; de l'obtention de variétés nouvelles chez les végétaux cultivés pour l'alimentation de l'homme ou des animaux, pour l'ornementation, pour la médecine ou pour l'industrie, soit en France, soit aux colonies, etc.

J'ai montré que non seulement les symbiotes doivent être choisis judicieusement, mais qu'il y a des procédés qui favorisent la variation plus que d'autres. Le greffage mixte (1897), aboutissant à une *hémidibiose*, est le procédé le meilleur à cet égard. Il consiste à conserver à l'*hypobioté* les rameaux réparateurs qu'il produit quelquefois, ou à en provoquer la formation par la décapitation de l'*épibioté* à des hauteurs convenables, puis à surveiller le développement de ces pousses pour les empêcher de compromettre le développement de celui-ci.

Dans la production des *symbiomorphoses*, le facteur *temps* joue un rôle considérable chez certaines espèces. Chez quelques symbioses, elles se montrent rapidement; chez d'autres, c'est le contraire. La nature de l'organe pour une même espèce a parfois une grande importance. Le retour à la fertilité du Topinambour greffé ne s'est produit, dans les jardins de mon Laboratoire, qu'après 27 années de greffages répétés sur la même variété de Soleil annuel.

En revanche, la tuberculisation aérienne du Topinambour s'est montrée presque de suite, ainsi que le grossissement extraordinaire de la tige chez le Soleil *hypobioté* et le développement excessif du chevelu de ses racines.

Si par des soins et par l'emploi de méthodes rationnelles, on arrive à augmenter les chances de production de *symbiomorphoses*, on n'est jamais *sûr* à l'avance d'en provoquer la formation, ni même d'en reproduire une qu'on a déjà obtenue. Comme je l'ai toujours dit, on, aura des *chances* d'en obtenir en opérant d'une façon rationnelle, mais on ne peut le faire à *volonté*. Cela personne ne l'a fait jusqu'ici. On le comprendra facilement si l'on veut bien remarquer que l'opérateur, disposant pour ainsi dire à son gré des agents cosmiques facteurs de variation, ne peut commander le jeu du mécanisme auto-régulateur de chaque symbiote dans l'état actuel de la science.

Il y a, donc une part de hasard qu'on peut réduire mais non supprimer, quoi qu'on fasse.

#### SOUS-CHAPITRE IV

##### Les hybrides de greffe.

Si l'existence des **symbiomorphoses**, ou variations spécifiques, ou encore influence réciproque du sujet et du greffon, a été contestée par des gens dont elles contrariaient les conceptions ou les intérêts, celles des hybrides de greffe l'a été plus encore.

Non seulement l'on a **opposé** les idées des Modernes à celles des Anciens, mais il s'est trouvé des savants pour prétendre que, d'après nos théories actuelles, ces êtres ne sauraient exister. Et pourtant ils existent puisqu'on peut en montrer aujourd'hui un certain nombre. Nier leur existence est un moyen commode quand on est embarrassé pour les expliquer, mais ce n'est pas une solution.

La question de l'hybridation par la greffe, celle de l'influence réciproque des symbiotes et aussi celle des applications pratiques de ces deux sources de variations ont été longuement étudiées depuis le début de mes recherches (1890). J'ai, en ce qui me concerne, obtenu de nombreuses variations spécifiques et des hybrides de greffe et, dès 1894, puis en 1895, 1898, j'ai basé sur ces phénomènes, contrôlés par des personnes compétentes et dignes de foi, ma méthode *d'amélioration systématique des végétaux par le greffage* (i).

Cependant Hans Winkler, dans un travail paru en 1914 (2) et résumant d'autres Mémoires intéressants publiés par lui depuis

---

(1) Pour les questions de priorité, voir Lucien DANIEL, *Création de variétés nouvelles par la greffe* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 30 avril 1894); *Un nouveau Chou fourrager* (Revue générale de Botanique, Paris, 1895); *Amélioration de la Carotte sauvage par sa greffe sur la Carotte cultivée* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1898); *La variation dans la greffe et l'hérédité des caractères acquis* (Ann. des Sciences nat., Bot., 1898); *Variations des races de Haricots sous l'influence du greffage* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 5 mars 1899); *Les variations spécifiques dans le greffage ou hybridation asexuelle* (C. R. du Congrès international de l'hybridation de la Vigne, Lyon, 1901), etc.

Je ferai également remarquer que ma méthode de perfectionnement par greffage a été appliquée à la Vigne, sous ma direction, par des **hybrideurs** bien connus tels que A. Jurie (de 1901 à 1906), Castel (1902 à 1906), F. Baco (1906 à 1914).

(2) Hans WINKLER, *Die Chimärenforschung*, Würzburg, 1914.

1907, a présenté l'hybridation par greffe comme une question *essentiellement nouvelle*, sous tous les rapports, en pratique comme en théorie.

Au lieu de faire ainsi table rase des travaux de mes devanciers et de négliger systématiquement ce qui a été fait avant moi, j'ai toujours pris soin, dans la mesure de mes connaissances, d'indiquer ce qui revient à ceux qui m'ont précédé et je me suis efforcé de leur rendre la justice qu'ils méritent.

Cette manière de procéder est la seule qui permette de ne pas attribuer aux uns ce qui revient à d'autres, de ne pas se parer des plumes du paon ou d'éviter, comme l'a dit *humoristiquement* Delbœuf, de « découvrir la Méditerranée ».

Cependant un critique (Ch. Swingle, *Graft Hybrids in Plants*, 1927) s'est étonné récemment de me voir faire remonter l'histoire du présent travail jusqu'à 8.000 ans. Est-ce ma faute si la civilisation et l'art de greffer datent d'une époque antérieure à la découverte de l'Amérique, si les Chinois ont avant nous inventé la poudre, la greffe des plantes ligneuses ou herbacées et indiqué les premiers exemples de l'hybridation asexuelle ? « *Suum cuique* » n doit être la devise de tout naturaliste : c'est celle que je me suis toujours efforcé d'appliquer dans la limite de mes connaissances.

A ce titre, je donnerai ici un historique aussi complet que possible de l'hybridation par greffe (hybridation asexuelle *pro parte*). Cette question est aujourd'hui plus que jamais d'actualité, car si elle peut aider à trouver la solution de problèmes biologiques controversés elle présente aussi un haut intérêt pour la pratique agricole.

## I. — Historique.

Depuis les temps les plus reculés l'on a observé exceptionnellement des mélanges ou des combinaisons de caractères chez quelques végétaux greffés. Au *ye siècle* avant J.-C., le Chinois Pao Tscheou Kan (1) a rapporté qu'un Prunier greffé avec un Pêcher

---

(1) PAO TSCHOU KON, *Le livre précieux pour s'enrichir*.

avait fourni un Pêcher-Prunier produisant des fruits savoureux rouges ayant à la fois des caractères de la prune et de la pêche.

Comme je l'ai fait remarquer en 1898 (1), à propos des faits merveilleux mentionnés par les anciens Grecs, Latins ou Arabes, il est certain que la plupart de ces faits sont inexacts et les autres fortement exagérés. Cependant la persistance avec laquelle des praticiens même éclairés, sont revenus sur ces données anciennes au cours des siècles donne à réfléchir à celui qui les examine sans parti pris et l'amène à penser que sous ces **axagérations** se cache une part de vérité qu'il est intéressant de dégager, si minime soit-elle.

L'amélioration des fruits par le greffage était déjà connue du temps de Pline, ainsi que le montre ce passage très suggestif de son *Histoire naturelle* (2).

« Il ne faut pas oublier, dit-il, un fait unique : **Corellius**, chevalier romain, greffa dans le territoire de Naples, un Châtaignier avec un scion pris sur l'arbre même, ce qui produisit la châtaigne qui porte son nom et qui est renommée.

» Dans la suite, **Etereius**, affranchi, greffa de nouveau le **Châtaignier corellien**. Voici les différences qui en ont résulté : le **corellien** produit davantage; l'**étérien** produit des fruits meilleurs ».

Ces faits sont conformes aux observations faites bien des fois depuis par les praticiens relativement à l'amélioration des fruits par greffages répétés chez nos arbres fruitiers.

Pour trouver des documents intéressants et authentiques concernant l'hybridation par la greffe, il faut arriver au **XVII<sup>e</sup>** siècle et à l'obtention de la célèbre orange **Bizarria** (3) par un jardinier de Florence ainsi qu'à celle du **Cytisus Adami** (4) en 1825 par le jardinier français Adam.

---

(1) Lucien DANIEL, *La variation dans la greffe*, loc. cit., 5898.

(2) **PLINE**, *Histoire naturelle*, livre XVII, c. 22 et suiv

(3) *Advis du secret de greffer l'Oranger sur le Citronnier et le Citronnier sur l'Oranger et d'avoir par ce moyen un fruit en partie Orange et en partie Citron* (Trans. philos. de la Société royale de Londres, 1667; et Pietro **NATI**, *De malo citrota-aurantia Florentia, vulgo la Bizarria*, 1674.

(4) Voir vol, I, p. 114 des présentes *Eludes sur la greffe*.

Dans ces deux cas, il y avait une transmission très nette de caractères spécifiques de l'un h l'autre des deux parents et la netteté des faits concernant leur origine est indiscutable. Cependant l'on a jusqu'à ces dernières années cherché à embrouiller les choses, en niant, non leur existence puisqu'on les a multipliés par greffage, mais leur production par la greffe, et, sans la moindre preuve, on les a considérés, avec d'autres plus récents, comme des hybrides sexuels obtenus par hasard et greffés aussi par hasard à la place du type que l'on avait voulu propager (1) !

Périsse la vérité plutôt que d'accepter des faits en opposition formelle avec les conceptions dogmatiques de gens qui considéraient le greffage comme le seul agent capable de *fixer* les variations et non d'en *produire* de nouvelles !

Il n'y a pas très longtemps encore, *Strasburger* dont les travaux sont justement estimés, a prétendu qu'il conserverait des doutes *sur* la réalité des hybrides de greffe tant que l'on ne serait pas parvenu à les reproduire à volonté et cet argument singulier a été repris par divers naturalistes, sans se rendre compte qu'il est sans valeur.

Tout le monde sait qu'un jour la glycérine, qu'on connaissait seulement à l'état liquide, cristallisa par hasard. On peut aujourd'hui, par l'apport d'un cristal préexistant, la faire cristalliser de nouveau, mais on n'a jamais, pu, sans cet apport, obtenir cette cristallisation en partant de la glycérine liquide. Est-ce à dire, parce qu'on ne peut reproduire à volonté ce phénomène, que la glycérine cristallisée n'existe pas ? Pareil raisonnement serait absurde.

Nous verrons que les philosophes-naturalistes ont trop souvent, dans ces questions comme beaucoup d'autres, abusé de la métaphysique et subordonné l'expérience au raisonnement, à l'*hypothèse*, quand c'est le contraire qui convient h tout esprit scientifique.

Pour moi, je n'examine pas, comme certains l'ont fait, les *faits à la lumière d'une hypothèse*, mais cette *hypothèse à la lumière* des

---

(1) C'est là une *hypothèse* purement gratuite, comme l'a fait avec raison observer *Costantin* dans son beau livre sur *Le transformisme appliqué à l'Agriculture*, Paris, 1906, p. 243.

*laits*. Il ne faut pas confondre l'hypothèse avec une loi, sinon, au lieu d'être un instrument de travail, l'hypothèse devient une pierre d'achoppement et empêche tout progrès.

Aujourd'hui personne n'ose plus nier l'existence des hybrides de greffe. Elle a été définitivement démontrée par la découverte du *Pirocratægus Willei* (1) en 1896, du Néflier de Bronvaux (2) en 1898, du *Pyrocydonia Danieli* (3) en 1904, des Chimères de *Solanum* de Hans Winkler (4) en 1907, et d'Heuer (5) en 1910, des *Oxalis* d'Hildebrand (6) en 1908, du Néflier de Saujon (7) en 1909, des *Populus* d'Erwin Baur (8) en 1911, des *Amygdale persica* (9) en 1911 et 1913, du *Pyrocydonia Winkleri* (10) en 1913, du Néflier de Tomba (11) en 1915, des Oliviers hybrides de greffe du professeur La Marca (12) en 1918, du Rosier *Mistress Cutbush* (13) en 1919, enfin des *Solanum* de Jorgensen et Crane (14) en 1927.

Et l'on en trouvera d'autres, maintenant que l'attention a été appelée sur ces êtres singuliers, principalement par mes études

---

(1) WILLE, *Früchte und Blätter einer Pfropfbastarde von einer Weisdom veradellten Birne* (Biolog. Centr., 1896).

(2) Comptes rendus du Congrès horticole organisé par la Société nationale d'Horticulture de France, 1898.

(3) Luden DANIEL, *Sur un hybride de greffe entre Poirier et Cognassier* (Revue générale de Botanique, 1904).

(4) Hans WINKLER, *Solanum tubingense*, 1908.

(5) HEUER, *Pfropfbastarde*, Gartenflora, 1910.

(6) HILDEBRAND, *Ueber Versuche zur Bildung von Pfropfbastarden bei Oxalis crassicaulis* (Ber. d. deuts. bot. Ges., 1<sup>er</sup> janvier 1908).

(7) Lucien DANIEL, *Un nouvel hybride de greffe entre Aubépine et Néflier* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 15 février 1909).

(8) Congrès international de Génétique de Paris, 1911.

(9) GRIFFON, *Sur un singulier cas de variation par bourgeon chez le Pêcher* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1911); L. DANIEL et J. DELPON, *Sur un nouvel hybride de greffe entre Pêcher et Amandier* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1913).

(10) Lucien DANIEL, *Un nouvel hybride de greffe* (C. R. de l'Acad. des Sciences, t. 157, p. 995, 1913).

(11) Angelo MANARESI, *Un nuovo ibrido d'innesto*, Modena, 1915.

(12) F. LA MARCA, *Un nouvel hybride de greffe* (Revue bretonne de Botanique, 1918).

(13) Lucien DANIEL, *Le greffage, sa théorie et ses applications rationnelles*, p. 108, Paris, 1922.

(14) JØRGENSEN et CRANE. *Formation and morphology of Solanum Chimæras* (Journal of Genetics, vol. XVIII, n° 2, juin 1927).

sur la *Variation dans la greffe* et sur l'*Hybridation asexuelle* (1901).

## II. — Noms donnés aux hybrides de greffe.

Les Anciens n'avaient donné aucun nom spécial aux êtres obtenus ou supposés obtenus par eux et qui présentaient mélangés à des degrés divers des caractères des plantes greffées.

C'est depuis un siècle à peine que le nom *d'hybrides de greffe* leur fut donné par Alexis Braun (1) qui, après Gaertner (2), avait remarqué qu'il existe une sorte de parallélisme entre certains effets du greffage et ceux de l'hybridation sexuelle.

Il émit en même temps l'hypothèse que ces êtres provenaient de l'union de deux *cellules végétatives* appartenant à chaque parent, union qui s'effectuait au niveau du bourrelet. La genèse de l'hybride de greffe ne pouvait ainsi se confondre avec celle de l'hybride sexuel qui résulte du croisement de *deux cellules différenciées sexuellement*.

La question fut discutée au Congrès d'Amsterdam en 1865. Dans son Mémoire, Caspary (3) admit à la fois le terme d'hybride de greffe et l'hypothèse d'A. Braun. Darwin (4) et divers savants se sont aussi rangés à cette manière de voir.

Le terme d'hybride de greffe, Graft Hybrid, ou de *Propf-bastard*, a le grand mérite d'être bien choisi et très clair car il ne laisse prise à aucune ambiguïté. Il indique nettement l'origine supposée de ces êtres singuliers et ne permet pas de les confondre avec les hybridés sexuels dont l'origine est différente.

En 1901, considérant qu'il y a des passages entre les *symbiormorphoses* et les hybrides de greffe proprement dits, j'ai, tout en conservant ce dernier terme, groupé sous le nom *d'hybrides asexuels* ces deux types de variations pour montrer que leur for-

---

(1) A. BRAUN, *Auf Seite* <sup>viii</sup> *der Vorrede den Betrachtungen über die Erscheinung der Verjungung in der Natur*, 1850.

(2) GÄRTNER, *Vers. u. Beobacht. ü. die Bastardzeugung in Pflanzenreich*, 1849.

(3) CASPARY, *lieber Propfhybriden*, Amsterdam, 1865.

(4) DARWIN, *Origine des espèces*, loc. cit.

mation se fait en dehors des sexes, en dehors de tout croisement sexuel (1).

F. Baco (2), ayant réalisé par mes méthodes des améliorations remarquables chez quelques-uns de ses hybrides sexuels de Vigne, désigna ces formes améliorées sous le nom *d'hybrides sexuels asexuels* pour indiquer leur double origine.

Hans Winkler (3) ayant obtenu des hybride de greffe entre les *Solanum nigrum* et *S. Lycopersicum* dans lesquels les sommets végétatifs présentaient, soit la disposition *sectoriale*, soit la disposition *périclinale* des caractères parentaux, désigna ces êtres *nou-*

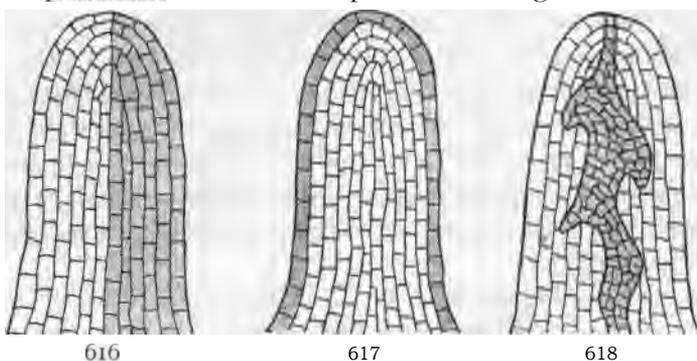


FIG. 616. Disposition *sectoriale*. — FIG. 617. Disposition *périclinale*.  
FIG. 618. *Hyperchimère* (d'après Swingle).

veaux et les anciens hybrides de greffe sous le nom de « *Chimères* (Chimären) D.

Ce terme ne peut être accepté pour plusieurs raisons. Il ne nous renseigne en rien sur l'origine possible de ces êtres singuliers, car il ne faut pas confondre la constatation d'une disposition avec l'origine de l'être qui la présente, origine nettement indiquée par le terme plus ancien d'hybride de greffe, mais non par le nouveau.

Les dispositions *sectoriale* (fig. 616), *périclinale* (fig. 617) ou celle des *hyperchimères* (fig. 618) qui, selon Hans Winkler, *caractérisent* ces êtres, se retrouvent chez les hybrides sexuels, par

(1) Lucien DANIEL, *Les variations spécifiques dans le greffage ou l'hybridation asexuelle* (Congrès de Lyon, 1901).

(2) F. BACO, *loc. cit.*

(3) Halls WINKLER, *loc. cit.*

exemple chez les *Pelargonium* panachés, et probablement aussi chez les vers à soie hybrides obtenus par Toyama (r) à la suite du croisement de deux races, l'une française, l'autre japonaise, etc. Donc une distinction ainsi établie est illusoire.

A ces dispositions, Jorgensen et Crane ont ajouté les dispositions *mériclinales* (fig. 619), dans lesquelles se trouve partiellement le revêtement d'un des parents (*c* et *d*). Il est possible que l'on trouve encore d'autres arrangements plus compliqués.

Il n'est pas inutile de rappeler ici que ces dispositions étaient connues depuis longtemps déjà, soit chez les hybrides de la greffe, soit chez les animaux pies.

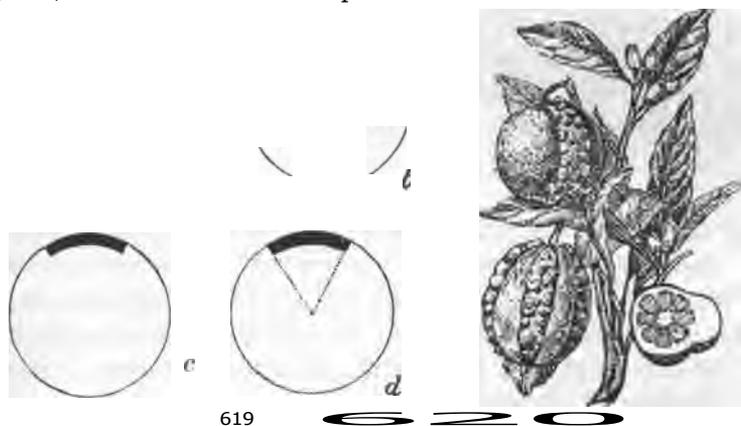


FIG. 619. *a*, disposition *périclynale*; *b*, disposition *sectoriale*; *c* et *d*, dispositions *mériclinales* (d'après Jorgensen et Crane). — FIG. 620. Orange *Bizarria*, d'après Riss() et Poiteau, tab, 52. Disposition *sectoriale* des fruits.

Selon Rabelais (2), Ptolémée, fils de Lagus, présenta aux *Egyptiens* « ung esclave bigarré tellement que de son corps l'une part estait noire, l'autre blanche; non comme feut cette femme sacrée à Vénus Indique, laquelle feut recongnüe du philosophe Tyanean entre le fleuve Hydaspes et le mont Caucase, mais en dimension perpendiculaire, chose non encore veüe en Egypte ».

Chez l'Orange *Bizarria*, la disposition *sectoriale* (fig. 620) a été indiquée par les Auteurs qui décrivent cet hybride de

(1) TOYAMA, *loc. cit.*

(2) RABELAIS, Pantagruel, prologue du 3e Livre.

greffe (i) et on l'a signalée bien des fois depuis chez les plantes panachées.

Quant à la disposition *périclinale* relevée par Hans Winkler chez quelques-unes de ses Chimères de *Solanum* et par Erwin Baur (2) chez le *Cytisus Adami*, je rappellerai encore ce qu'ont écrit à propos de l'Orange *Bisarris* RISSO et POITEAU (3) en 1818 et en 1837 (4), Prévost, pépiniériste à Rouen à propos du Cytise d'Adam.

« Ce phénomène, disait ce dernier observateur, diffère des variétés et hybrides ordinaires en ce que, dans ceux-ci, les caractères des deux espèces se *mélangent*, se *fusionnent* en un seul, tandis que, chez le Cytise d'Adam, les caractères spécifiques ne se confondent pas. Ils restent toujours purs, simulent deux ou trois plantes différentes qui vivraient *sous une écorce commune* et feraient éruption par un *œil* pour venir croître au grand jour ».

N'est-ce pas le cas de dire une fois *de plus* : « *Nil novi sub sole?* »

Il est en outre facile de montrer que le terme nouveau Chimère, employé par Hans Winkler et depuis par de nombreux auteurs récents pour désigner les hybrides de greffe, est mal choisi et ne peut être conservé parce qu'il correspond à une comparaison inexacte entre ceux-ci et les êtres fabuleux, Centaures, Griffons et Chimères de l'antiquité.

Chez le *Solanum tubingense* et autres êtres panachés longitudinalement, les deux espèces sont *accolées*, tandis que chez les Chimères, les Centaures et les Griffons elles sont *superposées*, ce qui est tout différent.

En effet, si l'on s'en rapporte à la description d'*Homère*, la Chimère vaincue par Bellérophon avait une tête de lion, un corps de chèvre et une queue de dragon. Les Chimères héraldiques (5)

---

(s) NATI. *loc. cit.*

(2) ERWIN BAUR, *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*, Berlin, 1911, etc.

(3) RISSO et POITEAU, *Histoire naturelle des Orangers*, p. 23, 1818.

(4) Bulletin de la Société d'Horticulture de Rouen, n° 5, 1837; voir aussi *Nouvelles observations sur le Cytise d'Adam, Cytisus Adami* POITEAU (Annales de la Société royale d'Horticulture d° Paris, t. XXII, p. 7, janvier 1838).

(5) JOUFFROY D'ESCHAVANNES, *Science du blason*, 1891, p. 167 et 170.

sont également formées de trois espèces superposées (fig. 621). Les Centaures (fig. 622) possédaient la partie supérieure d'un homme se continuant avec celle d'un cheval. Les Griffons (fig. 623) avaient une tête d'aigle surmontant un corps de lion.

Ces êtres fantastiques, superposés *transversalement*, ne correspondent ni au *Solanum tubingense*, ni aux plantes panachées *longitudinalement*. Le terme Chimère conviendrait mieux, pour ceux qui aiment les solutions nominales, pour désigner les hyper-



FIG. 621. Chimère héraldique, à tête de femme, corps de lion et queue de dragon. — FIG. 622. Centaure sagittaire héraldique — FIG. 623. Griffon héraldique, à tête d'aigle et à corps de lion.

**bioses** multiples ou **surgreffes** (fig. 146, p. 249, t. I) qui sont formées de trois espèces différentes superposées. Les Centaures et les Griffons correspondent logiquement aux greffes ordinaires, aux **olodibioses** (fig. 142, p. 245, t. 1) qui sont formées par la superposition de deux espèces (**hypobiote** et **épibiote**) et réalisent un individu unitaire (1).

Mais ces noms ne peuvent être employés rationnellement quand il s'agit de types *juxtaposés*, qui rappellent la disposition des **parabioses** simples (monstres doubles comme les frères Siamois) ou des **polyparabioses**.

S'il s'agit de la disposition **périclinale** (fig. 617), c'est pis

---

(1) Rappelons ici à titre documentaire que, au **début** de la reconstitution du vignoble français par greffage sur les Vignes américaines, cette opération fut faite dans le but d'obtenir une association *à tête française et à pied américain*, c'est-à-dire comparable à un Centaure ou à un Griffon. Le **surgreffage** de ces Vignes a été plus d'une fois pratiqué dans les Vignobles ou en arboriculture; cette symbiose est comparable à la chimère antique. On a cherché aussi, par l'hybridation sexuelle, à réaliser un hybride mosaïque à grands éléments, c'est-à-dire à tête française et à pied américain.

encore que pour la disposition *sectoriale*. L'être ainsi formé rappelle le loup couvert d'une peau de brebis, ce qui n'a aucun rapport avec les Chimères, Centaures ou Griffons.

Strasburger a désigné sous le nom d'*hyperchimères* (fig. 618), des hybrides de greffe correspondant à ces mélanges qu'on observe entre le parasite et l'hôte, entre l'algue et le champignon dans les Lichens, et dont les cellules des parents réagiraient les unes sur les autres. Le seul examen de la figure montre que, dans ce cas encore, le terme Chimère, correspondant à une disposition superposée transversalement ne saurait convenir davantage à ces formations. Les *hyperchimères*, s'il en existait, devraient être au moins formées par la superposition de quatre individus d'espèces différentes, en raisonnant d'après la description d'*Homère*, vu le sens du mot *hyper*.

Nous devons donc conserver le terme ancien d'hybride de greffe pour désigner les êtres produits, comme je l'ai supposé en 1904, par juxtaposition ou fusion de cellules végétatives. On peut les étudier à part, ou les grouper, comme je l'ai fait antérieurement, avec les *symbiomorphoses*, sous le nom d'hybrides *asexuels*, mais sans confondre les deux catégories qui, bien que passant de l'une à l'autre, diffèrent cependant par leur origine.

### III. — Méthode d'obtention des hybrides de greffe.

Les Anciens ont utilisé diverses méthodes dans le but de provoquer des formations bizarres et des variations extraordinaires chez les symbiotes. Ces procédés, bien qu'ayant été employés depuis sans succès par un grand nombre d'expérimentateurs, méritent d'être indiqués ici, car d'autres prétendent avoir obtenu, par les mêmes moyens, des variations importantes, telles que la panachure des raisins.

Parmi les procédés les plus en vogue dans l'antiquité figure l'accolement des symbiotes qui aboutit à la formation de *parasymbioses* plus ou moins durables, même entre plantes très éloignées en classification, comme la Tomate et le Chou jeune, la Morelle et le Topinambour, etc. (Voir chap. I, p. 241 et chap. III, p. 321).

C'est une variante de ce procédé, remontant à une époque très ancienne, qui s'est perpétuée chez les Arabes et qui serait, selon Lindley (1), pratiquée à Smyrne de temps immémorial. Il permettrait de grouper dans un même fruit trois espèces différentes chez les *Aurantiacées*, par exemple les *Citrus Limonum*, *C. aurantium* et *C. media*.

« On prend, dit cet auteur, trois graines de Citron, d'Oranger et de Cédrat que l'on coupe, la première sur les deux côtés et les deux autres sur un seul côté. On met la première au milieu et les deux autres sur les côtés de celle-ci. Ces trois graines sont ensuite liées ensemble avec une herbe mince et mises en terre ».

C'est en somme un greffage aboutissant à l'établissement d'une double *parabiose* entre les jeunes germinations. On a supposé que les Oranges à fruits composés de parties appartenant à des espèces différentes ont cette origine. Pour divers auteurs, l'Orange *Bisarrina* aurait été obtenue de la sorte.

De cette *parabiose* embryonnaire se rapproche l'établissement des *parabioses* entre jeunes scions que l'on faisait croître ensemble dans des tuyaux et qui, en grossissant, s'accolaient par compression. Cette méthode était très en honneur chez les Anciens. C'est à son aide qu'ont été obtenus les Châtaigniers du Mont Etna (fig. 1, p. g, t. I), bien qu'elle ait abouti plus d'une fois à une greffe des Charlatans (fig. 266, p. 387).

La méthode de Columelle (p. 26, t. I) est une variante du même procédé. Pour obtenir des raisins de goût différent et de couleurs variées ou panachées, il suffit de réunir dans un tuyau des branches appartenant à des Vignes de deux espèces.

Une autre variante a été indiquée par le bourguignon Clerc (1820), qui a placé un *épibiote* entaillé en biseau des deux côtés, sur deux sarments taillés aussi en biseau mais d'un seul côté et solidement attachés ensemble à ce point. Le greffage ainsi établi donne une *olopéribiose* (fig. 148, t. I).

Selon Joly (2), cette manière de greffer « produit un raisin

---

(1) LINDLEY, Gard. Chron., 1841, et *Theory and practice of horticulture*, 1<sup>re</sup> édit.; RENOARD, Gard. Chron., 1841, etc.

(2) JOLY, *Grefte qui produit un raisin curieux* (Revue viticole de la Franche-Comté, 1903).

curieux; chaque grain de la grappe a une partie blanche et une noire; le blanc et le noir sont coupés, séparés et non confus ».

D'après le docteur Sernagiotto (1), M. Immovili, en 1867, prit deux sarments, l'un de Muscat rouge, l'autre d'« il de chat », puis les fendait par le milieu du bourgeon et lia ensemble ces deux moitiés en les faisant coïncider.

De ce bourgeon composé sortit une pousse unique qui, l'année d'après, donna cinq grappes égales dont chaque grain était formé de deux moitiés; l'une, gauche, était rouge et l'autre, droite, était blanche. La saveur était musquée. Les deux hémisphères de chaque grain étaient séparés dans le sens vertical par un petit anneau de couleur rouille. L'année suivante, le sarment issu des deux bourgeons accolés donna une vingtaine de grappes identiques à celles de 1868 qui furent présentées à M. Pensa, ambassadeur d'Italie à Constantinople et firent son admiration.

L'hiver suivant, cette vigne gela. Depuis, M. Immovili a essayé plus d'une centaine de fois de reproduire ce résultat sans avoir jamais réussi.

Signalons encore ici le procédé d'écussonnage indiqué par Cavazza (2) et désigné par lui sous le nom d'« *Innesto pro gemmulare* ». Il consiste dans la conservation de la feuille chez l'épibioté, au-dessus de laquelle on insère le bourgeon. De cette façon, l'hypobioté peut influencer plus facilement l'épibioté qu'il nourrit de sa sève élaborée.

Je n'ai pas essayé ces procédés, mais il était bon de les indiquer car ils montrent bien nettement que, de temps immémorial, la question des méthodes susceptibles de provoquer la formation de bizarreries chez les symbiotes avait été envisagée et essayée de diverses façons. Comme le disait Pline : « Les hommes ont tout essayé. »

Celui qui cependant s'en rapporterait à cette phrase décourageante du naturaliste romain aurait tort, car aucun progrès ne

---

(1) R. SERNAGIOTTO, *Divagazioni sugli Ibridi d'innesto* (Antologia agraria italiana, Alba, 1900).

(2) L. E. CAVAZZA, *Sulle theorie dell'Ibridazione e dell'Innesto* (Alba, 1908, p. 18-19).

serait désormais possible dans cette branche de l'activité humaine. Il n'en est heureusement pas ainsi.

Dès le début de mes recherches, j'avais été frappé de la rareté des hybrides de greffe et des variations spécifiques chez les plantes greffées dans les conditions habituelles de la pratique. J'avais remarqué que l'on supprime toujours avec soin les plusses réparatrices qu'émet l'*hypobioté* dans sa lutte pour l'existence parce qu'on y voit une concurrence nuisible à la vigueur de l'*épibioté*. Les jardiniers suppriment avec plus de soin encore toute pousse qui présente des caractères anormaux, car ils cherchent avant tout le maintien du type pur.

Pour cette raison, je me dis que l'on aurait plus de chance d'obtenir des variations en laissant ces pousses réparatrices se développer au niveau du bourrelet (i) ou en en favorisant la sortie, tout en ne leur permettant pas de tuer l'*épibioté*. C'était facile par une taille raisonnée de ces pousses de les maintenir dans un juste équilibre et d'assurer ainsi le développement régulier des deux associés.

A ce procédé de greffage, j'ai donné le nom de greffage mixte en 1897 (2), et depuis, le nom d'*hémidibiose* quand il s'agit seulement de deux espèces greffées entre elles (voir chap. III, Classification des symbioses, p. 246). Dès cette époque, je demandai à tous les greffeurs qu'intéresse la production de variétés nouvelles de conserver quelques pousses de remplacement chez les *hypobiotes*, de les surveiller avec soin pour voir si elles ne s'écartaient pas des types greffés au point de former des nouveautés intéressantes, utiles à conserver et à propager.

La découverte (1898) du Néflier de Bronvaux (3) apparu au niveau du bourrelet à la façon de l'Orange *Bizarria* et du *Cylisus Adami*, confirmant mes déductions, je cherchai alors à provoquer systématiquement la formation de rameaux réparateurs au niveau du bourrelet en employant la décapitation de l'*épibioté*.

Cette méthode me fut suggérée par l'étude anatomique du

---

(i) Lucien DANIEL, *la variation dans la greffe*, loc. cit., p. 163.

(a) Lucien DANIEL, *La greffe mixte* (C. K. de l'Acad. des Sciences, 1897).

(3) Voir Comptes rendus du Congrès de la Société nationale d'Horticulture de France, 1898.

bourrelet chez les greffes herbacées ou ligneuses (1). Je remarquai alors qu'il se formait dans les tissus cicatriciels (callus ou autres méristèmes) des îlots de **précambium**. De ces îlots, les uns **donnaient** des racines réparatrices; d'autres, des bourgeons réparateurs qui se développaient ou restaient latents; enfin d'autres restaient à l'état de **précambium** prêt à se développer en pousses de remplacement ou formaient des nodosités (broussins de greffe).

La décapitation du greffon pouvait faire évoluer ces formations comme elle le fait après le sectionnement (voir t. 1, p. 227). C'est un procédé classique, utilisé depuis longtemps par les horticulteurs. C'est par le sectionnement d'un Rosier mousseux en partie gelé que **Lorek** obtint un hybride de greffe entre le **Centifolia hypobioté** et la rose moussue **épibioté** (2), sans avoir cherché systématiquement cette variation.

Mais il ne peut être employé sans discernement, car toutes les plantes n'ont pas les mêmes facultés de régénération et la même vitalité. Il y en a qui, comme certains Cytises, le **Gleditschia triacanthos**, etc., qui repoussent difficilement après décapitation. Celles-ci demandent à être sectionnées au-dessus d'un ou de plusieurs bourgeons d'appel. D'autres sont moins exigeantes et peuvent être sectionnées près du bourrelet de la greffe.

Au Congrès de l'hybridation de la Vigne, à Lyon (1901), j'engageai les viticulteurs à utiliser le procédé de la décapitation chez leurs Vignes greffées en vue d'obtenir des hybrides **asexuels**.

A cette époque déjà lointaine, j'envisageais non seulement la décapitation en général comme la pratiquent les **jardiniers** (ravalement ou recépage) mais aussi le sectionnement au niveau du bourrelet lui-même, les greffages en écusson et tous les greffages à l'état herbacé, comme particulièrement propres à l'obtention des hybrides **asexuels**.

La preuve en est fournie par les documents suivants concernant les Vignes greffées et qui n'ont pas *été* écrits pour les besoins de la cause :

---

(1) Lucien DANIEL, *Recherches anatomiques sur les greffes herbacées et ligneuses* (Bull. de la Soc. scient. et médicale de l'Ouest, 1896)

(2) Voir CASPARY, *loc. cit.*

Desmoulins et Villard (*Revue des Hybrides*, nov. 1903) ont remarqué qu'un écusson de 28-112 **Couderc** placé sur Pinot fin de Bourgogne avait, en se développant, pris absolument le gaufage de la feuille du Pinot. « Cela n'a rien de surprenant, disent-ils, si l'on considère qu'on s'est placé dans les meilleures conditions de variations étudiées par M. Daniel au Congrès de Lyon ».

**Saint-Pé** (*Revue du Vignoble*, 1912) a obtenu une variation importante chez une Vigne française greffée sur *Vitis ri paria* et il l'a décrite comme *un cas à la Daniel* de reproduction asexuelle par bourgeonnement sur le greffon aux abords de la soudure ».

G. **Vieules** (*Le Télégramme*, Toulouse, 1903), à propos du Congrès de Lyon et de l'hybridation asexuelle, a écrit :

« L'on cite des faits bien réels. Le 28-112 **Couderc** est dû à la *décapitation d'une greffe au point de soudure*. Le Brugnon est le produit d'un bourgeon anormal venu au point de soudure d'une pêche blanche greffée sur un prunier de Damas. Bref, c'est l'hybridation asexuelle sur laquelle M. Daniel a bâti une théorie dont voici le procédé pratique. A deux ou trois centimètres au-dessus de la soudure de la greffe, faites une ligature avec du fil de fer ou de la bonne ficelle. Lorsque la sève aura formé un bourrelet, avec un petit canif faites des incisions pour provoquer un bourgeonnement. Si celui-ci se produit, ne gardez qu'un rejet (choisi parmi ceux qui auront exceptionnellement varié). S'il est gros et vigoureux, décapitez votre greffe et montez l'arbre ou **l'arbuste** sur cette tête ou multipliez-le par bouturage. Vous aurez un *bigarré*, bon ou mauvais, mais *curieux*, comme l'a dit M. de **Mala fosse** dans la chronique agricole de *l'Express du Midi* du 6 juillet dernier.

La méthode fut essayée par M. **Ravaz** (i). Les lignes suivantes, que je reproduis intégralement, ne laissent aucun doute sur la priorité. A propos de l' « *influence de la greffe sur le développement des rameaux nés près de la soudure* », il dit :

« Les modifications dans la structure entraînent-elles des **modifications** correspondantes dans le développement des rameaux qui

---

(i) **RAVAZ**. *Les effets de la greffe* (C. R. du Congrès international d'Agriculture de Rome, p. 82, 1903; idem, *in* Progrès agricole de Montpellier et *in* Bull. de la Soc. bot. de France, 1903.

prennent naissance sur les tissus voisins de la soudure? Les cas du Néflier de **Bronvaux**, du *Cytisus Adami*, semblent montrer que ces modifications sont possibles. Mais le Néflier de **Bronvaux** est greffé depuis longtemps et l'on ne sait peut-être pas son histoire. Quant à celle du *Cytisus Adami*, elle est très controversée.

« La Vigne, jusqu'ici, ne nous a fourni aucun exemple semblable aux deux précédents et pourtant les rejets sont fréquents près de la soudure sur le sujet et le greffon.

» J'ai voulu en produire un grand nombre. A cet effet, à deux reprises, en 1897 et en 1902 (1), j'ai décapité, à *i centimètres au-dessus de la soudure*, environ 300 Vignes greffées depuis 5 à 25 ans. Au printemps, les rameaux sont nés sur la partie restante du greffon et sur le sujet à une distance plus ou moins grande de la soudure. Mais tous jusqu'ici ont présenté les caractères du greffon ou les caractères du sujet; aucun d'eux n'a montré trace de mélange ou d'hybridation. Si donc le Néflier de **Bronvaux** et le *Cytisus Adami* sont ce que l'on croit, ils constituent des exceptions ».

Sur mes conseils, en 1901, un vieux praticien rennais, le frère Henri, qui suivait alors mes cours à la Faculté des Sciences, utilisa la décapitation des branches et d'une grande partie de l'axe principal de vieux Poiriers de Beurré William's qu'il avait, 50 ans avant, greffés sur Cognassier. Sur ces arbres ainsi mutilés apparurent de nombreux bourgeons adventifs dont beaucoup en se développant, donnèrent naissance à des monstruosité diverses (2).

D'autres pousses que le frère Henri n'avaient pas remarquées, s'étaient montrées sur le bourrelet même de la greffe. Au nombre de cinq, deux étaient du Cognassier pur; les trois autres étaient intermédiaires comme caractères entre le Poirier et le Cognassier. Ce sont elles, qui furent multipliées par greffage, et décrites par moi en 1904 sous le nom de Poirier-Cognassier hybride de

---

(1) Remarquer la coïncidence de ces essais effectués en 1897 et en 1902 après la publication de mes procédés. La priorité de mes méthodes n'est pas douteuse, bien que par leur emploi elles n'aient donné aucun résultat positif à M. Ravaz chez la Vigne.

(2) Lucien DANIEL, *Théorie des capacités fonctionnelles*, p. 71. Ce procédé est souvent utilisé, depuis La *Quintinye*, pour remettre les arbres fruitiers à bois neuf, c'est-à-dire pour les restaurer.

**greffe** (1). J'en envoyai plus tard des rameaux à Hans Winkler qui donna à cette variété nouvelle le nom de *Pirocydonia Danieli* (2).

Il ne faut pas oublier que *cet hybride de greffe est le premier qui ait été obtenu expérimentalement* et aussi qu'il l'a été par mon procédé de décapitation de l'épibioté, conformément à mes indications de 1897 (greffage mixte), de 1898 (*Variation dans la greffe*, *loc. cit.*, p. 163), et de 1901 (Congrès de Lyon). J'ai pu, en 1913, réobtenir sensiblement le même type par la décapitation à quelques centimètres du bourrelet de vieux Poiriers de la même variété également greffés sur Cognassier.

En 1907, Hans Winkler s'est servi du procédé de décapitation au niveau du bourrelet (3).

Au lieu de sectionner l'épibioté à sa base au-dessus d'un bourgeon, il effectua la décapitation sur le bourrelet lui-même dans des greffes de *Solanum*. Si l'on peut avec succès se servir de ce procédé chez ces plantes qui donnent avec une grande facilité des pousses réparatrices, il n'en est pas de même pour les autres, car dans ce cas la partie restante du greffon meurt rapidement ou, si elle se maintient, elle ne produit aucun bourgeon de remplacement. C'est pour cette raison, que j'avais délaissé cette variante, à tort cependant puisqu'elle réussit dans des cas particuliers, chez les *Solanum* par exemple.

Pour faire avec des chances de succès, la décapitation, au niveau du bourrelet, la plupart de ces espèces qui donnent difficilement des rameaux réparateurs, il faudrait utiliser le procédé de greffage en fente avec un bourgeon inséré dans la fente pour les plantes à feuilles alternes ou avec deux bourgeons pour les plantes à feuilles opposées (fig. 1, planche XXIX). De cette façon le bourgeonnement réparateur serait plus assuré après la section de la région de soudure, surtout en en laissant un bourgeon d'appel le plus près possible du sommet de l'hypobioté.

Quelles que soient les espèces de végétaux greffés et leur

---

(1) Lucien DANIEL, *loc. cit.*; 1904.

(2) *In litteris*.

(3) Hans WINKLER, *ZOG. dt.*, 1907.

faculté de réparation ou leur vitalité, il ne faudrait pas croire qu'à la suite de la décapitation près et au-dessus du bourrelet ou au niveau du bourrelet lui-même, on obtiendra sûrement des hybrides de greffe. On aura simplement, comme je l'ai fait remarquer dès 1901 (1), des chances d'en obtenir. Hans Winkler n'a pas dit autre chose. Il ne faut pas oublier que ces êtres sont toujours de *rares exceptions* et qu'aujourd'hui, comme par le passé, on ne connaît aucun moyen de les produire à volonté. Il en sera toujours ainsi tant qu'on ne connaîtra pas leur genèse exacte.

Enfin, il faut encore remarquer que tous les hybrides de greffe ne prennent pas naissance au niveau du bourrelet et qu'il y en a qui apparaissent à des distances plus ou moins grandes de la région d'union, soit chez l'épibioté (*Amygdalopersica Delponi* et Oliviers de La Marca), soit chez l'hypobioté (*Pirocydonia Winkleri*).

Si la décapitation au niveau du bourrelet n'empêche pas la production de ceux-ci, elle supprime radicalement la possibilité d'en voir apparaître chez l'épibioté. Pour qu'ils puissent se former sur celui-ci, il faut qu'on lui laisse un volume suffisant au lieu de le réduire à sa plus simple expression, comme cela se fait dans mon procédé de décapitation près du bourrelet ou surtout dans la variante de ce procédé qu'a utilisée Hans Winkler (sectionnement du bourrelet lui-même).

#### IV. — Origine et structure des hybrides de greffe.

La première hypothèse relative à la structure des hybrides de greffe fut formulée par Pietro Nati (2), professeur à l'Université de Pise, quand il considéra les fruits de la célèbre Orange *Bizarria* comme résultant d'un *mélange* ou d'une *combinaison* des deux espèces. Ce sont les termes mêmes dont il se servit.

L'hypothèse de l'union de deux cellules végétatives appartenant l'une à l'épibioté, l'autre à l'hypobioté, union s'effectuant au niveau du bourrelet dans les tissus cicatriciels de soudure, fut,

---

(1) Voir les conclusions de mon ouvrage sur *La variation spécifique dans le greffage ou hybridation asexuelle* (Congrès de Lyon, 1901)

(2) Pietri NATI, *loc. cit.*

comme nous l'avons déjà vu, formulée pour la première fois en 1850 par Alexis Braun (1). De cette union accidentelle résultait la formation d'un bourgeon mixte qui, en se développant par la suite, donnait naissance à l'hybride de greffe, lequel présentait à la fois des caractères des deux parents comme cela se produit chez les hybrides sexuels.

Cette hypothèse fut adoptée ensuite par Caspary (2), Darwin (3), Armand Gautier (4), Strasburger et par la plupart des naturalistes qui n'ont pas systématiquement nié l'existence de ces êtres singuliers. C'est elle qui, pour le moment du moins, semble encore la meilleure explication qu'on puisse donner de leur formation dans l'état actuel de la science.

Tout en l'acceptant, Strasburger (5) a essayé de préciser davantage. Il a supposé qu'au point d'origine de l'hybride de greffe deux cellules, non différenciées sexuellement et appartenant séparément à chaque associé, se soudaient puis s'ouvraient l'une dans l'autre par résorption des membranes primitivement accolées. Leurs contenus s'unissaient pour former un bourgeon hybride de greffe avec le concours de cellules voisines non conjuguées appartenant à l'un et à l'autre symbiote.

Il pensait même que deux cellules légèrement blessées lors de l'opération pouvaient mélanger directement leurs contenus sans résorption préalable de leurs membranes. Il est impossible qu'un tel phénomène puisse se produire. Je me suis assuré, en étudiant les débuts de la soudure chez les végétaux herbacés greffés et la marche de la cicatrisation en commun, que toute cellule entamée par le greffeur perd rapidement son contenu et meurt au contact de l'air. Pour la maintenir vivante, il faudrait prendre des pré-

---

(1) A. BRAUN, *IOC. cit.*

(2) CASPARY, *loc. cit.*

(3) DARWIN, *loc. cit.*

(4) Dr Armand GAI TIER, *Sur le mécanisme de la variation des êtres vivants, 1886; Les mécanismes moléculaires de la variation des races et des espèces* (C. R. du Congrès international de l'hybridation de la Vigne, Lyon, 1901). — A. Gautier a indiqué la *coalescence des plasmas cellulaire et nucléaire* comme l'origine de la variabilité des races et des espèces.

(5) STRASBURGER, *Die Kontroversen der indirekten Keimtheilung* (1884); *Neue Untersuchungen über die Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung*, Iéna, 1884, etc.

cautions spéciales qu'on ne prend jamais dans la pratique pour les greffes herbacées que l'on fait au moment de la vie active. S'il s'agit de plantes ligneuses greffées au repos de la végétation, la mort des cellules bordant la plaie est la règle générale. Dans le cas des *Pirocratægus*, des *Pirocydonia*, des *Cratægomespilus*, des *Solanum* hybrides de greffe, etc., personne n'a pris de précautions spéciales pour assurer le maintien de la vitalité des cellules blessées. Cela n'a pas empêché la formation de ces hybrides de greffe et enlève toute valeur à cette conception particulière de *Strasburger*, d'ailleurs complètement abandonnée aujourd'hui.

Celui-ci a également invoqué le passage de substances morphogènes entre les symbiotes. Il explique la production de *symbiomorphoses* particulières (hybrides *asexuels pro parte* de L. Daniel, variations spécifiques de *Vöchting*, et de L. Daniel), dont bon nombre étaient connues depuis longtemps sous le nom *d'Influence réciproque entre le sujet et le greffon*. Mais il ne permet pas de comprendre les hybrides de greffe véritables qui ont une autre origine.

En ce qui me concerne, j'ai adopté à la fois l'hypothèse de *Strasburger* relative au passage de substances morphogènes pour expliquer certaines *symbiomorphoses* exposées dans le sous-chapitre III et l'hypothèse d'Alexis Braun pour les hybrides de greffe proprement dits.

J'ai supposé aussi que lors de la soudure des deux cellules végétatives, deux phénomènes pouvaient se produire simultanément ou séparément (r) :

1° L'un consistait dans la fusion de deux cellules à la façon de ce qui se passe pour la fécondation de certaines Algues Conjuguées;

2° L'autre dans une juxtaposition de cellules, suivies d'une juxtaposition de tissus comme chez certains *hybrides* sexuels mosaïques et chez les plantes panachées.

---

(t) Lucien DANIEL, *Sur un hybride de greffe entre Poirier et Cognassier* (Revue générale de Botanique, t. XVI, p. 5 à 9, 1904]. Cette hypothèse pré-cise, et complète celle de Nati à propos de la structure sectoriale de l'Orange *Bizarria* (1644) et de Prévost (1837! à propos de la structure périclinale du *Cytisus Adami*.

Cela était comparable au mélange ou à la combinaison en chimie. En 1904, j'écrivais, à propos du *Pirocydonia Danieli*, ces lignes qui ne laissent place à aucune ambiguïté.

« La *juxtaposition* ou la *fusion* de caractères que l'on observe simultanément dans la morphologie externe se retrouvent aussi dans la morphologie interne ainsi que le démontre bien nettement l'examen microscopique des feuilles. A côté de caractères *juxtaposés* comme la nature des épidermes (forme et accidents de la surface), la nature de la nervure (forme, structure), on observe des caractères *fusionnés* comme la nature du parenchyme lacuneux par exemple. u

Je considérais donc l'hybridation asexuelle comme comprenant trois catégories :

1° Les hybrides *asexuels* provenant de réactions spécifiques, entre les symbiotes correspondant aux *symbiomorphoses* (*pro parte*);

2° Les hybrides de greffe à caractères parentaux juxtaposés;

3° Les hybrides de greffe à caractères parentaux fusionnés.

Ce n'est pas sans étonnement que j'ai vu attribuer cette classification logique à Hans Winkler (1), ainsi que la découverte de faits ou d'applications que j'avais indiquées avant lui.

En étudiant plus loin les divers hybrides de greffe actuellement connus, nous trouverons de nouveaux exemples très nets de ces trois catégories, auxquelles on peut en ajouter d'autres qui rappellent la transmission des caractères parentaux chez les hybrides sexuels, en particulier le *renforcement* de certains caractères comme chez le *Pirocydonia Winkleri*.

Au début de mes recherches, sur les hybrides de greffe et sur leur origine possible, j'avais considéré seulement leur apparition sur le bourrelet. Cependant des faits curieux, rapportés par le Docteur *Rodigas* (2) et Bureau (3) ont montré qu'il existe, chez

(1) Charles F. SWINGLE, *Graft hybrids in plants* (*Journal of heredity*, Washington, XVIII, Feb. 1927).

(2) Un écusson de *Crataegus* sur *Sorbus aucuparia* donna une pousse normale et, à 18 cm. au-dessous de l'écusson sur l'hypobote, un bourgeon de *Crataegus* apparut par la suite. Le tout mourut de bonne heure.

(3) BUREAU, Bull. de la Soc. bot. de France, p. 372, 1869.

les végétaux greffés comme chez les plantes autonomes, des *croissances* par entraînement. A la suite de celles-ci il n'y a rien d'étrange à ce que des hybrides de greffe apparaissent, soit sur l'épibioté (*Amygdalopersica*), soit sur l'hypobioté (*Pirocydonia Winkleri*).

Dans ces cas le bourgeon hybride de greffe peut avoir été entraîné après s'être formé au niveau du bourrelet ou bien provenir de l'entraînement de méristèmes de l'hypobioté qui auraient produit l'hybride de greffe en s'associant à ceux de l'épibioté au voisinage du point de sortie sur celui-ci (1).

Il ne suffit évidemment pas de formuler des hypothèses pour en démontrer le bien-fondé; il faut les *vérifier* expérimentalement. Si l'action de deux cellules végétatives ou somatiques existe à l'origine de la formation de l'hybride de greffe, il faut chercher à l'observer à l'aide de coupes anatomiques en séries.

La démonstration serait indiscutable si l'on observait par exemple la fusion des deux cellules appartenant à l'un et à l'autre parent, si des phénomènes comparables à ceux de la fécondation sexuelle venaient à se produire et pouvaient se déceler.

J'ai fait remarquer bien des fois que pour observer des faits de ce genre il faudrait un hasard presque miraculeux : c'est chercher une aiguille dans une charretée de foin; en admettant que le phénomène se produise, qui pourrait prévoir sur quel exemplaire de greffes il se produira, et à quel moment il apparaîtra, par exemple s'il *sagit* de plantes vivaces, dont la vie est longue comme chez les végétaux ligneux ?

Quand il s'agit d'hybrides de greffe résultant de croissances par entraînement, une pareille recherche serait encore plus décevante.

Un moyen permettant de distinguer les hybrides de greffe produits par fusion et les hybrides sexuels a été formulé par Weismann (2), en 1892. Si les hybrides de greffe ont vraiment pour origine la fusion de deux cellules végétatives appartenant

---

(1) L'existence des croissances par entraînement n'est plus contestée aujourd'hui.

(2) WEISMANN, *Essais sur l'hérédité et la sélection naturelle*, traduction de Varigny, Paris, 1892.

séparément à l'épibiote et à l'hypobiote, cette fusion n'a pu, comme dans le croisement sexuel, être précédée d'une division réductrice du nombre des chromosomes.

Par conséquent l'hybride de greffe, dans le cas où les parents ont des nombres de chromosomes différents  $n$  et  $n'$ , au lieu de présenter un nombre diploïde de chromosomes  $n + n'$  doit en posséder un nombre tétraploïde, c'est-à-dire  $2n + 2n'$ .

C'était là, selon lui, le procédé certain permettant de voir si les êtres connus jusqu'alors sous le nom d'hybrides de greffe n'étaient pas plutôt des hybrides sexuels.

Il faut remarquer que cette conception reste en dehors de mon hypothèse de la juxtaposition des cellules des parents. Par rapport à la fusion, elle n'était pas à l'abri de la critique. Haacke (1) a fait remarquer avec raison que le procédé indiqué par Weismann est illusoire, car il pouvait y avoir eu élimination de chromosomes avant la fusion des cellules.

De plus, le phénomène de réduction pouvait s'être produit même après la fusion des cellules par un phénomène d'autorégulation, comme cela s'est passé chez les Pois traités par Némec (2) à l'hydrate de chloral, qui ont des cellules à chromosomes tétraploïdes devenant brusquement diploïdes. Des autorégulations inverses ont été observées : des individus parthénogénétiques du type haploïde ont passé brusquement au type diploïde.

Dans les formes géantes, il est fréquent de trouver des noyaux tétraploïdes. Chez les plantes cultivées présentant de nombreuses variétés hybrides, comme par exemple les Iris, Simonet (3) a récemment rencontré des types triploïdes, tétraploïdes, hypotriploïdes, hypotétraploïdes, hypertétraploïdes et hyperpentaploïdes.

Matsuda (4) a observé des noyaux anormaux chez des *Petunia*

---

(1) HAACKE, *Gestaltung und Vererbung*, Leipzig, 1895.

(2) NÉMEC, *Ueber die Einwirkung des Chlorhydrates auf die Kern und Zellteilung* (*Jahrb. für Wiss. Bot.*, 1904).

(3) SIMONET, *Nouvelles recherches sur le nombre de chromosomes chez les hybrides d'Iris* (*C. R. Ac. Sc.*, 1929).

(4) MATSUDA, *On the origin of big pollen grains with an abnormal number chromosomes*, 1928.

*violacea*, avec des grains petits, d'autres géants avec des grains intermédiaires.

Des irrégularités au cours de la *cinèse* aboutissent à la formation de noyaux diploïdes ou *polyploïdes*.

Ces faits montrent bien que le dernier mot n'est pas dit sur cette question du nombre des chromosomes, sur sa fixité et sur les conséquences qu'on en a tirées.

En 1907, *Strasburger* (1) étudia le *Cytisus Adami* en se plaçant au point de vue de Weismann. Ayant trouvé, chez les cellules somatiques de cette plante, des noyaux à 48 chromosomes et, chez les cellules germinatives, des noyaux à 24 chromosomes comme chez les deux parents, le *Cytisus purpureus* et la *Cytisus Laburnum*, il conclut que cette plante anormale était un hybride sexuel, formé exceptionnellement, car jamais le croisement sexuel des deux parents n'a jusqu'ici pu être réalisé. L'impossibilité du croisement et le fait que le Cytise d'Adam est fertile par l'étamine et stérile par l'ovule, ce qui ne s'est jamais vu chez aucun hybride sexuel, sont en opposition formelle avec la conclusion de *Strasburger*.

La même étude a été faite par *Hans Winkler* (2) chez les *Solanum* hybrides de greffe qu'il a désignés sous le nom de Chimères, terme impropre, ainsi que nous l'avons vu.

Le *Solanum nigrum* ou Morelle noire, l'un des parents, possède 72 chromosomes dans ses cellules végétatives et 36 dans ses cellules sexuelles. Le *Solanum Lycopersicum* en a 24 dans ses cellules végétatives et 12 dans ses cellules sexuelles. Si la fusion des cellules végétatives s'était produite, le *Solanum tubingense* aurait dû présenter 96 chromosomes dans ses cellules somatiques et 48 dans ses cellules sexuelles. Or ce n'était pas le cas : les cellules somatiques présentaient tantôt 72 chromosomes, tantôt 24. Elles étaient donc pure Morelle ou pure Tomate.

Une telle dualité de cellules n'existant pas chez les hybrides sexuels selon *Hans Winkler*, on pouvait facilement distinguer

---

(1) STRASBURGER, *Typische und allotypische Kernteilung* (Jahrb. für Wiss. Bot., 1907).

(2) dans WINKLER, *Solanum tubingense*, 1907, etc.

désormais ceux-ci et les hybrides de greffe qui la présentent. Or, et Hans Winkler l'a reconnu plus tard lui-même, cette dualité des cellules existe chez des végétaux qui sont **incontestablement** des hybrides sexuels au sens le plus large du mot, comme chez certaines plantes panachées. Il est probable aussi qu'elle devait se rencontrer chez les Vers à soie de Toyama (1).

Ce caractère n'a donc nullement la valeur que lui ont attribuée Weismann, **Strasburger**, Hans Winkler et quelques autres naturalistes.

Un autre fait, auquel on n'a pas accordé l'importance qu'il mérite, a été observé par Hans Winkler chez l'un de ses hybrides de greffe, le *Solanum Darwinianum*. Cette plante avait 41 chromosomes dans ses cellules végétatives sous-épidermiques. Pour expliquer ce fait, deux hypothèses sont plausibles.

Ou il s'agit d'une forme géante tétraploïde de la Tomate (2) et l'on s'expliquerait alors le chiffre de 41 chromosomes du *Solanum Darwinianum*, qui est voisin de  $24 + 24 = 48$ , ou bien il s'agirait d'une fusion de cellules somatiques des deux parents Tomate et Morelle qui aurait *été* accompagnée d'une réduction, car 41 se rapproche aussi de <sup>96</sup> . 48 chromosomes, chiffre qui correspondrait à ce phénomène caractéristique de la fusion sexuelle.

Toutefois le manque de concordance absolue entre les chiffres 41 et 48, s'il ne permet pas de reconnaître laquelle des deux hypothèses est la bonne, montre aussi que le *Solanum Darwinianum* avait une structure qui demandait une explication particulière. Malheureusement cette intéressante plante est morte pendant la guerre de 1914 et n'a pu être reproduite depuis, de sorte qu'elle reste une énigme, à moins que l'on ne veuille bien admettre, comme je l'ai supposé déjà, que l'hybridation par greffe n'est pas obligatoirement régie par les mêmes lois que l'hybridation sexuelle.

Récemment, Jorgensen et Crane ont obtenu divers hybrides de greffe de *Solanum* à la façon de Hans **Winkler** et ils ont

---

(1) **TOYAMA**, *Journal of Agriculture*, Tokio, 1900.

(2) On sait que beaucoup de formes géantes ont un nombre tétraploïde de chromosomes.

recherché le nombre des chromosomes chez les formes ainsi produites.

Le résultat le plus remarquable de cette étude au point de vue envisagé ici, c'est la constatation de la présence de 48 chromosomes dans le sommet végétatif des racines de l'hybride de greffe *Solanum Lycopersicum-guineense*, dans la partie centrale correspondait à la Tomate.

Ils ont conclu que, puisque toutes les Tomates cultivées ont dans leur racine un nombre diploïde (24) de chromosomes, le phénomène de doublement amenant le type tétraploïde 48 s'est fait au niveau du bourrelet dans les méristèmes du callus. Voici, textuellement, le texte de leur mémoire :

« Cytological examination of the root tips show that the tomato core of this chimära has about 48 chromosomes instead of the normal diploïde of the tomato. Since all the tomato plants used in the experiments were normal diploïds we must conclude that doubling of the chromosome number took place in the meristematic callus tissue formed on the cut surface of the cross-grafted plants » (r).

Les expériences de Hans Winkler ont suscité d'autres recherches cytologiques. Buder (2) a admis (1911) que le Cytise d'Adam possède un épiderme de *Cytisus pupitreur* et que le reste de la plante est du *Cytisus Laburnum*. Or, j'ai observé en 1929 sur cet hybride de greffe des pétales formés de deux parties correspondant, l'une à une moitié de pétale de *Cytisus purpureus*, l'autre à une moitié de pétale de *Cytisus Laburnum* (planche XXXI bis en couleurs). Ce fait nouveau infirme les conclusions de Strasburger, de Buder et de Baur relativement à la structure essentiellement périclinal du Cytise d'Adam, puisque ces pétales sont à disposition sectoriale et nettement juxtaposés.

Au même point de vue, les *Cratægomespilus* (Néflier de Bronvaux) ont été étudiés (1914-1915) par E. Baur (3) et par Meyer (4). Le *Cratægomespilus Dardari*, selon eux, a deux

---

(1) JØRGENSEN and CRANE, *loc. cit.*, P. 269.

(2) BUDER, *Studien an Laburnum Adami*, 1910 et 1911.

(3) Erwin BAUR, *loc. cit.*

(4) MEYER, *Die Cratægomespill von Biennaux* (Zeit. Induk. Abs., u. Ver., 1915).

couches externes de cellules appartenant au parent *Mespilus*; le *Cratægomespilus Asnièresi* n'a qu'une seule couche externe du même parent. Le reste de ces deux formes est formé par des parties intermédiaires à des degrés divers entre les deux parents. E. Baur a considéré pour cette raison ces hybrides de greffe comme des Chimères *périclinales*.

J'ai montré (1) que la structure des sépales et des fruits chez les Néfliers de Bronvaux et de Saujon ne correspond pas à la disposition *périclinale* mais bien à un mélange de parties, distribuées en mosaïque, dont les unes sont celles des deux parents purs et les autres des parties intermédiaires à des degrés divers entre ceux-ci ou des formes nouvelles.

Non seulement l'anatomie montre ces caractères intermédiaires mais on peut aussi relever leur mélange par l'étude de la morphologie externe des fruits chez les *Cratægomespilus Dardari*, *C. Asnièresi*, *C. Bruni*, *C. Bonnierii* et *C. Bruni*.

Chez le *Cratægomespilus Asnièresi* que je cultive depuis 1898 dans mon jardin et qui forme aujourd'hui un arbre de grande taille particulièrement florifère et fructifère, je constate tous les ans la présence de fruits dont les uns ont entièrement l'épiderme du fruit du Néflier, d'autres qui ont des parties revêtues d'un épiderme de nèfle et aussi des parties qui possèdent l'épiderme lisse et rouge du *Cratægus*. Les parties brunes et les parties rouges de ces fruits passent insensiblement des unes aux autres, de chaque côté et ne sont pas séparées en secteurs tranchés comme chez l'Orange *Bizarria*.

Au contraire, chez les *Cratægomespilus Bruni*, j'ai, en présence d'une Commission de contrôle réunie à cet effet, récolté un fruit à forme voisine du fruit du *Cratægus*, lequel avait  $\frac{4}{5}$  de nèfle à épiderme brun roux et l'autre  $\frac{1}{5}$  à épiderme rouge, nettement séparés, par conséquent présentant la disposition *sectoriale*.

Sur le *Cratægomespilus Batesoni*, ainsi que je le montrerai plus loin, on peut relever l'apparition de *caractères nouveaux* (2) tels

---

(1) Lucien DANIEL, *L'hybridation asexuelle*, loc. cit.

(2) Ces combinaisons, étrangères aux deux parents, que j'ai signalées dès le début de mes recherches sur la greffe (hybridation asexuelle, 1901, en particulier) ont été depuis désignées sous le nom de *bourdons* par Hans Winkler.

que la croissance définie de l'axe principal des branches, le groupement des fruits en ombelle, etc. De même, la persistance de l'état pleureur chez les retours du Néflier de *Saujon* qu'il s'agisse du *C. Bonnierii* ou du *C. Bruni* est un phénomène du même ordre et j'en pourrais citer d'autres. Ces acquisitions nouvelles ne peuvent se comprendre avec les structures *périclimale* ou *sectoriale*. Elles sont aussi en opposition formelle avec l'hypothèse de *Johannsen* (1) relative à la non-modification du génotype par le genre de vie.

La méthode *microbiologique* (2) que j'avais employée (1902) pour les Haricots élevés en solutions nutritives pour l'étude des variations des résistances à la chlorose et aux pucerons et qu'avait utilisée aussi Charles Laurent pour rechercher les changements des résistances chez les moûts de raisins et les vins des Vignes greffées (t. III, p. X71) a été employée depuis, sous une autre forme, par divers biologistes, en vue de vérifier les hypothèses de Hans Winkler. Je ne puis mieux faire que de reproduire ici intégralement le travail remarquable de M<sup>lle</sup> Maurizio (3), fait au Laboratoire du professeur Fischer, à Berne, qui met au point la question de la réceptivité chez les hybrides de greffe (*Crataegomespilus* de Bronvaux et *Pirocydonia*) :

u Diverses discussions, dit-elle, viennent à nouveau d'avoir lieu à propos de la formation et de la structure des *Crataegomespilus* et des *Pirocydonia* et les travaux de F.-C. Weiss (4) et d'Haberlandt (5) ont fortement mis en doute leur caractère de Chimère.

---

(1) JOHANNSEN, *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*, Iéna, 1913, p. 620.

(2) A l'aide de cette même méthode, RICHMOND (*Legume inoculation as influenced by stock and scion*, Bot. Gaz., 1926) a pu montrer les réactions différentes des Bactéries spéciales du Haricot de Lima (*Phaseolus lunatus*) et du Haricot ordinaire (*P. vulgaris*) greffés réciproquement l'un sur l'autre et l'influence exercée par ces greffages sur les descendants des épibiotes ou des hypobiotes. Ces résultats montrent, contrairement à l'opinion de Guignard précitée, que les deux symbiotes *F. lunatus* et *P. vulgaris* ne conservent pas leur chimisme propre.

(3) Anna Maria MAURIZIO, *Zur Biologie und Systematik der Pomaceen bewohnenden Podospiren, mit Berücksichtigung der Frage der Empfänglichkeit der Pomaceenpropfbastarde für parasitische Pilze* (Centralb. für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, Band 72, p. 129, 1927).

(4) F. E. WEISS, *On the Leaf-tissues of the Graft Hybrids* (Mem. and Proc. Manchester Soc., 1926).

(5) HABERLANDT, *Lieber den Blattbau der Crataegomespili* (Sitz. d. Preuss. Akad. Wiss., 1926).

Weiss et **Haberlandt** ont découvert que les tissus des *Crataegomespilus* présentent de nombreuses formations intermédiaires entre les tissus correspondants des plantes parentes et qui ne peuvent pas s'expliquer par la théorie des Chimères **périclinales** (1) de Baur et de John Meyer.

» C'est pour cette raison que les deux savants penchent, comme Daniel (Cs. *Revue générale de Botanique*, 1914-1915) que les *Crataegomespilus* de Bronvaux sont des bourdons (2), au sens de Winkler. Il était dès lors intéressant d'examiner la façon de se comporter des deux bâtards de greffe en présence de champignons parasites et d'apporter éventuellement une contribution à la question de leur structure.

» Déjà Ed. Fischer (3) et G. Sahli (4) ont étudié la réceptivité des *Crataegomespilus* pour les Champignons parasites en utilisant comme agent d'infection les *Gymnosporangium confusum* et *clavariæforme*. Les deux espèces attaquent l'une des formes parentes (*Crataegus*) tandis que l'autre (*Mespilus*) est complètement immunisée par rapport au *Gymnosporangium clavariæforme* et n'est que faiblement et rarement atteinte par le *Gymnosporangium confusum*.

n Les essais d'infection montrèrent que le *Crataegomespilus Asnieresii* était attaqué par les deux *Gymnosporangium* tandis que le *C. Dardari* était immunisé contre le *G. clavariæforme* et attaqué par le *G. confusum* au bout d'un certain temps (Sahli, p. 297).

» Le comportement des deux hybrides de greffe fut attribué par Sahli, d'après la théorie des Chimères **périclinales** qui était encore admise pour les *Crataegomespilus*, à une action de défense de l'épiderme du *Mespilus* faiblement ou pas du tout réceptif. Dans les cas en question, la **basidiospore** infectante devait percer

---

(1) *Lot. cil.* C'est théorie de Hans Winkler qu'il faudrait dire.

(2) Terme nouveau, n'existant pas dans la langue allemande, donné par Hans Winkler à des combinaisons nouvelles de caractères parentaux chez un hybride de greffe?

(3) E. FISCHER, *Beitrage zur Biologie der Uredineen* (Mycol. Centralbl., 19/2).

(4) G. SAHLI, *Die Empfänglichkeit von Pomaceenbastarden, Chimären und intermediären Formen für Gymnosporangien* (Centralbl. für Bakt., 1916).

de part en part une couche de cellules peu ou pas du tout réceptive pour atteindre la partie réceptive.

» Mais mes essais d'infection avec la *Podospheria oxyacanthæ*, f. sp. *Cratægi*, donnèrent des résultats différents. Bien que les deux parents soient sensibles au Champignon, quatre *Cratægomespilus Asnièresi* furent immunisés; des deux *C. Dardari*, l'un fut immunisé et l'autre ne montra qu'une faible infection (pas sûrement même).

» Cette immunité des *Cratægomespilus*, qu'il faudrait toutefois contrôler par de nombreux essais, ne peut pas s'expliquer par la théorie des Chimères *périclinales* de Baur et Meyer. Selon cette théorie, les deux parents étant atteints, les *Cratægomespilus* devraient, eux aussi, être sensibles au champignon. Une explication par la théorie des bourdons est plus plausible. D'après cette théorie, l'immunité des hybrides de greffe indiquerait une sorte de combinaison nouvelle, étrangère aux deux parents. Les attributs de ces nouvelles formations sont décrits par Daniel (*Rev. gén. de Bot.*, t. 26-27, p. 44, 1914-1915) pour la structure du fruit et des sépales du *Cratægomespilus* de Saujon (1) et par Haberlandt (2) pour les tissus de soutien du pétiole de la feuille du Néflier de Bronvaux. La théorie des bourdons (3) fait apparaître les résultats des essais d'Ed. Fischer et de G. Sahli sous un jour nouveau. C'est ainsi qu'on peut caractériser le comportement des *Cratægomespilus* comme intermédiaire entre les deux parents, et en l'occurrence nous aurions affaire à une nouvelle formation intermédiaire

---

(1) *Loc. cit.*

(2) *Loc. cit.*

(3) Ceux qui ont suivi mes publications, ou qui voudront bien les consulter, verront que j'ai, bien avant H. Winkler, signalé ces productions plus ou moins intermédiaires chez divers hybrides de greffe. Dans mon ouvrage sur *la Variation dans la greffe* (*Ann. des Sc. nat., Bot.*, 1898, p. 149), je signalais, chez le Néflier de Bronvaux, des « caractères tout à fait intermédiaires » entre l'Épine blanche et le Néflier D. Je montrais aussi qu'un rameau de *Cratægus normal* donnait à son extrémité une pousse *intermédiaire* entre l'Épine et le Néflier. J'ai montré, en 1904, l'existence d'hybrides de greffe *nettement* intermédiaires entre les parents, non seulement par rapport à la morphologie externe, mais aussi quant à la structure des feuilles (voir Lucien DANIEL, *Sur un hybride de greffe entre Poirier et Cognassier* (*Revue générale de Botanique*, t. XVI, 1904, p. 5) ; *La question phylloxérique*, loc. cit., p. 302, 1909.

des hybrides de greffe qui correspondrait aux nombreuses formations morphologiques intermédiaires décrites par **Haberlandt**.

» Si l'on admet que les *Cratægomespilus* sont des bourdons, alors disparaît la difficulté à laquelle devraient se heurter les spores infectantes en faisant un trou dans une couche de cellules non réceptives. Il n'en demeure pas moins surprenant que les *Cratægomespilus* ne se comportent pas parallèlement en présence de Champignons différents (*Gymnosporangium* et *Podosphera*).

» En dehors des *Cratægomespilus*, j'avais fait des essais sur des *Pirocydonia*. Daniel apporte déjà dans son travail (*Revue bretonne de Botanique*, 1924, p. <sup>29</sup> à 31) (1) quelques observations sur le comportement des *Pirocydonia* en présence du *Gymnosporangium Sabinae*. 11 rapporte que *VÆcidium cancellatum* forme sur le *Pirocydonia Danieli* des taches rouges mais pas d'œcidies, Par contre rien n'apparaît sur le *Pirocydonia Winkleri*.

DJ'ai procédé à deux essais d'infection des *Pirocydonia* et du *Pires communis* avec le *Gymnosporangium Sabinae* et ai obtenu des résultats identiques. Comme on le sait, le *Cydonia vulgaris* est neutre en présence du *Gymnosporangium Sabinae*, aussi ne l'ai-je pas compris dans mes essais.

» Les résultats furent les suivants :

TYPES	Résultat de l'essai d'infection	Apparition des pycnides au bout de	Présence d'œcidies
<i>Pirus communis</i> .....	2/2	10 à 11 jours, abondantes	4/11 abondantes
<i>Pirocydonia Danieli</i> ...	2/3	16 à 17 jours, —	Aucune
<i>Pirocydonia Winkleri</i>	1/2	15 jours, quelques-unes	Aucune

» Lors de ces essais, les pycnides apparurent sur le *Pirocydonia Danieli* sous forme de tumescences jaunes des feuilles, comme de petits points jaune clair, tandis que sur le *Pirocydonia Winkleri*, il ne se forma que quelques grosses pycnides rougeâtres (au bout

(1) J'ai signalé le fait ici indiqué par <sup>Mlle</sup> Maurizio en 1914-1915 (Voir *L'Hybridation asexuelle*, Revue générale de Botanique, p. 49) ; de même en 1923, au Congrès d'Amsterdam, dans ma communication sur *Les Hybrides de greffe*, p. 8, à propos du *Pirocydonia Danieli*.

de 4 à 6 semaines). 11 n'y eut pas d'œcidies, ni sur le *P. Danieli*, ni sur le *P. Winkleri*. Les *Pirocydonia* montrent par conséquent un comportement intermédiaire entre les deux parents : le *P. Danieli* fut attaqué plus violemment; le *P. Winkleri* plus faiblement.

» Dans les essais faits avec le *Poëosphera oxycantha*, f. sp. *Cydonia*, les deux *Pirocydonia* se comportèrent de façon analogue. Là, les deux parents sont sensibles au champignon, mais le *Cydonia* l'est plus que le *Pirus*. Chez les hybrides de greffe, le *Pirocydonia Winkleri* fut tellement atteint qu'il mourut. Pas une feuille ne resta saine; l'attaque fut plus forte que sur le *Cydonia vulgaris*. Le *Pirocydonia Danieli* présenta une infection moyenne, c'est-à-dire un comportement intermédiaire.

» Jusqu'à présent on ne sait rien de la structure de la feuille des *Pirocydonia* (1). Daniel range le *Pirocydonia Danieli* parmi les « hybrides de greffe intermédiaires » et le *Pirocydonia Danieli* comme unique représentant des hybrides de greffe renforcées ».

Ces recherches de M<sup>lle</sup> Maurizio montrent que les *Cratægomespilus* et les *Pirocydonia* n'ont nullement la structure périclinale indiquée par Hans Winkler, et ne peuvent se ranger dans la même catégorie que les *Solanum* hybrides de greffe obtenus par B. Winkler, Heuer, Jorgensen et Crane.

D'après ces derniers expérimentateurs, le nombre des couches extérieures appartenant à l'un des parents ne présente pas la fixité qu'on leur a attribuée jusqu'ici chez les Chimères de *Solanum* quand on les multiplie par greffage. La symbiose provoque chez eux des réarrangements somatiques.

D'autre part, Noack (2) a étudié le développement de la feuille des *Pelargonium* et montré que l'hypothèse périclinale ne tient pas chez ces plantes. Bateson (3) a rapporté également trois cas

(1) J'ai donné cette structure de la feuille pour le *Pirocydonia Danieli* (loc. cit.) en 1904 et en 1915 pour le *Pirocydonia Winkleri* (l'hybridation asexuelle, loc. cit.).

(2) NOACK, *Entwicklungsmechanische Studien an Panachierten Pelargonium* (Jahr. Wiss. Bot., 1922); *Vererbungsversuche mit Buntblättrigen Pelargonien* (Verh. Phys. Med. Ges., Würzburg, 1924).

(3) BATESON, *Note on the nature of plant chimeras*, 1924.

de **variégation** ou panachure chez d'autres *Pelargonium* dans lesquels il en est de même.

Ces faits, pour **Noack**, jettent un doute sur les théories des Chimères **périclinales**, autour desquelles on a fait grand bruit et montrent que le dernier mot n'est pas dit sur cette question.

Quant à l'hypothèse de la coalescence nucléaire et protoplasmique formulée par le Docteur Armand Gautier, elle a reçu un commencement de vérification tant par la structure du *Solanum Darwinianum* et du *Pirocydonia Danieli*, si nettement **intermédiaire** entre ses deux **parents**, que par les expériences de **Burgeff** (1) sur les *Phycomycètes* et celles de **Jørgensen** et Crane (2).

Après avoir coupé un **mycèle**  $\pm$  portant un sporange, **Burgeff** mit sur la section un organe semblable appartenant à un **mycèle**. Par une pression appropriée, il réussit à faire passer un peu de protoplasma de l'un dans l'autre. Les **mycèles** ainsi régénérés se montrèrent neutres.

Cette expérience montre nettement la possibilité de la coalescence plasmatique et nucléaire, l'un des modes de l'hybridation asexuelle (3).

**Les** recherches sur la disposition des cellules colorées ou non, ou bien colorées de façon différente (*Variegation, plantes panachées*), font voir qu'il y a une certaine corrélation entre la **variégation** et l'hybridation par greffe. Le fait que certaines panachures se transmettent par greffage montre que ces derniers phénomènes que j'ai classés comme des **symbiomorphoses** pourraient tout aussi bien rentrer dans les hybrides de greffe. Ce sont des formes de passage entre ces deux catégories de variations par greffe. Nous en trouverons d'autres à propos des Rosiers mousseux dont la genèse a été longuement décrite par **Caspary** (4), et que nous étudierons dans les pages suivantes.

---

(1) **BURGEFF**, *Ueber Sexualität Variabilität, und Vererbung bei Phycomycetes nitens* (Berich. d. bot. Gesellsch., 1912).

(2) **JØRGENSEN** et **CRANE**, *loc. cit.*

(3) L'autre mode est, comme je l'ai montré en 1904, la *juxtaposition cellulaire*.

(4) Voir **Lucien DANIEL**, *Nouvelles observations sur les hybrides de greffe et l'hérédité chez les plantes greffées* (Revue bretonne de **Botanique**, 1924; et *Les hybrides de greffe* (C. R. du Congrès d'Amsterdam, 1923).