

V. — Classification et description des principaux hybrides de greffe actuellement connus.

Dans l'état actuel de la Science, du fait que l'hybridation par greffe présente un certain parallélisme avec l'hybridation sexuelle, il est nécessaire de rappeler ici ce que l'on connaît sur la transmission des caractères parentaux chez les hybrides sexuels et la classification correspondante de ceux-ci (1).

Les hybrides sexuels, au point de vue de la transmission des caractères parentaux, sont classés par les naturalistes en six catégories (Voir p. 238, t. I de cet ouvrage) :

1° Les hybrides *unilatéraux*, qui ressemblent exclusivement à l'un des parents;

2° Les hybrides *alternants*, chez lesquels on trouve tantôt des individus ressemblant au premier parent et d'autres ressemblant au second parent ;

3° Les hybrides *intermédiaires*, qui présentent à des degrés divers les caractères fusionnés des deux parents;

4° Les hybrides *hétérogènes*, dans lesquels il y a des individus du type paternel, d'autres du type maternel et d'autres intermédiaires entre les deux parents;

5° Les hybrides *renforcés*, qui possèdent certains caractères renforcés de l'un ou l'autre parent;

6° Enfin, les hybrides *mosaïques*, qui sont formés par des caractères juxtaposés appartenant au père et à la mère. Deux variantes peuvent se rencontrer : ou bien les caractères du père et de la mère sont seuls à figurer dans la symbiose ou bien celui-ci possède à la fois des caractères du père et de la mère juxtaposés concurremment avec des caractères fusionnés des deux parents. La mosaïque peut être à grands ou à petits éléments.

(1) Voir, à ce sujet, les pages 336 et suivantes de mon grand ouvrage sur *La Question phylloxérique*, loc. cit. La classification des hybrides sexuels et des hybrides de greffe y est traitée dans le fascicule II, 1908-1909. Cette date a son importance par rapport aux questions de priorité, trop souvent négligées par certains auteurs, en France comme à l'étranger.

Ces six catégories se retrouvent-elles chez les hybrides de greffe ? J'ai montré (t) qu'on ne peut distinguer les hybrides de greffe unilatéraux, alternants et hétérogènes que par l'étude de leur descendance et que, si ces sortes d'êtres existent, leur rareté est telle qu'ils sont difficiles à reconnaître.

Mais c'est tout différent pour les trois autres catégories d'hybrides de greffe, mosaïques, intermédiaires ou renforcés. Aussi les ai-je classés en trois groupes distincts renfermant un nombre variable d'exemples. Le plus nombreux est l'hybride de greffe mosaïque. Les deux autres ne renferment actuellement que très peu de représentants; ce sont le *Pirocrategus Willei* et le *Pirocydonia Danieli*, tous deux hybrides de greffe intermédiaires, et le *Pirocydonia Winkleri*, seul type connu jusqu'ici d'hybride de greffe renforcé.

A. — *Hybrides de greffe mosaïques*. — Les hybrides mosaïques comprennent deux catégories : ceux qui sont nés au niveau du bourrelet de la greffe et ceux qui sont nés à une distance plus ou moins grande du point d'union des symbiotes, à la suite d'une croissance par entraînement sur certains points de l'épibiote. On ne connaît pas jusqu'ici d'hybrides mosaïques de greffe par entraînement de tissus ayant apparu sur l'hypobiote. Il est possible que des observations plus attentives, faites sur une plus grande échelle, permettent d'en trouver par la suite.

1. — *Hybrides mosaïques de greffe nés sur le bourrelet :*

a) **AURANTIACÉES**. — Le seul hybride de greffe mosaïque actuellement connu est l'Orange *Bizarria* (fig. 620).

Il y a peu de plantes qui aient suscité autant de discussions que cette forme, quant à son origine (2). « Le premier auteur, selon **Caspary** (3), qui nous ait donné des observations détaillées,

(i) Lucien DANIEL, *La question phylloxérique*, fascicule II, 1909, p. 347 et suivantes.

(2) Voir page 82 (*Etudes sur la greffe, Historique*, vol. I), l'objection **relative** à la possibilité d'un croisement sexuel à une époque où aucune précaution n'était prise pour empêcher celui-ci.

(3) **CASPARY**, *loc. cit.* (Congrès d'Amsterdam, 1865, p. 67).

exactes pour l'époque, la concernant est Pietro Nati, professeur de *Pharmacognosie* à l'Université de Pise en 1674.

» Cette année-là, il publia à Florence un livre devenu maintenant tout ce qu'il y a de plus rare. Le livre est si rare que Pritzel (*Thesaurus*, 207) n'en a vu un exemplaire que dans la bibliothèque de Jussieu qui, à la mort de celui-ci, fut acheté par la Bibliothèque royale de Berlin où je l'ai consulté.

» Dans cet ouvrage, Nati donne la description d'un Oranger qui avait poussé vers 1640 dans le jardin Torre degl'Agli, propriété de la famille noble des Panciatici, à Florence, et présentait tant pour le feuillage que pour les fruits, sans ordre, çà et là, une triple espèce :

» 1° L'Orange amère (*Citrus Bigaradia* Risso). Nati appelle la plante *Aurantia*, le fruit *Aurantium*;

» 2° Le Cédratier ou Citronnier (*Citrus medica* Risso). Nati appelle la plante *Limonia citrata* et le fruit *Limon citratum*;

» 3° Un mélange ou combinaison (i) des deux, de toutes les façons possibles, de la plante *Limonia citrata-aurantia* de Nati et du fruit du *Limonia citratum-aurantium*. Dans sa description du fruit, Nati raconte que l'on y rencontre deux formes :

» 1° Il y a des fruits qui, à la manière des fruits d'hybrides montrent parfois une *fusion* si complète des deux espèces qu'aucune de leurs parties ne présente une espèce à l'état pur, mais que partout c'est un mélange on ne peut plus profond;

» 2° L'arbre de Nati donnait des fruits présentant un *mélange* presque mécanique des deux espèces. Quelques carpelles absolument identiques à ceux du *Citrus Bigaradia* et d'autres absolument identiques à ceux du *Citrus medica* existaient dans le même fruit. Les fruits hybrides ne donnent pas de graines et la *Bizarria* ne peut se multiplier que par greffe ».

Comme on le voit par cette description, l'Orange *Bizarria* est le premier cas authentique connu d'hybride de greffe, mais aussi

(i) Rappelons que c'est à Nati que revient le mérite d'avoir émis l'hypothèse du *mélange* ou de la *combinaison* des caractères parentaux chez l'hybride de greffe, par conséquent de la *juxtaposition* ou de la *fusion*. Rendons à César ce qui appartient à César au lieu de faire table rase du passé, comme trop de gens l'ont fait sur ces questions et sur beaucoup d'autres.

de disposition **sectoriale** et de disjonction des caractères parentaux chez ces êtres singuliers.

a Quant à l'origine de cette plante étonnante, le jardinier qui l'observa le premier, d'après **Nati**, aurait obtenu cet arbre sans aucune greffe d'autres espèces, sans tour de force de semence, sans aucun croisement habilement pratiqué, mais comme une production naturelle toute spontanée (p. 17). Toutefois **Nati** est d'avis que l'arbre provient du greffage du Cédration sur l'Orange amère, entraînant un mélange de la nature des deux espèces et ayant donné une pousse hybride au niveau du bourrelet, là où se serait produit un mélange des deux sèves. Peut-être aussi le bourgeon de base du Cédration encastré dans la tige de l'Oranger avait-il seul poussé à la suite de la dessiccation de la partie supérieure du porte-greffe, en restant boudeur pendant un certain temps.

» **Nati** repousse sans donner d'explications deux théories souvent reprises : 1° celle de la formation de la *Bizarria* à la suite du semis de deux graines de Citron et d'Oranger puis de la greffe en approche des tiges de jeunes plantules (*tenerrimis caudicibus arcte insitionis lege colligentis*) ; 2° celle d'une **parabiose** entre deux tiges qui se souderaient en mélangeant leurs caractères », comme dans le procédé décrit par Columelle qui donne des raisins panachés.

Depuis Pietro **Nati**, ce curieux hybride de greffe a été décrit par divers auteurs, en particulier par **Risso** et **Poiteau** qui en ont donné une belle figure en couleurs (1).

Selon eux, l'Oranger appelé *Bizarrie* offre, dans un seul et même individu, des portions pures et sans mélanges de trois ou quatre espèces fort distinctes l'une de l'autre. On voit dans cet arbre des branches couvertes de feuilles, de fleurs et de fruits de Cédration, changer brusquement de nature et produire des feuilles, des fleurs et des fruits de Bigaradier, ou se couvrir alternativement de ces différentes productions. Souvent un fruit est cédrat d'un côté et bigarade ou orange de l'autre côté: on en voit même qui

(s) **Risso** et **POITEAU**, *Histoire naturelle des Orangers*, Paris, 1818, p. 23.

sont divisés en quatre portions alternativement de bigarade et de cédrat. Il semble que, dans ce végétal, les éléments de trois ou quatre espèces *circulent sous la même écorce* (I), sans se mélanger, et que chacune d'elles se fait jour où elle peut ; car toutes n'apparaissent pas à des distances ni à des époques déterminées ».

Plus loin, dans le même ouvrage, p. 107, ils considèrent cet Oranger comme « l'arbre le plus curieux et le plus singulier du règne végétal. Son origine, d'abord couverte du voile du charlatanisme, est restée mystérieuse pendant une trentaine d'années; mais enfin Pierre Nato, médecin de Florence, parvint à savoir comment ce véritable Protée avait été obtenu et en fit l'objet d'une dissertation publiée à Florence en 1674.

« Selon Pierre Nato, cet Oranger connu généralement aujourd'hui sous le nom de Bizarrerie, est un arbre provenu de graines et manqué à la greffe. Ses singuliers caractères ont été remarqués en 1644 par un jardinier de Florence qui, ayant oublié ou négligé de le greffer selon l'usage, s'aperçut que les branches qui avaient repoussé sur le sauvageon produisait les fruits extraordinaires que nous décrirons plus bas. Le jardinier, surpris et enchanté, fit ou laissa croire que ce phénomène était dû à son industrie; il le multiplia par greffe et en fit un grand débit qui augmenta sa fortune et sa réputation ».

Après un long exposé au sujet d'autres Bizarreries *incerta sedis*, les deux auteurs donnent d'autres renseignements intéressants sur l'appareil végétatif de cet hybride de greffe.

« La tige de la Bizarrerie parvient à la hauteur de 6 à 7 mètres : ses rameaux sont diffus, irréguliers, nus ou garnis de petites épines, les uns d'un beau jaune violet en naissant, les autres anguleux et d'un vert tendre.

» Les feuilles sont **pour** la plupart longues, étroites, aiguës, dentelées, quelquefois recroquevillées et *ayant l'un de ses demi-diamètres plus étroit que l'autre*, rarement panachées; tantôt elles affectent la forme et la couleur des feuilles de Cédratier, tantôt

(†) C'est l'hypothèse de la structure *périclinale* qu'a reprise Prévost pour le Cytise d'Adam.

elles ressemblent aux feuilles ordinaires du Bigaradier ; leur pétiole, ordinairement long, est nu ou plus ou moins ailé (i).

» La floraison de cet arbre est bisannuelle : quelquefois toutes ses fleurs sont blanches et produisent des bigarades et des oranges douces; plus souvent il porte aussi des fleurs plus grandes et d'un blanc terne qui produisent des fruits mélangés; enfin il offre encore des fleurs lavées de rouge en dehors qui donnent naissance à des cédrats.

» On peut donc recueillir, sur la Bizarrerie, des oranges douces, des bigarades couronnées, simples ou mélangées de cédrats et des cédrats simples qui ont ordinairement beaucoup de rapports avec celui de Florence. Assez souvent le cédrat n'affecte que l'écorce de la bigarade, quelquefois il pénètre jusqu'à son axe; on voit même des fruits qui ont quatre parties de bigarade et quatre parties de cédrat disposées en croix; alors ces sortes de fruits sont le plus souvent allongés ou coniques. Enfin un arbre, après avoir donné pendant un temps des fruits mélangés, finit assez souvent par n'en plus produire que de simples ». Le goût des fruits, l'odeur des fleurs étaient très variables.

L'Orange *Bizarria* est donc, selon ces Auteurs, « aussi inconstant que bizarre dans ses productions ». C'est là un fait important qui se retrouve tant chez certaines symbiomorphoses que chez divers hybrides de greffe et chez quelques descendants de plantes greffées, ainsi que nous le verrons plus loin.

L'analyse du livre de *Nati* par Caspary montre que Risso et Poiteau, en attribuant au jardinier de Florence la production de la *Bizarria* par une greffe de sa façon et à Pietro Nati, la négation du fait, se sont trompés (2), puisque ce savant l'a admis dans

(i) Ces formes rappellent celles que j'ai figurées en 1906 chez les Poiriers greffés et reproduites à la page 918 de cet ouvrage, ainsi que les dispositions des feuilles chez les *Crataegomespilus* (L. DANIEL, *Nouvelles observations sur les hybrides de greffe*, 1924, pl. XII, XIII et XV). Elles montrent l'existence d'une dualité morphologique et physiologique, d'un antagonisme persistant entre les deux symbiotes ainsi que chez les hybrides de greffe. Le dualité des formes de feuilles chez les hybrides de *Solanum* est aussi la confirmation des observations anciennes relatives à l'Orange *Bizarria*.

(2) Voir aussi *Nouvelles observations sur le Cytise d'Adam* (Ann. de la Soc. d'Hort. de Paris, janvier 1928, pp. 5-9). « Le jardinier qui, le premier d'après Poiteau, a remarqué la *Bizarria*, a dit que cette singularité était le produit

son ouvrage. Il semblerait d'ailleurs que l'on se soit acharné à étouffer la vérité sur un point gênant pour les conceptions philosophiques d'alors.

Etant donné ce que l'on sait **aujourd'hui** sur les caractères des *Crata omeaspilus* et autres hybrides de greffe mosaïques, l'Orange Bizarria est sûrement le premier hybride de greffe mosaïque connu.

b) ROSACÉES. — C'est dans la famille des Rosacées que l'on a trouvé le plus grand nombre d'hybrides de greffe mosaïques nés sur le bourrelet. Les uns forment une mosaïque à grands éléments composée exclusivement des caractères juxtaposés des deux parents; les autres comprennent une juxtaposition des deux parents purs ou modifiés mélangés à des combinaisons variables de caractères fusionnés de ceux-ci.

a. Rosier Mistress Cutbush. -- Le plus simple de tous les hybrides de greffe mosaïques à grands éléments est certes le Rosier Mistress **Cutbush** écussonné sur **Eglantier** qui me fut envoyé en 1919 par son obtenteur, M. **Bigault-Pigné**, horticulteur à **Doué-la-Fontaine** (Maine-et-Loire).

Sur un *Rosa canina* de semis, à aiguillons crochus et acérés (2, fig. 624) fut placé, au collet, un écusson de Climbing M^r W. **Cutbush** (4, fig. 624) à aiguillons droits. Après le premier pincement de **l'épibioté**, effectué à 5 centimètres de sa base, il se développa à son sommet pincé deux rameaux purs de **M^r Cutbush** et un peu plus bas un rameau très vigoureux **d'Eglantier** qui eût fait vite périr l'écusson à lui soudé, congénitalement pour ainsi dire, s'il n'avait été maintenu et affaibli par des pincements répétés.

Sur la greffe se voyait une région A B C D, longue de 3 à 4 centimètres, formée par l'union de **l'épibioté** et de **l'hypobioté**

d'une greffe de sa façon; mais le savant qui a publié cette découverte a dit que la *Bizarria* s'était développée sur un Oranger manqué à la greffe. On a cru le savant bien entendu et le dire du jardinier a passé pour du charlatanisme : c'est dans l'ordre. »

Ce qui ressort de ces documents **bibliographiques**, c'est qu'il ne faut pas s'en rapporter aux analyses des travaux qu'on cite mais *les lire en entier*. Que d'erreurs seraient évitées si l'on agissait de cette façon et aussi que de soi-disant découvertes resteraient pour compte aux plagiaires!

qui s'étaient séparés après le pincement du rameau mixte en conservant leurs caractères spécifiques (G et S, fig. 624).

Depuis cette époque, j'ai décapité à plusieurs reprises les symbiotes soudés en me rapprochant de plus en plus du bourrelet.

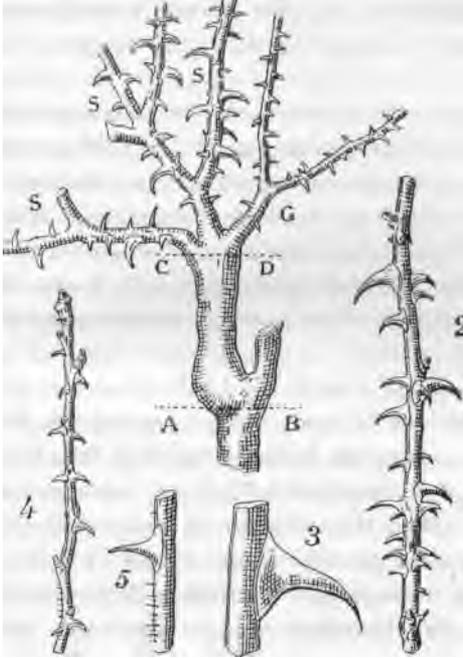


FIG. 624. — 1, Rosier Mrs Cutbush écussonné sur Eglantier : AB, niveau de l'écusson ; CD, séparation de l'épibioté G et de l'hypobioté S. 2, rameau de l'Eglantier. 3, aiguillon crochu de celui-ci. 4, rameau de l'épibioté Mrs Cutbush. 5, aiguillon droit de celui-ci.

J'ai toujours obtenu des pousses de remplacement appartenant à chaque variété pure. Finalement, j'ai pratiqué la section dans la partie supérieure du bourrelet; seul l'hypobioté a fourni des rameaux réparateurs; l'épibioté est mort sans bourgeonner, bien que dans les écussons de Rosier, les tissus cicatriciels renferment des îlots de méristème parfois nombreux comme je l'ai décrit et figuré en 1896 (1).

(1) Lucien DANIEL, *Recherches anatomiques sur les greffes herbacées et ligneuses*, loc. cit., pl. II, et *études sur la greffe* (fig. 457 et 458, p. 597)•

Ainsi l'hybride de greffe par juxtaposition n'existait que sur une longueur de 3 ou 4 centimètres. Il est très intéressant de constater cette **courte-croissance** commune et cet entraînement simultané de deux bourgeons de variétés différentes. Les deux phénomènes présentent la plus grande analogie avec ceux que l'on observe chez les tiges fasciées (fig. 24 et 25, t. I) (1).

β. *Rosier moussu de Lorek* — Cette variation a été rangée par **Caspary** dans les hybrides de greffe (2). Elle pourrait tout aussi bien rentrer dans les **symbiomorphoses** chez lesquelles on constate la transmission d'un ou de plusieurs caractères d'un symbiote à l'autre. Elle ne peut au contraire se comparer à la variation du Rosier Duchesse Mathilde qui correspond à une disjonction de caractères parentaux d'un hybride sexuel sous l'influence du greffage.

Une rose moussue blanche (probablement des quatre saisons) avait été greffée sur la racine d'un *Centifolia* à fleurs rouges et non moussu provenant de boutures, en 1856. Planté par M. **Lorek**, cette année-là, dans son jardin l'**épibioté** conserva tous ses caractères jusqu'en 1864. Mais, l'hiver, il avait souffert de la gelée; M. **Lorek** coupa ses pousses au ras du sol, et à la suite de cette décapitation, il « remarqua l'apparition de *Centifolia* rouges non moussues sur des branches qui portaient des roses moussues blanches. Fort heureusement, dit **Caspary**, cela lui parut si surprenant qu'il m'apporta une de ces branches. Lorsque j'examinai le lendemain le pied lui-même dans le jardin de M. **Lorek**, je trouvai six pousses droites de 3 à 3 pieds 1/2 de haut sortant de terre. L'un d'eux était bel et bien une rose *Centifolia* rouge non moussue avec épines normales, les 5 autres pieds étaient des roses blanches moussues.

« Celui qui portait à côté des roses moussues blanches des roses *Centifolia* rouges non moussues dont M. **Lorek** avait, pour moi, l'*extrémité*, provenait d'une partie du tronc principal hori-

(1) Lucien DANIEL, *Essais de Tératologie expérimentale*, Inc. cit., et ouvrages antérieurs.

(2) **CASPARY**, *loc. cit.*

zontal, à moitié caché dans la terre, qui, à une distance de un demi-pouce avait donné naissance à la pousse qui ne donnait que des roses *Centifolia* rouges non moussues. La pousse portant les deux espèces paraissait n'avoir que deux ans ; elle avait une épaisseur de moins de 6 lignes; elle n'avait pas d'épines sur le vieux bois mais uniquement sur celui de l'année.

» En examinant de plus près les roses moussues blanches des quatre autres pousses du pied, j'en trouvai deux présentant à leur tour un nouveau phénomène, à savoir des roses moussues blanches dont quelques pétales présentaient un mélange mécanique de rouge et de blanc. Ou la moitié d'un pétale était rouge et l'autre blanche, ou bien la partie rouge était plus grande que la partie blanche et inversement. Dans ces derniers cas, la partie de couleur différente formait souvent un coin entre deux parties latérales de même couleur. La partie souterraine du pied ne permettait pas d'autre examen...

D Non seulement la couleur de la rose était changée mais son revêtement avait subi des modifications des plus importantes, car l'une avait ces annexes longues et serrées les unes contre les autres appelées mousses et pas d'épines du tout ; les autres, pas de mousses, mais de longues épines très espacées. Comme je ne connais aucun exemple de variation d'aussi grande envergure chez une autre plante, ce cas m'a paru là encore ne s'être pas présenté et il ne restait plus qu'à voir là un des rares cas où la greffe engendre un mélange de la nature de deux plantes, cette fois de deux variétés et non de deux espèces, comme chez la *Bizarria* et le *Cytisus Adami*.

D Chez l'hybride de greffe de *Rosa Centifolia* L. *fl. roseo* et de *Rosa Centifolia* 3. *muscosa* Lindl. *fl. albo* déjà décrit, je n'ai d'ailleurs pas remarqué la fusion véritable des deux variétés, mais soit la séparation des deux déjà achevée, soit le commencement de la séparation dans les fleurs provenant d'un mélange presque mécanique des deux. Il y aurait eu là un mélange comme dans les hybrides sexuels si le pied de M. Lorek avait porté des roses blanches non moussues et des roses rouges moussues. Sur le pied en question je n'ai vu ni l'un ni l'autre.

» Toutefois mon observation ne peut pas du tout passer pour complète. Mais un horticulteur amateur en qui on peut avoir confiance, le conseiller **Burdach**, m'a rapporté que, dans son jardin, il y a environ 15 ans, il fit greffer sur une rose de Provins rouge non moussue, à haute tige, trois yeux d'une rose moussue blanche qui prirent bien et donnèrent pendant plusieurs années des roses blanches moussues. Au bout de quelques années, l'un des trois greffons (**épibiotes**) avait cependant des roses moussues blanches avec des pétales rouges, de sorte que quelques-unes des roses moussues blanches étaient presque à moitié rouges. L'année suivante, sur la même pousse, apparurent des roses moussues complètement rouges.

» Il faut ajouter que le feuillage de ces rameaux à roses moussues rouges était devenu vert sombre, celui des roses moussues blanches étant et demeurant plus clair. Cette observation du mélange intime des deux variétés de roses vient compléter les miennes ».

Caspary cite encore le cas du *Rosa Devoniensis* greffé sur *Rosa Banksia* ainsi que diverses variations des fruits chez des arbres fruitiers greffés, analogues à celles que j'ai classées dans les **symbiomorphoses** et qu'il fait rentrer dans les hybrides de greffe. Libre à chacun d'accepter celles des deux manières de voir qui lui paraîtra la plus justifiée par rapport à ces formes de passage entre les **symbiomorphoses** et les hybrides de greffe proprement dits.

y. *Crataegomespilus*. — Ces hybrides de greffe sont formés par une mosaïque variée des caractères des deux parents, le *Crataegus oxyacantha* (Epine blanche) et le *Mespilus germanica* (Néflier à gros fruits), juxtaposés avec des parties fusionnées à des degrés divers comme cela existe chez certains hybrides mosaïques sexuels.

Leurs variations multiples en font de véritables Protées comme c'était déjà le cas pour l'Orange *Bizarria*.

On en connaît aujourd'hui trois exemplaires différents : le Néflier de **Bronvaux**, près Metz, décrit en 1898; le Néflier de **Saujon**, signalé en 1909; le Néflier de Tomba, découvert en 1912.

Bien qu'ils présentent entre eux de grandes ressemblances, ils offrent aussi des différences qu'il est bon de signaler en les étudiant tous les trois successivement.

Néflier de Bronvaux. — A l'époque où il fut signalé par M. Dardar à M. Léon Simon, horticulteur et président de la Société d'Horticulteur à Nancy, deux de ses formes furent multipliées par la greffe et mises dans le commerce par celui-ci : ce sont les *Crataegomespilus Dardari* et *C. Asnieresi*. Les documents suivants sont utiles à indiquer ici à titre documentaire.

M. Léon Simon m'écrivit, le 12 mai 1898, la lettre suivante que j'ai conservée avec plusieurs autres parce qu'elles fixent des points d'histoire :

« J'ai lu avec intérêt votre Mémoire sur l'influence du sujet sur le greffon (i) et réciproquement. Je me permets de vous adresser une Note sur le même sujet qui sera communiquée au Congrès horticole de Paris, la semaine prochaine. Voici cette Note :

» Il existe à Bronvaux, près de Metz, un Néflier plus que centenaire greffé sur Epine blanche; un peu au-dessous de la greffe (donc l'Epine), il a donné naissance à une branche de Néflier. Cette branche diffère de la partie greffée de l'arbre en ce qu'elle est épineuse et qu'au lieu de porter des fleurs solitaires, ces dernières sont réunies en une inflorescence portant jusqu'à douze fleurs; les fruits (nêfles) sont assez petits et aplatis.

» Sur cette même branche, il s'en est développé une autre qui a un feuillage intermédiaire entre le Néflier et l'Epine et qui porte des fleurs analogues à celles de l'Epine, mais elles sont roses. Cet arbre a produit encore, également en dessous de la greffe, une autre branche bien curieuse. *La partie inférieure de cette branche est de l'Epine blanche mais elle se transforme à son extrémité en un rameau tout différent, portant des feuilles duveteuses comme celles du Néflier.* Cette branche, n'ayant que 3 ou 4 ans, n'a pas encore fleuri.

» De chacune de ces trois formes, nous avons fait des greffes qui conservent bien leurs caractères.

(i) Lucien DANIEL, *Influence du sujet sur le greffon et réciproquement* (Congrès horticole, Paris, 1898).

» II serait intéressant de savoir si la première branche a été, dès le début, telle qu'elle est aujourd'hui ou si elle s'est transformée progressivement, en passant par les deux formes de la seconde. Malheureusement cet arbre ne nous a été signalé qu'il y a deux ans. Mais cela nous semble probable. »

J'avais naturellement demandé à M. Léon Simon de m'envoyer des échantillons et de nouveaux détails. Le 23 mai 1898, je recevais une nouvelle lettre dans laquelle il me disait :

» Suivant votre désir, nous vous adressons des échantillons du Néflier en question. Le cas curieux qui s'est produit sur cet arbre prouve bien l'influence du greffon sur le sujet, opinion que nous avons depuis longtemps, mais dont nous n'avons pas une preuve suffisamment manifeste. Nous savons que nous aurons des contradicteurs, mais il faudra bien qu'ils s'inclinent devant les faits : l'arbre est là à leur disposition.

» Quand on nous a signalé cet arbre, nous aussi nous avons été incrédules et nous n'avons cru, comme saint Thomas, qu'après avoir vu. Cela semble tellement invraisemblable qu'il faut vraiment voir pour croire.

» La personne qui nous a signalé ce cas curieux est âgée de 75 ans et nous a dit que son grand-père le connaissait déjà : ce phénomène n'est donc pas nouveau et peut dater de 150 ans (1).

» Nous avons envoyé des échantillons à des personnes très notables et dans quelques jours plusieurs journaux horticoles s'occuperont probablement de la question. Ceux que nous vous envoyons proviennent de sujets greffés ici et de parties prises sur le Néflier de Bronvaux.

» Les échantillons sont, comme vous le verrez, tout à fait intermédiaires entre l'Épine et le Néflier, ce qui prouve qu'il y a eu *fusion* entre les deux sèves. L'échantillon n° 1 (*Crataegomespilus Dardari*) diffère du vrai Néflier par la disposition de ses fleurs réunies en corymbe comme celles de l'Épine et non soli-

(1) Ces données montrent que l'hybride de greffe est apparu relativement de bonne heure, peut-être au bout de 25 à 30 ans de greffe et non très tardivement comme certains l'ont supposé.

taires comme celles du greffon de **Bronvaux**. Le fruit est une petite nêfle aplatie. De plus, ses rameaux sont épineux comme ceux de l'**Epine**.

» Le n° 2 (*Crotagomesplus Asnieresi*) a les fleurs également disposées en corymbe et ressemblant plutôt à des fleurs d'**Epine** qu'à des fleurs de Néflier, mais leur calice est plus développé; de plus, la corolle est rose et non blanche. Le fruit est petit, allongé et de couleur de nêfle.

» Les jeunes feuilles, comme le montrent les échantillons que je vous envoie, sont semblables à celles de l'**Epine**, mais elles sont tomenteuses comme celles du Néflier. Sur les vieilles branches, les feuilles sont moins découpées et souvent même elles sont entières à l'instar de celles du Néflier.

» Le n° 3 provient du rameau qui s'est développé à l'extrémité d'un rejet d'**Epine** qui a poussé sur le sujet **Epine** près du bourrelet, et dont la base est de l'**Epine** blanche pure quand le sommet est intermédiaire entre le Néflier et l'**Epine**. Nous ne connaissons pas les fleurs de cette forme qui est trop jeune encore pour avoir fleuri (1) ».

Dans sa lettre du 31 mai 1898, M. Léon Simon m'indique la grande analogie existant, selon lui, entre le Néflier de **Bronvaux** et le Cytise d'Adam, et il en conclut que celui-ci est lui-même un hybride de greffe.

Enfin, le 8 juin suivant, il m'adressa, sur ma demande, -des photographies du Néflier de **Bronvaux** que je possède toujours; malheureusement elles n'étaient pas très nettes et ne permettaient pas de distinguer l'origine de l'hybride de greffe et les formes nouvelles.

La première lettre de M. Léon Simon a paru dans mon ouvrage sur « *La Variation dans la greffe* » (1898); les photographies qui ont été insérées dans la planche IV (fig. 3, 4, 5, 6 et 7) de ce Mémoire sont celles des échantillons qu'il m'avait envoyés. Ces documents sont uniques; ils ont un intérêt considérable puisqu'ils permettent de comparer ce qui existait il y a

(1) C'était probablement la forme *C. Langei* Seel. = *C. lanigera* Beck.

32 ans sur le Néflier de **Bronvaux** et ce qui peut s'observer maintenant sur les exemplaires des formes multipliées par greffage qu'on trouve çà et là aujourd'hui. Les deux superbes exemplaires que je possède actuellement dans mon jardin m'ont été adressés par M. Léon Simon en 1898. Ils ont, comme on va le voir, fourni des variations très intéressantes que j'ai pu très commodément, depuis cette époque, étudier pour ainsi dire chaque jour et suivre attentivement comme le demandent des phénomènes exigeant une longue *continuité* dans les recherches (1)

J'ai, en 1907, cueilli comparativement, au même moment, des pousses à bois et à fruits, des inflorescences et des fleurs, tant sur le Néflier que sur le *Crataegus* et les deux *Cratægomespilus*, et je les ai photographiées. J'ai fait reproduire en similigravure ces documents (21 et plus tard, en couleurs, ainsi que les fruits.

Les pousses du *Crataegus hypobiote* étaient caractérisées par la présence d'épines et par des feuilles glabres profondément découpées, à pétiole allongé (fig. i, pl. LXXII). Chez le *Mespilus* à gros fruits qui formait l'*épibiote*, il n'y avait pas d'épines; les feuilles étaient entières, allongées, très velues, à pétiole court (fig. 1, pl. LXXIII).

Chez le *Cratægomespilus Asnieresii*, les feuilles présentaient de nombreuses formes intermédiaires entre celles des deux parents de l'hybride de greffe (fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 et 8, pl. LXXIV). Le pétiole était tantôt allongé comme chez le *Crataegus*, tantôt court presque comme chez le *Mespilus*; le limbe, toujours velu, était découpé plus ou moins dans ses contours comme chez le *Crataegus* ou entier comme chez le *Mespilus* mais moins allongé. Un certain nombre de ces limbes étaient asymétriques par rapport à la nervure, et l'une des moitiés était entière quand l'autre était découpée (fig. 4, pl. LXXIV).

Les feuilles du *Cratægomespilus Dardari* étaient plus variables

(1) Je rappelle ici que trop de chercheurs ont négligé cette continuité, pour tant fondamentale, qu'avait déjà l'indiquée avant moi Cabanis (soir t. I, p. 104, du présent ouvrage) ; j'ai insisté sur ce point dans l'introduction de mes *Recherches sur la Flore d'Erquy et l'influence du climat marin sur la végétation* (Revue bretonne de Botanique, 1916).

(2) *La question phylloxérique, loc. cit. (fig. 132 à 141 inclus), 1908.*

encore sous les mêmes rapports (fig. I, 2, 3, 4, 5, 6, 7 et 8, pl. LXXV). Tantôt le limbe était petit, allongé et entier; tantôt il était de forme et de taille normale. Dans d'autres cas, il rappelait la forme des feuilles du *Crataegus*, mais plus arrondies et à peine découpées; ou bien, elles étaient dentées plus ou moins profondément et le limbe devenait *asymétrique*.

Les différences entre les rameaux à fleurs ou les petits rameaux stériles des deux hybrides de greffe et ceux de leurs parents sont plus considérables encore (fig. I, 2, 3, 4, 5, f., 7, 8 et g, pl. LXXVI). Non seulement les formes de passage se retrouvent chez les feuilles des deux hybrides de greffe, mais les inflorescences et les fleurs présentent des caractères intermédiaires très nets. Chez le *Mespilus*, l'inflorescence comprend une fleur solitaire (pl XXXII bis, en couleurs) ; au contraire le *Crataegus* possède une inflorescence en corymbe (pl. XXXIV, en couleurs).

Le *Cratægomespilus Dardari* présente des inflorescences groupées en corymbe (pl. XXXII bis et XXXIII bis en couleurs et fig. 6, pl. LXXVI), rappelant la disposition de celles du *Crataegus*; les fleurs, semblables à celles du *Mespilus*, sont de grandeur variable.

Les rameaux qui portent ces fleurs ne se ressemblent pas. Les uns sont très proches parents du Néflier *épibote* parent de l'hybride de greffe; ils ont de grandes feuilles et ne portent pas d'épines. Les autres sont plus grêles, ont des feuilles plus petites et sont pourvus d'épines acérées.

Sur quelques branches, on trouve des fleurs solitaires d'apparence normale et des fleurs en corymbe (pl. XXXII bis, XXXIII bis en couleurs, et pl. LXXX, fig. 3).

D'autres branches sont composées exclusivement de petites fleurs de Néflier en corymbe, tantôt toutes de même taille, de même disposition et groupées en une élégante guirlande (pl. LXXVIII), tantôt de taille plus ou moins différente, moins élégantes et moins fournies (pl. LXXIX).

Le *Cratægomespilus Asmeresi* possède des inflorescences et des fleurs qui se rapprochent du parent *Crataegus* comme forme et disposition (pl. XXXIV en couleurs). Elles en diffèrent *cepen-*

dant par leurs dimensions souvent plus grandes, par le coloris fréquemment rosé des pétales, surtout après la fécondation terminée, par la villosité des pédoncules floraux et du calice.

Certaines branches qui portent les inflorescences constituent des guirlandes fournies et gracieuses, d'un effet décoratif superbe. Le *C. Asnieresii* est très vigoureux et très florifère et mériterait d'être utilisé dans les jardins d'ornement (pl. LXXXVII).

L'étude comparative des fleurs est également très intéressante. Celles du *Cratægus* possèdent des sépales très réduits; les pétales sont relativement petits ainsi que les étamines; elles ont un style ou bien deux styles soudés (fig. 7 et 8, pl. LXXXI).

Chez le *Mespilus*, les sépales sont grands, ainsi que les pétales et les étamines; les 5 styles sont libres (fig. 11 et 12, pl. LXXXI).

Les fleurs du *Cratægomespilus Dardai* rappellent la fleur du *Mespilus* mais les dimensions en sont très variables et certaines d'entre elles (pl. LXXXVIII) se rapprochent du *Cratægus* sous ce rapport.

Quant aux fleurs du *Cratægomespilus Asnieresii*, non seulement elles sont plus grandes que chez le *Cratægus*; mais les sépales, velus, sont souvent plus grands, parfois plus dressés; les pétales, plus grands, restent concaves au lieu de s'étaler complètement (fig. 4 et 9, pl. LXXXI).

Une chose remarquable, c'est que, chez les *Cratægomespilus*, on rencontre fréquemment des monstruosité diverses de la fleur qui coïncident ou non avec l'asymétrie des feuilles et qui montrent encore, comme je l'ai fait ressortir à propos des *symbiomorphoses*, que le greffage est un générateur de monstruosité.

Les deux *Cratægomespilus*, concurremment avec des fleurs normales du type pentamère, ont donné, certaines années, des fleurs à périanthe tétramère (fig. 1, 5 et 6, pl. LXXXI), des fleurs à périanthe trimère (fig. 2, pl. LXXXI) et aussi quelquefois des fleurs doubles (i).

(I) Quelques naturalistes ont cherché dans les monstruosité un retour ancestral révélant la filiation de l'espèce. La formation de fleurs des types tétramère et trimère chez les *Cratægomespilus* montre l'inanité de cette conception. Pour établir la filiation des Rosacées, il faudrait remonter aux Monocotylédones (type

Dans les fleurs des hybrides de greffe, on peut rencontrer des styles au nombre de 1 à 3, plus ou moins soudés à la base et par conséquent offrant des transitions entre les deux espèces parentes.

Les fruits présentent des modifications également remarquables.

On sait que la Nêfle, fruit du *Mespilus*, est une drupe constituée par cinq carpelles contenant cinq graines entourées chacune par une partie du péricarpe scléreux et formant autant de noyaux. Celui du *Crataegus* est un ou deux noyaux suivant qu'il s'agit de la variété *C. monogyna* ou de la variété *C. digyna*.

La couleur de la Nêfle est caractéristique et bien connue (pl. XXXII bis en couleurs) ; elle est bien différente de la teinte rouge des fruits du *Crataegus* (pl. XXXIV en couleurs); il en est de même des dimensions, de la longueur du pédoncule du fruit, de la disposition et de la grandeur des sépales persistants, en général dressés ou recourbés en dedans chez le Nêfler, appliqués en dehors sur le fruit ou caduques chez le fruit de l'Épine blanche.

Les fruits du *Crataegomespilus Dardari* ont toujours la forme de la nêfle, mais plus ou moins modifiée comme taille. Tantôt ce sont des nêfles rappelant le gros fruit de la variété à laquelle appartenait l'épibiotte parent de l'hybride, tantôt semblables à celles du Nêfler sauvage (fig. XXXII bis, en couleurs) ou bien beaucoup plus petites (pl. XXXIV, en couleurs). Quelquefois, on trouve des fruits différents voisins (fig. 624) sur lesquels, mais très rarement, il se développe une teinte rosée sur la partie du fruit exposée à la lumière.

La Nêfle blettit à maturité; le fruit du *Crataegus* ne blettit pas. Les fruits du *Crataegomespilus Dardari*, quelles que soient leurs formes, blettissent, mais restent plus longtemps sur l'arbre et finissent par noircir.

Les semences sont entourées d'un endocarpe épais et très dur. Elles sont de taille variée et l'embryon est mal formé. Le nombre

trimère) en passant par les Crucifères ou les Papavéracées (type tétramère), ce qui serait absurde.

des noyaux varie. En 1907, j'ai trouvé 5 nèfles avec un seul noyau, 21 fruits à deux noyaux et 2 à quatre noyaux.

Le *Cratægus Asnieresi* a des fruits petits, un peu plus gros que ceux du *Cratægus* parent. Sur 45 fruits, j'ai trouvé, en 1907, 19 avec un seul noyau et 26 à deux noyaux, sans embryon bien constitué. La couleur est en général celle de la nèfle sur toute la surface du fruit; cependant j'en ai observé à diverses reprises

624

625

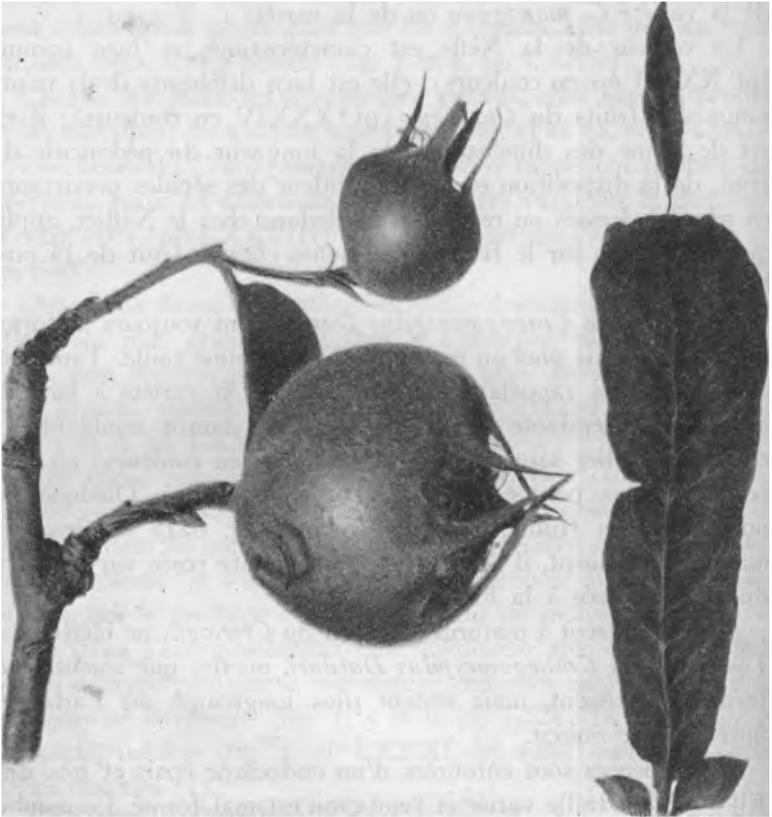


FIG. 624. Fruits de grosseur différente sur des polisses fruitières voisines, l'un de *Cratægomespilus Batesoni*, l'autre de *C. Dardari*. — FIG. 625. Feuille h deux limbes superposés chez le *Cratægomespilus Bateson*, forme provenant du Néflier de Saujon.

qui avaient, du côté frappé par la lumière, une couleur rouge passant insensiblement de chaque côté à la couleur de la nêfle. Dans ces fruits ainsi colorés, le blettissement était partiel, mais la plupart des fruits unicolores ne blettissent pas; ils se dessèchent sur l'arbre.

Les noyaux récoltés sur les deux hybrides de greffe, bien que traités suivant toutes les règles de l'art, n'ont jamais germé jusqu'ici. Ces deux *Cratægomespilus* sont donc stériles, bien que leurs organes sexuels semblent bien constitués.

L'analyse chimique des feuilles des deux hybrides de greffe et de leurs deux parents a été faite par Ch. Laurent, à mon Laboratoire (1). Les résultats sont contenus dans le tableau suivant

MATIÈRES EXAMINÉES	<i>Mespilus germanica</i>	<i>Cratægomespilus Dardari</i>	<i>Cratægomespilus Asnièresi</i>	<i>Cratægus oxyacantha</i>
Composition centésimale à l'état sec.				
Cendres	11,04	8,32	8,37	11,09
Matières azotées	6,38	6, »	5,56	5,66
Extrait éthéré	2,84	2,77	3,95	3,37
Cellulose brute	8,36	8,48	9,61	10,01
Composition centésimale des Cendres.				
Potasse	14,63	12,51	11,83	13,58
Chaux	31,05	33,5 ⁶	3 ⁸ ,63	37, ¹⁸
Magnésie.	11,61	11,08	10,38	10, ⁵⁴
Oxyde de fer et alumine.	3,66	2,58	1,51	2,11
Silice	²⁰ ,93	13,24	7, ⁸⁹	9,94
Acide phosphorique	6,09	5, ²⁵	4, ⁸⁸	6,56

L'analyse élémentaire montre que le poids des cendres est inférieur chez les deux hybrides de greffe à ceux de leurs deux parents; que les matières azotées et l'extrait éthéré ont des poids légèrement plus faibles que ceux des mêmes éléments chez l'hybride le plus voisin, de chaque parent, tandis que la cellulose

(1) Luden DANIEL, *la question phylloxérique*, loc. cit., p. 299.

brute est légèrement plus élevée chez le *C. Dardari* que chez le Néflier quand c'est l'inverse pour le *C. Asnièresi* et le *Cratægus*.

La composition des cendres donne des résultats sensiblement comparables. La potasse, la magnésie et l'acide phosphorique ont un poids plus faible chez les *Cratægomespilus* que chez les deux parents. Ce poids est plus faible aussi, par rapport au parent le plus voisin, chez les deux hybrides en ce qui concerne la silice, l'oxyde de fer et l'alumine, tandis que ce poids est plus élevé pour la chaux.

Rien de bien intéressant ne se dégage de ces analyses au point de vue de la transmission des caractères parentaux chez les *Cratægomespilus*, mais il était cependant utile de les faire.

Au fur et à mesure du développement des *Cratægomespilus Dardari* et *Asnièresi*, de curieux phénomènes se sont produits : il y a eu apparition de formes nouvelles et des retours aux formes parentes, après plusieurs années de stabilité (i).

Le *Cratægomespilus Dardari* a varié le premier et donné successivement : 1° du Néflier à gros fruits; 2° du Néflier sauvage; 3° plusieurs formes à petits fruits dont les fleurs et les fruits étaient de tailles différentes et disposés en corymbe; 4° du *Cratægomespilus Asnièresi*, et 5° du *Cratægus oxyacantha*.

Ces cinq types forment aujourd'hui une mosaïque à grands éléments sur le pied de *C. Dardari* greffé sur *Cratægus* dans mon jardin.

Les pousses de Néflier à gros fruits ne sont cependant pas exactement la variété primitivement greffée comme on pourrait le croire en constatant ce phénomène de disjonction. Les fleurs, bien que semblables au type primitif, sont tantôt solitaires, tantôt géminées, tantôt disposées, non en corymbe, mais en ombelle de 3 à 5 fleurs, ayant de 2 à 5 styles.

Ces fleurs sont situées au sommet des branches qui, au lieu d'être à croissance indéfinie, sont à croissance définie sympo-

(1) Lucien DANIEL, *Sur la stabilité et l'hérédité des Cratægomespilus et des Pirocydonia* (Revue bretonne de Botanique, 1919), *Les hybrides de greffe, loc. cit.*, 1923; *Nouvelles recherches sur les hybrides de greffe et l'hérédité chez les plantes greffées* (Rev. bret. de Bot., 1924), etc. Les *Cratægomespilus* de mon jardin ont mis 15 ans à se disjoindre.

Bique (fig. 2, pl. LXXXII). Elles offrent la particularité curieuse de naître successivement : la fleur terminale apparaît la première; quand elle est bien épanouie ou même quand ses pétales sont tombés, les autres apparaissent successivement et s'épanouissent à leur tour. Quelques-unes ont un périanthe tétramère.

Les fruits sont tantôt solitaires, tantôt groupés au nombre de 2, 3 ou 4 (fig. 3 et 4, pl. LXXXII). Ils sont gros, mais cependant assez variables comme forme et dimensions. Souvent les carpelles ont une tendance à se séparer. Les sépales, tantôt caducs à la longue ou tantôt persistants, présentent une diversité considérable de formes et de dimensions. Les uns sont courts à maturité et se courbent tantôt en dehors, tantôt en dedans; d'autres sont moyens; d'autres sont énormes et semblables à des bractées foliacées (pl. XXXII *bis* en couleurs, pl. LXXX et LXXXII, fig. 3 et 4).

L'œil de la Nêfle est très grand en général chez ce type. Dans l'immense majorité des cas, les pétales sont caducs et blancs, mais on en trouve qui sont persistants jusqu'en juillet et prennent alors une teinte rose devenant purpurine. Autre fait singulier : le même fruit comprend parfois des carpelles se comportant différemment à la maturité de telle sorte que les uns blettissent et les autres non.

Ces disjonctions morphologiques sont accompagnées de disjonctions physiologiques. Les bourgeons, lors de la pousse printanière, ne s'ouvrent pas dans un ordre régulier comme chez le *Mespilus* sauvage; leur précocité est différente suivant les rameaux quand ceux-ci sont de même vigueur et disposés de la même façon chez le type disjoint et le Néflier sauvage témoin. Sur un même rameau, des bourgeons se développent vigoureusement quand d'autres, de même ordre, avortent sans raison apparente. De même les fleurs s'épanouissent d'une façon différente, tantôt de bonne heure, tantôt tardivement. En un mot, les bourgeons à bois et à fleurs manifestent une individualité plus ou moins prononcée, mitigée à des degrés divers par leurs attaches symbiotiques avec les autres combinaisons de l'hybride de greffe dont cette forme est une émanation tardive.

A cette variété curieuse ayant par ailleurs, en dehors de quelques anomalies foliaires (i), tous les caractères du *Mespilus* à gros fruits, parent du *C. Dardari*, j'ai donné le nom de *Crataegomespilus Batesoni*, en l'honneur du professeur Bateson qui est venu à Rennes contrôler mes expériences en compagnie du professeur Newton, de l'Université de Cambridge, et m'a autorisé à invoquer son témoignage.

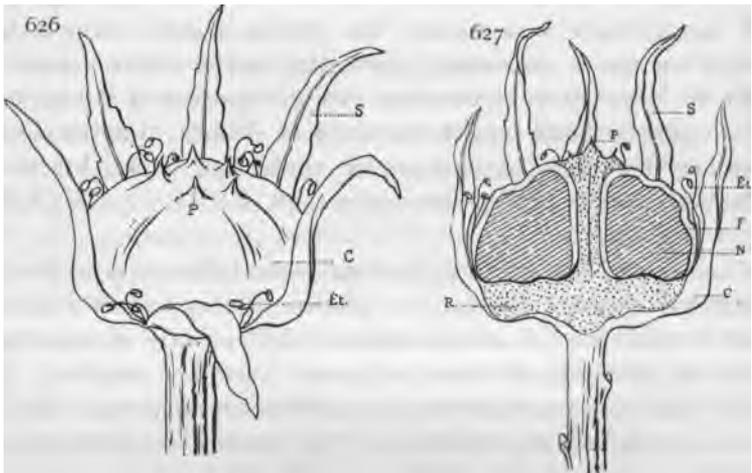


FIG. 626. Une des Nêfles à ovaire supère et à étamines byrogines desséchées observée chez le *Crataegomespilus Batesoni*. S, sépale; et, étamine; c, carpelle. — FIG. 627. Coupe longitudinale de la nêfle de la figure 626. a, réceptacle charnu; c, base du sépale renflée; N, noyau; F, péricarpe du fruit; Et., étamine; s, sépale; P, pointe provenant des styles durcis.

Les feuilles, les fleurs et les fruits du *C. Batesoni* se différencient du *Mespilus* parent de l'hybride de greffe par d'autres caractères.

Les feuilles sont variables comme longueur, largeur villosité; leurs contours sont tantôt entiers, tantôt finement ou grossièrement dentés, parfois asymétriques comme chez l'Orange *Bizarria*. Cette asymétrie, fréquente chez les hybrides sexuels, est une

(r) Feuilles à deux limbes disposés perpendiculairement l'un à l'autre (fig. 625) ; stipules se soudant aux limbes, etc. Voir Lucien DANIEL, *Nouvelles observations sur les hybrides de greffe*, loc. cit., p. 20, pl. XV et pl. XXXII, 1924.

similitude de plus entre ceux-ci et les hybrides. de greffe. Une dualité morphologique s'établit ainsi entre des espèces différentes, associées contre nature, et illustre la lutte **anatomistique** et **mutualistique** qui s'exerce entre elles et tend à les séparer

Remarquons encore que si les rameaux passent de la croissance indéfinie au **sympode** chez les branches **charpentières**, tous ne donnent pas de fleurs. Il se produit seulement une collerette de feuilles rappelant plus ou moins des bractées, une sorte de *rosette* (voir p. 150 et 189, t. I) préparatoire à la formation d'un appareil reproducteur qui avorte le plus souvent.

J'ai cependant, très **exceptionnellement**, vu deux de ces fleurs qui avaient fleuri ainsi à la fin de juin 1923, donner deux nêfles bien extraordinaires que j'ai montrées, en nature et fraîches, au Congrès d'Amsterdam, en septembre 1923. Ces fruits (fig. 626 et 627) étaient très intéressants car ils permettaient de reconnaître quelle est la nature véritable de la nêfle.

Ils étaient constitués par un ovaire complètement infère, porté par un **réceptacle** charnu presque plat sur lequel s'inséraient les sépales inégaux du calice, renflés à leur base, et les filets des étamines. Le fruit proprement dit présentait un épicarpe recouvrant un mésocarpe mince et un endocarpe osseux renfermant la graine. Ces deux dernières parties étaient les plus développées. Les styles avaient persisté et formaient des pointes dures et acuminées.

Cette disposition rappelle, mais fortement accentuée, celle des fruits du *Coloneaster*. Mais chez ceux-ci, la portion supérieure seule de l'ovaire est libre, tandis que dans les deux fruits anormaux du *Cratægomespilus*, tout l'ovaire était libre et *supère*.

Le *Cratægomespilus Asnieresii* a commencé, dans mon jardin, à se dédoubler cinq ans après le *Cratægom stibulus Dardani*. Ça et là sont apparues de petites pousses de *Cratægus oxyacanthia* rappelant sensiblement le type primitif, tant comme feuilles que comme inflorescences, fleurs et fruits. Notons cependant que diverses fleurs sont parfois tétramères comme périanthe et que les fruits sont souvent de grosseur inégale dans un même corymbe comme chez le *C. Dardani*.

A Anzig, près Metz, est apparu, chez le *C. Asnieresii*, un retour incomplet au *Cratægus*, le *C. monogyna*, variété *lanigera* Beck. — *Cratægomespilus Langei* Seel. Une seconde apparition de cette forme s'est montrée, en 1912, d'après Manaresi, à Bologne sur un *Cratægomespilus* âgé d'une dizaine d'années. Elle a produit des fruits typiques de *Cratægus*. Chose intéressante, quelques larves d'*Aporia Cratægi*, après avoir dévoré les feuilles du petit rameau de *C. Langei*, ne touchèrent pas au *C. Asnieresii* voisin, niais préférèrent s'en aller ailleurs.

Je n'ai pas jusqu'ici observé cette forme à Rennes, mais en 1921, j'ai observé sur le *C. Asnieresii* deux retours à d'autres formes. Sur des rameaux situés à l'intérieur de sa charpente s'est développée une pousse de Néflier qui a porté d'abord des fruits solitaires puis des fruits groupés en ombelle : cette pousse correspondait ainsi au *C. Batesoni*. En 1924, est apparue une ramification nouvelle qui s'est montrée par la suite analogue au *C. Dardari*, avec des fleurs en corymbe et de petites nèfles. Jusqu'ici la forme Néflier sauvage ne s'est pas montrée sur mon *C. Asnieresii*.

Ces dédoublements ont un intérêt considérable. Du fait qu'il ne s'agit pas de pousses absolument pures, de l'un et l'autre parent, la théorie périnclinale et la conservation du génotype de Johanssen sont en défaut. Nous allons trouver des retours plus incomplets encore chez le Néflier hybride de greffe découvert en 1908 à Saujon.

En outre, si le *C. Asnieresii* avait la structure indiquée par E. Baur, la forme de retour au *Mespilus* ou au *Cratægomespilus Dardari* proviendrait de l'unique couche de *Mespilus*, c'est-à-dire de l'épiderme de celui-ci qui serait redevenu générateur. Ce serait là un fait bien extraordinaire inconnu jusqu'ici chez cette espèce.

* *Néflier de Saujon*. — Le Néflier de Saujon me fut signalé en 1906, par le capitaine Brun, qui avait appliqué avec succès mes méthodes au perfectionnement de quelques hybrides sexuels de Vigne.

J'ai étudié sur place ce curieux hybride de greffe, une première

fois en 1909 et une seconde en 1912. Depuis 1913, je cultive ses diverses formes dans le jardin de mon Laboratoire, à la Faculté des Lettres de Rennes. Sa genèse est parfaitement connue (1).

Un pied de *Crataegus oxyacantha* avait été conduit à haute tige puis décapité de façon à lui faire produire cinq branches (1, 2, 3, 4 et 5) de vigueur égale au début sur chacune desquelles fut placé un épibioté provenant de pousses semblables d'un même Néflier à gros fruits. Le procédé de greffage utilisé fut le greffage en fente ordinaire.

Les cinq épibiotés G¹, G², G³, G⁴, G⁵ reprirent fort bien mais se développèrent inégalement (fig. 628); c'est ce qui arrive fréquemment chez les polypéribioses.

Pendant plus de 15 ans, aucune variation importante ne fut observée sur cette symbiose. Ce fut seulement quand les épibiotés commencèrent à donner des signes de décrépitude qu'apparurent deux pousses R et R', diamétralement opposées, sur la branche hypobioté no 4.

Deux ans après la sortie de la pousse R, un coup de vent brisa l'épibioté à son point d'insertion sur l'hypobioté. Il est utile de faire remarquer que la sortie des pousses R et R' étant antérieure à la décapitation accidentelle de l'épibioté, celle-ci n'a joué aucun rôle dans leur apparition. C'est tout différent pour les rameaux de remplacement 3, 4, 5 et 6 (fig. 629 et 630), qui se développèrent après.

A la base du tronc de l'hypobioté, on voyait, en 1909, des branches de *Crataegus oxyacantha* qui avaient été laissées librement se développer. Elles étaient dressées verticalement et ramifiées; portaient des rameaux épineux avec des feuilles glabres, lisses et luisantes, à long pétiole, à bords assez profondément découpés en 5-7 divisions; les fruits étaient rouges à maturité et portaient un calice persistant à cinq sépales recourbés (fig. 632).

(1) Lucien DANIEL, *Sur un nouvel hybride de greffe entre Aubépine et Néflier* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1909); *Un nouvel hybride de greffe, le Néflier de la Grange* (ou de Saujon) (Revue bretonne de Botanique, 1909); *L'hybridation asexuelle*, loc. cit., p. 30). Je rappelle que j'ai fait constater les faits que je rapporte ici par une Commission dont le procès-verbal a été publié dans la Revue bretonne de Botanique, 1909.

En un mot, l'hypobioté était du *Crataegus oxyacantha* *spéciquement pur* (fig. 631, i).

Quant aux quatre épibiotés restants, ils correspondaient tous à la variété de *Mespilus* greffée et à l'arbre qui les avait fournis.



FIG. 628. Néflier de Saujon : 1, 2, 3, 4 et 5, les cinq rameaux greffés sur un même pied de *Crataegus*.

Leurs feuilles velues, à limbe allongé, à pétiole court, à bords entiers ou finement dentés, leurs rameaux velus sans épines, à gros fruits dont l'œil très grand était entouré par 5 sépales persistants dressés, brunâtres et souvent fortement développés, montraient que les 4 épibiotés avaient sensiblement conservé le type de la variété qu'on avait propagée.

Au niveau du bourrelet, sur l'*hypobioté* 4 dont l'*épibioté* avait été brisé (fig. 628 et 629), on constatait que les pousses R et R' étaient bien différentes des deux symbiotes et qu'il en était de même des pousses réparatrices 3, 4, 5 et 6.

La première de ces pousses (R', fig. 628; 2, fig. 630) était un retour très net au Néflier sauvage. Elle possédait tous les caractères de l'espèce telle qu'elle se présente dans nos bois et non ceux de la variété à gros fruits à laquelle appartenait l'*épibioté*.

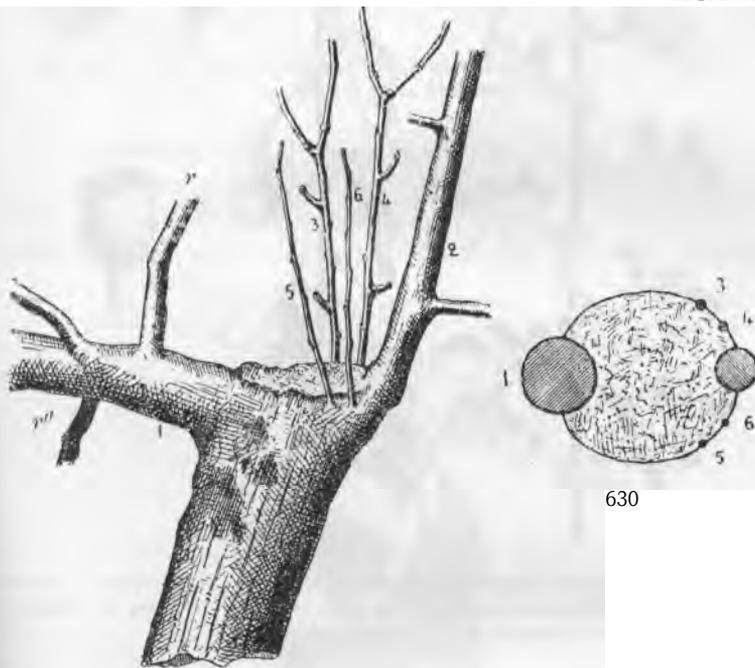


FIG. 629. Vue de profil de la pousse hybride du Néflier de Saujon ; b, Schéma de la disposition des pousses 1, 2, 3, 4, 5 et 6.

La seconde (R, fig. 628, et 1, fig. 630) constituait l'hybride de greffe le plus complet qu'il m'avait été jusqu'ici donné d'observer. Du bourrelet restant après la brisure partait un tronc unique R qui portait 3 ramifications différentes *r*, *r'* et *r''*.

La ramification *r* était du *Cyatægus oxyacantha*; par conséquent c'était un retour à l'un des parents de l'hybride de greffe,

mais *incomplet*. En effet, elle était *pleureuse*, à géotropisme positif, comme d'ailleurs les deux autres ramifications *r'* et *r''*; ses feuilles, très variables comme forme, étaient souvent trilobées sur une partie des rameaux (fig. 631, 2) et différentes sur d'autres parties; ses tiges étaient très grêles, quelquefois dépourvues de feuilles ou portant des feuilles avortées comprises entre des

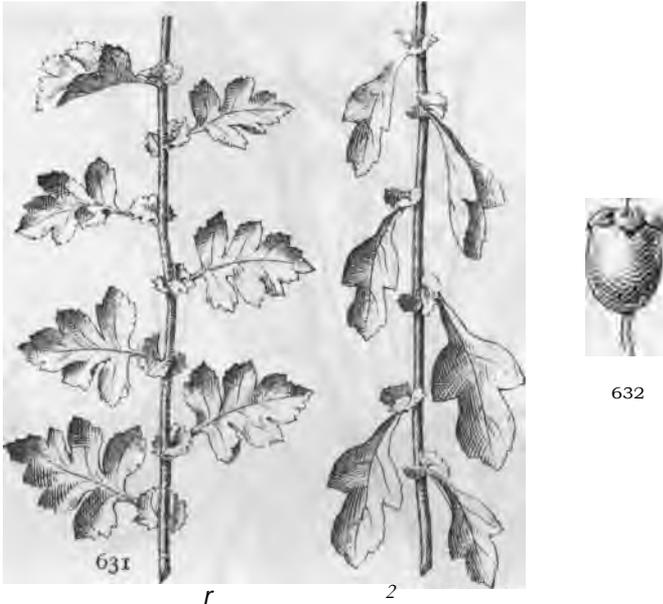


FIG. 631. 1, pousse de l'hypobioté *Crataegus* du Néflier de Saujon ; 2, pousse pleureuse à feuilles assez souvent trilobées du retour au *Crataegus* (*C. Rivieri*). — FIG. 632. Fruit normal de l'Épine hypobioté.

parties normalement feuillées; enfin ses fleurs et ses fruits étaient petits par rapport aux mêmes organes de l'hypobioté.

On sait que **Johannsen** (1) s'est appuyé sur le fait que, chez le Néflier de Bronvaux, le retour à l'Épine (*Crataegus*) est analogue à l'espèce pure pour affirmer que les biotypes unis par greffe ne s'influencent pas génotypiquement les uns les autres. La manière de se comporter de la pousse *r*; que j'ai appelée

(1) JOHANNSEN, *loc. cit.*

Cratægomespilus Rivieri suffit à montrer le néant de cette affirmation. Cela prouve une fois de plus qu'il ne faut jamais baser une conclusion absolue sur un fait négatif.

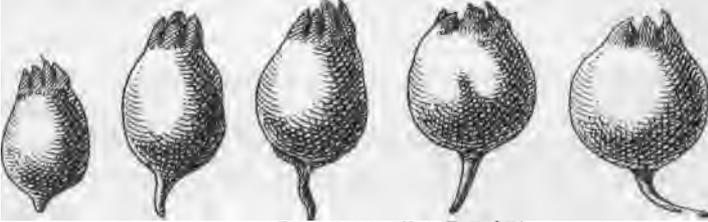


FIG. 633. Fruits divers de *Cratægomespilus Bonnierii* à sépales dressés, épaissis à la base.

La ramification *r'*, que j'ai désignée sous le nom de *Cratægomespilus Bonnierii*, rappelait le *C. Dardan* du Néflier de Bronvaux. Les feuilles étaient entières et velues, comme celles du Néflier sauvage, mais elles étaient plus petites et moins épaisses;



FIG. 634. Une pousse avec un fruit de *Cratægomespilus Bonnierii* à sépales recourbés.

les tiges étaient plus gèles, moins épineuses et pleureuses. Les fleurs étaient semblables à celles du Néflier mais de taille plus petite et elles étaient disposées en corymbe. Quelques-unes avaient un périanthe tétramère.

Les fruits, petits et plus ou moins ovoïdes, fusiformes ou piriformes (fig. 633) avaient la couleur de la nèfle et blettissaient en totalité ou en partie. Les sépales du calice, persistants, étaient d'abord dressés puis ils convergeaient vers le milieu de l'ail, très réduit, du fruit. Ils étaient épais à la base, plus charnus que chez les sépales de l'un et de l'autre parent (caractère renforcé). D'autres fruits se rapprochaient du fruit de l'Épine blanche (*Crataegus*), mais les sépales du calice étaient différents, et recourbés à l'extérieur sans s'appliquer sur le fruit; la couleur était celle de la nèfle sur toute la surface de celui-ci (fig. 634).

Quant à la ramification *r'*, que j'ai nommée *Cratagomespilus Bruni* (fig. 634), elle correspondait au *C. Asnieresi*, tout en différant de cette forme par de nombreux caractères.



635

636

FIG. 635. Pousse de *Cratagomespilus Bruni* à fruit couleur de nèfle.

FIG. 636. Pousse de *C. Bruni* à fruit aux $\frac{4}{5}$ nèfle et $\frac{1}{5}$ *Crataegus*.

Ses tiges, pleureuses, étaient plus ou moins épineuses, grêles et velues; elles portaient des feuilles crénelées, peu découpées et velues; ses fruits rappelaient comme forme ceux du *Crataegus hypobiote*, avec un calice rudimentaire, caduc chez certains d'entre eux (fig. 635) ou au contraire plus développés chez d'autres fruits que ceux de l'Épine blanche.

Enfin, et c'est là un fait très remarquable, ces fruits étaient tantôt entièrement de la couleur de la nèfle, tantôt ils étaient en partie couleur de nèfle et en partie rouges. Ces deux couleurs passaient insensiblement de l'une à l'autre dans la généralité

es fruits de deux couleurs. Mais j'en ai récolté un, que je pose encore conservé dans l'alcool, qui offrait, comme l'Orange *isarrria*, une disposition sectoriale très nette, avec 4/5 de nêfle 1/5 de fruit rouge de *Crataegus* (fig. (536, 637 et pl. XXXIV couleurs).

En 1912, deux épibiotes G' et G', plus faibles que les autres, aient péri desséchés.

Sur le bourrelet, au niveau de la décapitation accidentelle (g. 629), 4 pousses s'étaient développées qui elles-mêmes étaient brides, et rappelaient le *C. Bruni* comme feuilles. Les deux premières (3 et 4), apparues en 1910, avaient des fleurs semblables au *C. Bruni*; les deux autres (5 et 6), sorties en 1911,



FIG. 637. Fruit de la figure 636, à une échelle plus grande.

vaient pas fleuri. Cette persistance du phénomène d'hybridation asexuelle était remarquable, intermittente et s'exerçait sur toute la section du bourrelet chez l'hypobioté.

Sur l'hybride de greffe, on pouvait observer à ce moment des particularités intéressantes relatives à la disjonction des caractères parentaux et au manque de stabilité du *C. Bonnierii* et du *Bruni*.

Ayant greffé ces deux formes sur *Crataegus oxyacantha* dans jardins de mon Laboratoire, en 1913, j'eus la surprise de les voir varier toutes les deux. Le *C. Bonnierii* donna des retours plus ou moins complets à la variété à fruits du *Mespilus* parent de cet hybride de greffe.

Chez l'un de ceux-ci, on aurait pu croire au début que le retour parent *Mespilus* était complet. Mais, par la suite, il fut facile de voir qu'il s'en distinguait par sa forme pleureuse, par ses fleurs

quelquefois solitaires, quelquefois géminées ou ternées, par ses fruits de grosseur variable suivant les rameaux fructifères.

Sur cette forme se montrèrent ensuite des rameaux plus grêles

ta t

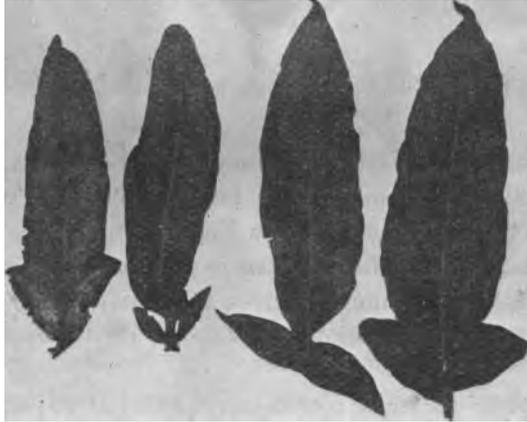


FIG. 638. Feuilles à stipules se soudant aux limbes à des degrés divers chez le *Urata gomespilus* Bonnier, exemplaire issu du Néflier de Saujon

et plus pleureurs, à petites fleurs de Néflier, donnant de petites nèfles, et ayant les caractères du *C. Bonnier* modifié et des feuilles très singulières (fig. 2 et 3, pl. LXXXIII).

Celles-ci avaient, les unes, la forme allongée, la villosité et le faciès général des feuilles du Néflier, avec leurs contours entiers ou finement dentés; d'autres étaient beaucoup moins lancéolées ou arrondies, fortement et irrégulièrement dentées; leur surface, d'abord un peu velue, devenait lisse, vernissée même et leur faciès se rapprochait des feuilles de Prunier.



FIG. 639. *Cratogeomyspilus* Lotsyi.

Quelquefois, à l'extrémité des pousses à bois, on trouvait des **feullies** stipulées hastées formées par la réunion du limbe et des stipules qui passaient par toutes les transitions aux feuilles normales étroites, à stipules aiguës bien distinctes (fig. 638).

Les fleurs étaient tantôt petites, tantôt de taille moyenne, et correspondaient à celles du Néflier. Elles étaient ou solitaires ou

bien groupées en corymbe; elles formaient un bourgeon à fleurs beaucoup moins gros que chez le Néflier, mais un peu plus que celui du *Cratægus*. Le sommet, avant l'ouverture, était arrondi comme chez l'Épine blanche. A l'ouverture, les pétales étaient recourbés comme chez celle-ci et présentaient un caractère distinct à la fois des deux parents (fig. 639).

Quelquefois cette forme produit des inflorescences tardives qui se rapprochent encore davantage du *Cratægus*, bien que les feuilles soient toujours plus voisines de celles du Néflier. Dans quelques-unes des inflorescences groupées, les fleurs avortent complètement ou en partie sans donner de fruits. Les autres fournissent de toutes petites nèfles, à **œil** réduit.

Une singularité plus grande encore s'est montrée en 1924. Une inflorescence à fleurs semblables à celles du *Cratægus* s'est épanouie à l'extrémité d'un rameau de ces *Cratægomespilus* (fig. 1, pl. LXXXII), mais les fleurs n'ont jusqu'ici fourni aucun fruit.

Sur cette forme de *Cratægomespilus*, que j'ai dédiée au professeur **Lotsy** (I), j'ai, en 1924, observé pour la première fois un retour au *Cratægomespilus Rivieri*. Mais cette disjonction est très rare sur les *Cratægomespilus Bonnierii* tandis qu'elle est très fréquente chez le *Cratægomespilus Bruni*.

Les rameaux du *C. Bruni* présentent, comme chez les précédentes *C. Bonnierii* et *C. Lotsyi*, des parties allongées, d'abord feuillées et normales, qui ensuite donnent une seconde partie avec des feuilles réduites ou avortées, puis enfin une partie terminale avec des feuilles normales (fig. 2 et 3, pl. LXXXII). Cette disposition se trouve quelquefois aussi, mais moins nette, chez le *C. Rivieri*.

Les pousses de l'année sont disposées à angle droit sur celles de l'année précédente et fortement pleureuses, comme toutes les formes grêles du Néflier de **Saujon**.

Les fleurs du *Cratægomespilus Bruni* sont comparables à celles du *Cratægomespilus Asnieresi* ainsi que ses inflorescences, ses

(t) Le professeur **Lotsy**, le botaniste hollandais bien connu, est venu, sur ma demande, en 1924, voir mes hybrides de greffe et contrôler mes expériences. Ayant reconnu la parfaite **sincérité** de celles-ci et de Ines descriptions, il m'a, ainsi que les professeurs **Bateson**, **Weiss**, etc., autorisé à invoquer son **témoignage** s'il en (tait besoin.

fleurs et ses fruits, mais ceux-ci sont plus petits. Sur la plante mère, elles s'épanouissent et fructifient bien; il en est de même des exemplaires greffés en place à Rennes. Mais ayant transplanté des exemplaires qui se gênaient faute de place, j'ai constaté un fait bizarre que j'avais déjà observé sur des Framboisiers tardivement transplantés : les fleurs sont restées rudimentaires et ne se sont plus épanouies (fig. 640). Cependant j'ai trouvé acci-

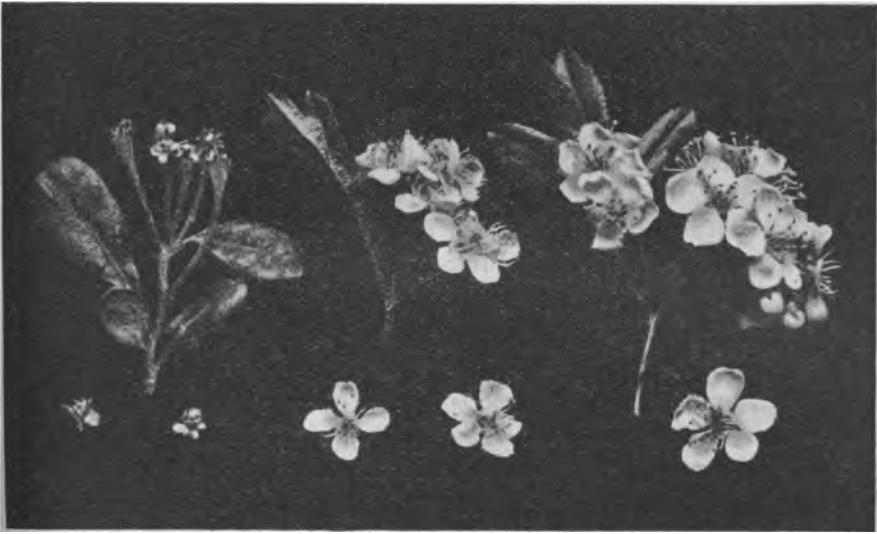


FIG. 640. Inflorescence et fleurs avortées de *Cratogeomyspilus Bruni*, à gauche de la figure; à droite fleurs tétramères et pentamères de taille variable, mais bien épanouies.

dentellement depuis une ou deux fleurs d'apparence normale certaines années, mais elles n'ont pas fructifié et cette forme stérilisée semble stabilisée.

Enfin j'ai constaté chez cette dernière forme la présence d'un bourgeon mixte formé de deux parties soudées sectorialement, l'une appartenant au *Cratogeomyspilus Bruni*, l'autre au *Cratogeomyspilus Rivieri*, c'est-à-dire au retour de l'hybride de greffe au parent *Cratægus*. Par la suite, les deux moitiés du bourgeon à structure sectoriale se sont dédoublés et se sont développés

chacun de leur côté sans donner ultérieurement de nouvelles disjonctions. Cela ne veut pas dire qu'il ne s'en produira pas par la suite.

* *Néflier* de Tomba. — Le Néflier de Tomba a été découvert en juin 1913 par Angelo Manaresi (1). Greffé depuis de nombreuses années, il se trouve dans les haies de la ferme de Tomba, paroisse de Santa Lucia, province de Forli. C'est un arbre assez gros : l'hypobioté avait, en 1913, une circonférence de m. 57 et l'épibioté, o m. 74, un peu au-dessus du bourrelet. Sur celui-ci s'était développée la branche hybride de greffe, âgée de 5 ans en 1915. Elle avait à ce moment I m. 74 de long et o m. 053 de tour à sa base. Dépourvue d'épines, elle portait des feuilles stipulées semblables pour la grandeur à celles de l'Aubépine, mais de forme et d'aspect différents.

Les premières petites feuilles de chaque rameau sont obovales et mesurent en moyenne 9 mm. de long sur 6 mm. de large; elles augmentent progressivement de grandeur en changeant de forme, si bien qu'on trouve des feuilles à 2, 3, 4 ou 5 lobes arrondis. Ce sont celles-ci qui sont de beaucoup les plus fréquentes : elles ont en moyenne un limbe long de 43 mm. sur 33 mm. de large; elles sont obovales-cunéiformes, incisées-lobées, et la base de leur limbe se confond avec le pétiole long en moyenne de 16 mm.

Les deux faces, spécialement l'inférieure, et le pétiole sont munis de poils courts et nombreux. Elles ont une épaisseur plus grande que celle de l'Aubépine, car celles-ci mesurent en moyenne 137 mm. quand celles-là ont 165 mm. Elles portent de petites stipules lancéolées.

Les jeunes pousses sont pubescentes; celles de 2 ans et plus ont au contraire l'écorce glabre, de couleur brune ou blanc cendré. Par ces caractères, cette forme ressemble bien au *Cratægomes*.

(1) Angelo MANARESI, *Un nuovo ibrido d'innesto*, Modena, 1913. — Extrait da a *Le Stazioni Sperimentali Agrarie Italiane*, dirigée dal D* G. Lopriore (vol. XLVIII, 1915, da pag. 513 a pag. 524). Je reproduis ici presque textuellement les descriptions de cet auteur qui sont très importantes par la précision, la minutie et la nouveauté de certaines observations.

philus Asnieresi, mais elle en diffère jusqu'à un certain point par les caractères des fleurs et des fruits.

Au printemps de 1914, cette branche présenta, pour la première fois, plusieurs bourgeons qui s'épanouirent à la fin d'avril et donnèrent 4 fruits. En 1915, au cours de la saison plus froide, la floraison se fit au début de mai. Les fleurs étaient semblables à celles de l'Aubépine, mais plus grandes et avaient une odeur analogue. Le diamètre de leur corolle oscillait entre 13 et 20 mm. avec une moyenne de 16 mm. ⁴ pour 36 fleurs; les pétales étaient blancs, presque ronds, parfois émarginés; les étamines étaient au nombre de 14 à 20 (moyenne de 74 fleurs 18 mm. 8); elles portaient des anthères d'abord de couleur jaune sale, puis brunes; les styles étaient au nombre de 1 ou 2; sur 87 fleurs examinées, 58 avaient deux styles et 29 un seul.

Le pollen, presque rond, avait un diamètre moyen de 48 u. (moyenne de 160 mesures). La germinabilité % de ce pollen, laissé pendant 16 heures à 20° centigrades dans des solutions sucrées de concentration diverses fut la suivante :

CONCENTRATION	SOLUTION DE GLUCOSE	SOLUTION DE SACCHAROSE
5	1,7	5,0
10	2,1	9,9
15	42,9	26,4
20	2,5	53,3

Les fleurs étaient réunies en corymbes simples ou composés, au nombre de 2 à 13, d'après l'examen des inflorescences en 1914 et 1915. Les pédoncules étaient plus gros, velus et portaient une ou deux fleurs. A la base du corymbe étaient insérées de 7 à 10 feuilles dont les premières étaient ovales et avaient une longueur, y compris le pétiole, de 6 mm. pour la plus basse et de 26 mm. pour la plus haute, tandis que les suivantes sont trilobées, longues de 33 à 50 mm. et munies de stipules.

Les fruits produits par ce *Crotaegomesphilus* avaient une forme ovale-sphérique, un épiderme brun et rude, une longueur de 11

à 12 mm. et un diamètre de 10 à 11 mm. Ils étaient portés par un pédoncule très velu, long de 12 à 13 mm. et munis à leur sommet des lobes du calice limitant un petit œil réceptaculaire ombilico-déprimé, sur le fond duquel persistaient les styles desséchés. Ils contenaient à l'intérieur deux noyaux de forme grossièrement ovale, aplatis à un bout, longs de 8 mm., larges de 5 et épais de 3 à 4.

Comparant à cette forme du *Cratogeomys pilus* de Tomba, le *Cratogeomys pilus Asnierei*, Angelo Manaresi donne les chiffres suivants qui permettent de saisir facilement les différences existant entre ces deux formes d'hybrides de greffe.

Dans le *Cratogeomys pilus Asnierei*, la corolle avait un diamètre de 16 à 25 mm. (soit 21 mm. I pour une moyenne de 20 fleurs examinées); les étamines étaient au nombre de 14 à 21 (moyenne 18 mm. 3 pour ⁵⁷ fleurs); il existait 1 ou 2 styles, plus rarement 2 et 3 et 1 à 4). Le pollen avait un diamètre moyen de 51 μ . Les corymbes étaient composés d'un nombre variable de fleurs sur 142 examinés, cela varia d'un minimum de 1 à un maximum de 31, avec une moyenne de 8,9. Chaque pédoncule, gros et velu, portait de 1 à 4 fleurs.

Les nombreux fruits de *Cratogeomys pilus Asnierei* examinés avaient une longueur de 8 à 11 mm., un diamètre de 8 à 10 mm. et contenaient un seul noyau de forme parfaitement ovale, long d'environ 6 mm. à 6 mm. 1/2 avec un diamètre de 4 à 4 mm. 1/2.

Pour la comparaison, il faut rappeler que la couleur des fleurs d'Aubépine *hypobiote* avait un diamètre de 13 à 16 mm., que les étamines étaient au nombre de 19 à 21 et portaient des anthères d'abord rouges puis brunes, que le style était presque toujours unique. Les corymbes composés étaient formés de nombreuses fleurs (1 à 45, en moyenne 14,9) et souvent portaient en même temps qu'elles, aussi de petites feuilles. De plus chaque pédoncule était garni de 1 à 5 fleurs.

Le Néflier de Tomba est non seulement, avec le Néflier de *Saujon*, la preuve que l'apparition spontanée d'hybrides de greffe entre deux espèces peut se renouveler; contrairement à, ce qu'a

dit Hans Winkler (1), mais il montre le peu de fondement de l'hypothèse si longtemps soutenue par des naturalistes qui ont conclu à des erreurs de greffage et à l'emploi inconscient d'hybrides sexuels comme symbiotes.

Pour les *Crataegomespilus*, il faudrait admettre que, à Bronvaux comme à Saujon et à Tomba, l'on se soit entendu pour faire la même erreur, ce qui est impossible étant donné que les trois greffages ont été faits en des pays différents et à des époques très éloignées. Même s'il en eût été ainsi par une coïncidence vraiment extraordinaire, cela n'expliquerait pas que les formes hybrides de greffe, bien qu'offrant des ressemblances incontestables, présentent cependant des différences importantes, tant pour la morphologie externe que pour la structure anatomique.

Comme l'a dit avec raison Costantin (2) : « il ne faut pas faire jouer au hasard un rôle qu'il ne peut assumer. »

Le Néflier de Tomba a été abattu par un orage pendant la guerre. Les Aubépines greffées avec ses principales formes ont été détruites également à cette époque par la négligence du jardinier qui s'était chargé de les soigner. Leur stabilité n'a pu être étudiée depuis.

Cet hybride de greffe a été désigné par le professeur Lopriore sous le nom de *Crataegomespilus Manaresii*.

* *Structure des fruits et des sépales des Néfliers de Bronvaux et de Saujon*. — A la suite de ses recherches et de celles de Buder, Erwin Baur a prétendu que les « sogenannt » hybrides de greffe sont des « Chimères périchinales individuelles », c'est-à-dire se rapportant intérieurement à une espèce parente, extérieurement à l'autre.

(1) D'après cet auteur, « le Cytise (l'Adam et les autres Chimères nées spontanément ne sont nées qu'une fois et appartiennent au mine individu » (*Die Chimärenforschung*, p. 17. Hans Winkler avait cependant connu l'existence du Néflier de Saujon, que j'avais décrit en 1909 dans les Comptes rendus de l'Académie (les Sciences, la Revue bretonne (le Botanique et dans mon ouvrage sur « *La question phylloxérique* », loc. cit.

(2) COSTANTIN, *Le transformisme appliqué à l'Agriculture*, p. 243, 1906.

C'est ainsi que le *Cytisus Adami* est un *Cytisus Laburnum* recouvert d'un épiderme de *Cytisus purpureus*; le *Cratægomespilus Dardari* est un *Cratægus monogyne* recouvert de deux couches (épiderme et couche sous-épidermique) de *Mespilus*; le *C. Asnieresii* est un *Cratægus* recouvert d'une seule couche d'épiderme de *Mespilus*. Les différences qui se présentent chez ces êtres se comprennent en considérant le nombre considérable des variétés existant dans l'espèce *Cratægus* (1).

Les retours à l'un des parents s'expliquent, selon Hans Winkler, en admettant que les sommets végétatifs, probablement sous l'influence d'agents extérieurs, viennent à être constitués par un seul composant au lieu de l'être par les deux parents. Cette hypothèse n'éclaircit pas beaucoup la question.

Il était intéressant de voir si vraiment les *Cratægomespilus* présentent la structure *périclinale* dans tous leurs organes quand, ainsi que je l'ai indiqué dès 1898, certains de ceux-ci présentent nettement, dans leur morphologie externe, des caractères *intermédiaires* entre ceux des parents et passent par toutes les transitions de l'un à l'autre. A ce point de vue j'ai étudié (1914) les fruits et les sépales du calice chez les Néfliers de Bronvaux et de Saujon (2). Or, leur structure ne correspond pas avec la structure *périclinale* indiquée par Hans Winkler, Erwin Baur et Buder (3).

Le fruit du *Cratægus*, à maturité, possédait un épiderme rempli de pigment sous lequel se trouvait un parenchyme formé de cellules régulières et dont quelques-unes renfermaient elles-mêmes du pigment. Il n'y avait pas de cellules pierreuses ni de liège sous-épidermique, comme chez le fruit du Néflier, et c'est là un caractère très important (fig. 641).

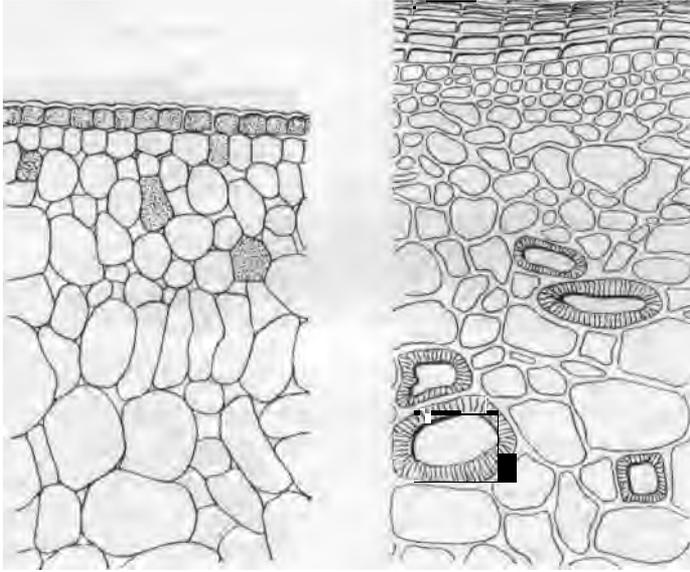
Le fruit du Néflier présentait au contraire un liège épais qui prenait la place de l'épiderme exfolié. En dessous se trouvait un

(1) Erwin BAUK, *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*, 1911, p. 238, Tafel VIII. — Dans cet ouvrage, Baur semble n'avoir connu que mon travail paru en 1898 sur *La variation dans la greffe o.*

(2) Lucien DANIEL, *L'hybridation asexuelle*, loc. cit., p. 35 n° 45. Les figures anatomiques que je reproduis ici sont tirées de ce Mémoire

(3) *Lie. di.*

parenchyme à cellules d'abord étroites puis grandissant ensuite tout en restant inégales. Ça et là se voyaient des amas de **sclérites** irréguliers caractéristiques de l'espèce *Mespilus* et plus ou moins volumineux, mais il n'y avait pas de cellules à pigment (fig. 642). Les différences spécifiques étaient donc bien nettes.



641

642

FIG. 641. Portion de la coupe transversale du fruit du *Crataegus oxyacantha*. Les cellules à pigment sont pointillées; il n'y a pas de **sclérites**. — FIG. 642. Portion de la coupe transversale du fruit du *Mespilus*. Il renferme des **sclérites** mais est dépourvu de pigment rouge.

Chez le fruit du *Crataegomespilus Asnièresi*, entièrement couleur de nèfle, l'épiderme, à maturité, disparaissait et était remplacé par d'épaisses couches de liège sur toute la surface (fig. 643). Dans les fruits qui étaient en partie couleur de nèfle et en partie rougeâtres avec passage gradué des couleurs, comme cela existait en 1913 au moment où je faisais ces recherches, on trouvait dans la région colorée en rouge un épiderme persistant avec du pigment rouge et ça et là, dans la chair, des cellules pigmentées. Dans la partie couleur de nèfle, le fruit m'a pré-

senté, mais rarement, quelques sclérites. Ces fruits contenaient de l'amidon et de nombreux cristaux d'oxalate de chaux en oursin ou prismatiques.

La structure du fruit chez le *Cratægomespilus Asmeresi* ne concordait donc point complètement avec l'hypothèse périclinale.

La coupe transversale du fruit chez le *C. Bonnierii* était en tout semblable à celle du *Mespilus*, l'un de ses parents (fig. 644); c'est

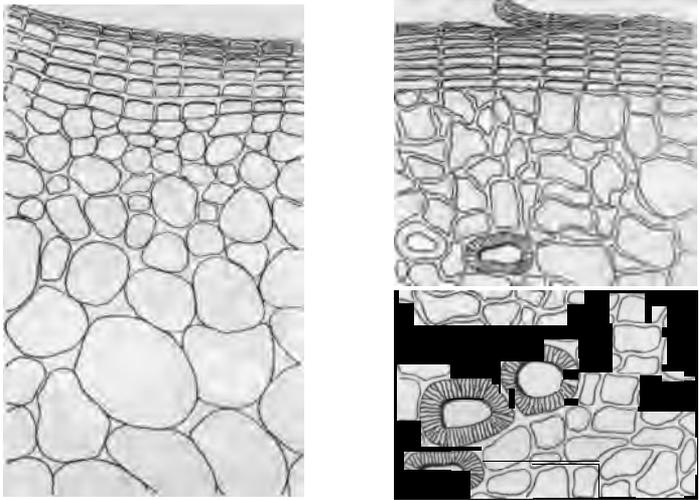


FIG. 643. Portion de la coupe transversale du fruit de *Cratægomespilus Asmeresi*. Rarement du pigment et très rares sclérites dans quelques cas exceptionnels. — FIG. 644. Portion de la coupe transversale du fruit de *Cratægomespilus Bonnierii*. On y voit des sclérites abondants dans une partie qui devrait être du *Cratægus* pur si la disposition des tissus parentaux était vraiment périclinale. Donc ce n'est pas le cas.

en vain que j'y ai cherché sous les caractères (forme et pigment) de l'autre parent, le *Cratægus oxyacantha*. Il y avait (rarement) des traces d'amidon. L'absence des tissus de ce parent dans les couches situées sous le liège épais, ainsi que la présence de cellules scléreuses (sclérites caractéristiques) de *Mespilus* dans des couches de parenchyme qui devraient être du *Cratægus* pur, sont aussi en opposition formelle avec l'hypothèse de la structure périclinale de ce *Cratægomespilus*.

[l'examen anatomique des coupes transversales des sépales faites à des niveaux comparables chez ces hybrides de greffe était tout aussi instructive et démonstrative.

Chez le *Crataegus oxyacantha*, la coupe transversale du sépale était toujours ou presque h symétrie bilatérale (fig. 645). Sur les

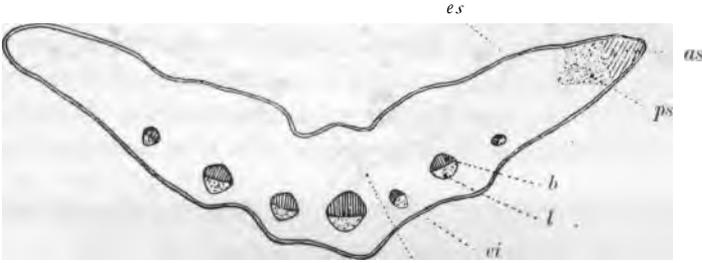


FIG. 645. Coupe transversale schématique d'un sépale du fruit chez le *Crataegus oxyacantha* autonome : *as*, aile scléreuse ; *ps*, parenchyme scléreux ; *es*, épiderme supérieur ; *ei*, épiderme inférieur ; *b*, bois ; *l*, liber ; *p*, parenchyme.

côtés existaient des ailes membraneuses plus ou moins développées donnant quelquefois du parenchyme scléreux d'un seul côté (fig. 645) ou des deux côtés à la fois. Le nombre des nervures latérales était variable.

Sur les deux faces du limbe et des nervures il n'existait pas de poils quand le sépale avait achevé sa croissance. Les faisceaux

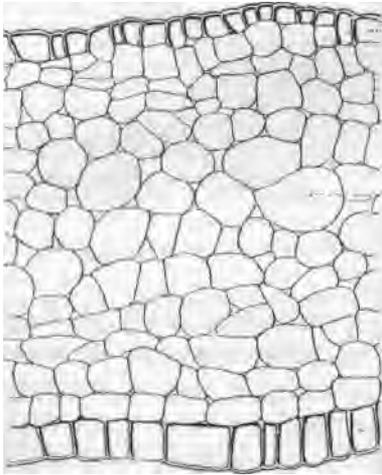


FIG. 646. Portion de la coupe transversale du sépale de *Crataegus*.

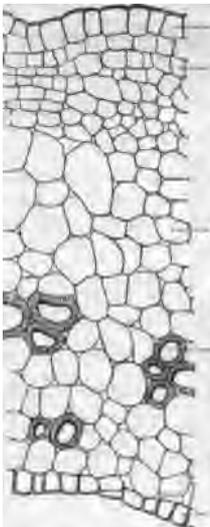
libéroligneux n'avaient pas d'arc de **sclérenchyme** au-dessus du liber. Le parenchyme était sensiblement homogène et arrondi, les épidermes inégaux, l'inférieur plus grand que le supérieur (fig. 646).

Dans le Néflier à gros fruits, la symétrie était également presque bilatérale (fig. 647). Sur les côtés existaient aussi des



FIG. 647. Coupe transversale schématique d'un sépale du fruit de *Mespilus*.

ailes membraneuses parfois scléreuses. Le parenchyme était homogène et contenait de nombreux **sclérites** ; les faisceaux **libéroligneux** possédaient un arc de **sclérenchyme** au-dessus du liber, à la face inférieure de la feuille. Les épidermes étaient inégaux, le supérieur plus grand que l'inférieur; tous deux étaient recouverts de longs poils caractéristiques. Ils étaient complétés par un hypoderme **collenchymateux** passant au parenchyme scléreux surtout développé à la face supérieure du sépale (fig. 648).



648



649

FIG. 648. Portion de la coupe transversale du sépale de *Mespilus*. — FIG. 649. Coupe transversale schématique d'un sépale de *Crataegomespilus A snieres*;

Les sépales du *Cratagomespilus Asnieresii* que j'ai examinés (fig. 649) étaient souvent à symétrie bilatérale moins nette ou parfois même nettement asymétriques, l'une des parties séparées par la nervure médiane étant moins développée que l'autre.

Les épidermes étaient velus tous les deux et sensiblement égaux, mais les poils les plus grands se trouvaient sur la face inférieure et sur la saillie de la nervure médiane. Les faisceaux libéroligneux disséminés dans un parenchyme homogène, n'avaient pas d'arc de sclérenchyme et ne présentaient pas d'hypoderme collenchymateux, ni d'ailes scléreuses dans les échantillons étudiés en 1913 (fig. 650).

Chez les sépales du *Cratagomespilus Bonnierii*, à couleur de nêfle sur toute leur surface, dressés puis rabattus sur l'œil du fruit, épaissis et courts (fig. 633), la coupe transversale (fig. 651) était très particulière et très intéressante.

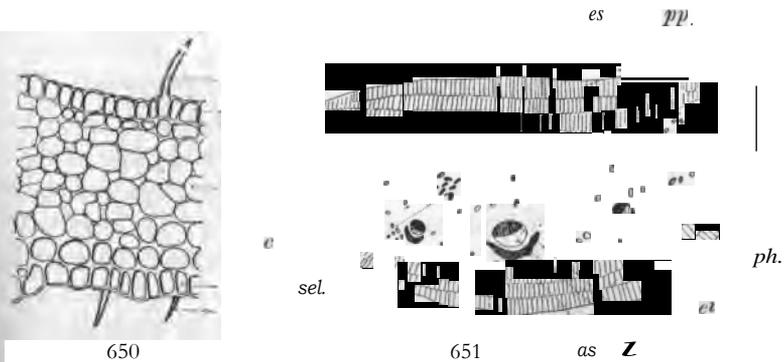
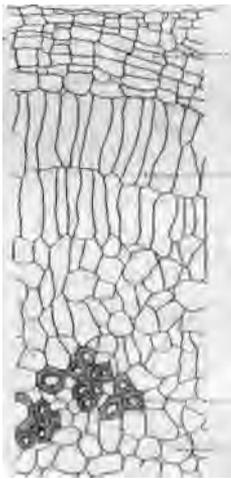


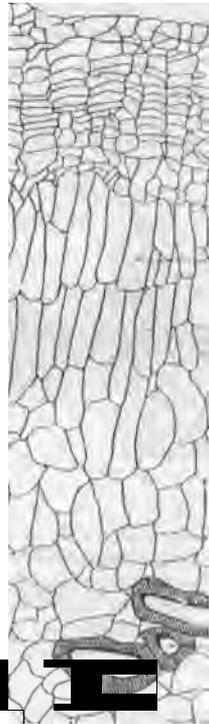
FIG. 650. Portion de la coupe transversale du sépale de *C. Asnieresii*.
 FIG. 651. Coupe transversale schématique (l'un sépale de *Cratagomespilus Bonnierii* : *es*, épiderme supérieur; *pp*, parenchyme palissadique; *ph*, parenchyme homogène; *ei*, épiderme inférieur; *c*, cellules scléreuses peu épaissies; *se*, sclérites épaissies; *as*, arc de sclérenchyme du faisceau de la nervure médiane; *l*, liber; *b*, bois; *p*, poils sur les deux faces.

Elle se différençait des deux précédentes par l'absence complète d'ailes scléreuses, par sa grande épaisseur et par sa forme demi-cylindrique aplatie à la base. L'épiderme était en grande partie exfolié, mais là où il avait persisté, il portait des poils abondants et irrégulièrement disposés.

Sur les faces du sépale, l'épiderme avait donc disparu. Latéralement, il était remplacé par du collenchyme hypodermique peu étendu; sur la face supérieure et sur la face inférieure, par du liège très développé surtout à la face supérieure (fig. 651 et 653). De même, sur les deux faces et faisant suite au liège s'observaient des couches très développées de parenchyme palissadique remplis de grains de chlorophylle et des sclérites de tailles variées, plus grands à la face supérieure (fig. 653) qu'à la face inférieure (fig. 652). Ces sclérites n'auraient pas existé si la partie intérieure du sépale appartenait au parent *Crategus*.



652



653

FIG. 652. Portion grossie de la partie inférieure de la coupe du sépale de *C. Bonnierii*. — FIG. 653. Portion grossie de la partie supérieure de la coupe du sépale de *C. Bonnierii*.

Cette structure spéciale au *C. Bonnierii* est des plus intéressantes, car avec le caractère du parent *Mespilus* se trouvent des caractères essentiellement nouveaux n'existant ni chez l'un ni chez l'autre parent.

Rappelons une fois de plus ici que ces formations nouvelles, tout comme les structures intermédiaires observées dans la morphologie externe ou interne (Lucien Daniel, Weiss, Haberlandt, etc.) ne devraient pas exister si les *Crataegomespilus* avaient vraiment la structure périclinale qu'ont indiquée Baur, Meyer, etc.

Elles se comprennent au contraire fort bien si l'on admet, comme Gärtner, Darwin et moi-même, que ce sont des hybrides mosaïques de greffe présentant un parallélisme avec les hybrides mosaïques sexuels. En effet, ceux-ci peuvent donner, accidentellement aussi, naissance à des caractères nouveaux qu'on ne trouve pas chez leurs générateurs (1).

c) LÉGUMINEUSES. — C'est dans cette famille que rentre le fameux *Cytisus Adami* qui a donné lieu à tant de discussions.

Une des meilleures descriptions est celle qu'a donnée Delage, à un moment où l'on ne connaissait pas encore le Néflier de Bronvaux et où l'immense majorité des naturalistes se refusait à admettre l'existence des hybrides de greffe (2).

« L'histoire si curieuse du *Cytisus Adami*, dit-il, mérite d'être rappelée avec un peu plus de détails qu'on ne le fait habituellement. En 1825, un simple jardinier du nom d'Adam greffa un simple morceau d'écorce (écusson) du *Cytisus purpureus*, espèce petite et délicate, sur le *Cytisus Laburnum*, arbre rustique et de bonne taille, dans le dessein de le rendre plus vigoureux.

Le bourgeon que portait ce morceau d'écorce resta dormant pendant un an, puis donna plusieurs rameaux. L'un de ceux-ci,

(1) Des faits de même ordre se rencontrent aussi, ainsi qu'on le verra dans le sous-chapitre V, consacré à l'hérédité, chez certains descendants de plantes greffées (Haricots vivaces; Topinambour à tubercules aériens, à racines tuberculeuses, etc.).

(2) Yves DELAGE, *Structure du protoplasma et théories de l'hérédité*, 1894; *L'hérédité*, 1903.

beaucoup plus fort que les autres, fut vendu par Adam, avant sa floraison, comme une variété du *Cytisus purpureus*, et ce n'est que plus tard que se montrèrent, sur les rejetons de ce rameau, les particularités que nous allons décrire.

» La plante se comporte d'abord comme un arbrisseau ou un arbuste peu différent d'aspect du *Cytisus Laburnum*, mais ses rameaux, plus petits, portent des feuilles très foncées, des fleurs plus rares, d'un rouge rabattu de jaune ou *panachées* de jaune et de rouge (Voir pl. XXXI *his*, où sont figurées les feuilles et les fleurs de l'hybride de greffe et de ses deux parents). Elles sont toujours stériles, soit entre elles, soit entre les formes parentes.

n De temps en temps, une année ou l'autre, il pousse un rameau vigoureux de *Cytisus Laburnum*; puis, quand l'arbre est devenu plus vieux, il pousse des rameaux de *Cytisus purpureus*; parfois ce sont ceux-ci qui se montrent les premiers.

» Ces fleurs de *C. Laburnum* et de *C. purpureus* ne sont cependant tout à fait semblables à celles de ces espèces pures (i) et il en est de même de leurs produits obtenus par semis. Elles montrent un certain degré de métissage, mais sans cesser d'être parfaitement fertiles.

» Plus l'arbre est vieux, plus les rameaux des formes parentes l'emportent, par leur nombre et leur force, sur ceux de la forme mixte. n

On peut ajouter à cette description quelques autres faits intéressants. J'ai, en 1926, observé sur des fleurs du *Cytisus Adami* la disjonction des caractères parentaux très nette chez les pétales (pl. XXXI *bis*). La moitié du petit pétale bleu pourpre du *Cytisus purpureus* était accolée à la moitié beaucoup plus grande du pétale jaune du *Cytisus Laburnum*. La structure, au lieu d'être *périclinale*, devenait *sectoriale*, montrant ainsi qu'il s'agit bien d'un hybride mosaïque de greffe.

Sur le Cytise d'Adam, comme chez les autres hybrides de

(r) Ceci concorde avec les retours observés sur les *Cratogeomys pilus* et est en opposition avec l'opinion de *Johannsen* relative à la conservation du génotype chez les retours (l'hybrides de greffe).

greffe, il est fréquent de rencontrer des accidents tératologiques, dont les plus communs sont les fasciations. Cela n'a rien de surprenant pour celui qui connaît l'influence du greffage sur la production des monstruosités (1).

Caspary a fait remarquer que ce singulier végétal est fertile par l'étamine et stérile par l'ovule, ce qui ne se voit pas, selon lui, chez les hybrides sexuels. Ce fait a été confirmé par Guignard (2).

Yves Delage considère le Cytise d'Adam comme un hybride de greffe et fait valoir les arguments suivants à l'appui de son opinion :

« Malgré la netteté des commémoratifs (qui viennent d'être rapportés), des incrédules ont objecté que la plante pouvait provenir simplement d'un croisement sexuel qui aurait une fois par hasard réussi. A cela Focke (3) répond que, chez les Légumineuses, les espèces, même voisines, sont rarement fertiles entre elles et celles qui diffèrent au même point que les deux Cytises en question ne le sont jamais, en sorte que cette stérilité n'est pas seulement un fait mais vérifie une règle sans exceptions. D'autre part, on sait que les hybrides sexuels d'espèces très différentes ont des caractères constants et qu'un polymorphisme comparable à celui du *Cytisus Adami* ne se rencontre que chez les métis fertiles des variétés très voisines.

D Par tous ses caractères, le *Cytisus Adami* se comporte comme un être exceptionnel et nullement comme un hybride sexuel ordinaire. La formation des rameaux des espèces parentes, de plus en plus dominants à mesure que la plante avance en âge, si elle s'explique par la réversion, plaide contre l'origine sexuelle de la plante, car une réversion aussi accentuée est aussi rare chez les hybrides qu'elle est commune chez les métis.

» Si elle ne s'explique pas par la réversion, mais par le fait que la plante n'est que partiellement hybride et contient à la fois du plasma pur des formes mères et du plasma mixte, cela exclut

(1) Voir Lucien DANIEL, *Observations sur la greffe* (Bull. de la Soc. scient et méd. de l'Ouest, 1902, p. ii).

(2) GUIGNARD,

(3) FOCKE, *Die Pflanzen-Mischlinge*, 1881.

radicalement l'idée d'une origine sexuelle. Dans ce faible degré de métissage, des fleurs fertiles s'expliqueraient par une réaction analogue à l'influence du sujet sur le greffon. »

d) SOLANÉES. — Le greffage des Solanées, en particulier celui des espèces de *Solanum* entre elles, a depuis longtemps fourni des variations considérées par les uns comme des **symbiomorphoses** et par d'autres comme des hybrides de greffe. Telles sont les transmissions des caractères de forme des fruits chez mes greffes d'Aubergine et de Piment sur Tomate (fig. 60i à 605 et pl. LXVII et LXVIII), et celles de diverses races de Tomate greffées entre elles (fig. 607).

On peut ranger dans la même catégorie des formes de passage entre les **symbiomorphoses** et les hybrides de greffe proprement dits, les modifications des Pommes de terre greffées décrites comme hybrides de greffe par HIRCHE (i). Ces modifications furent présentées par leur **obtenteur** à la Société d'Agriculture d'Allemagne et les plus intéressantes furent mises au commerce. Il n'est pas sans intérêt de rappeler les variations de même ordre citées par DARWIN (2) et l'obtention en France de la Pomme de terre Edouard Lefort à la suite du greffage.

Cependant j'ai préféré faire rentrer ces modifications dans la catégorie des **symbiomorphoses** et non dans les hybrides de greffe, car leur origine est certainement différente et ne correspond ni à une juxtaposition ni à une fusion cellulaire.

Aujourd'hui, on connaît plusieurs exemples d'hybrides de greffe obtenus par le greffage de la Tomate et d'autres espèces de *Solanum*. Tous cependant, bien qu'on ait considéré la décapitation au niveau du bourrelet comme la méthode par excellence d'obtention des hybrides de greffe, ceux-ci sont restés, comme je l'avais dit (3), très exceptionnels; il y a **tout lieu** de croire qu'ils

(s) Voir « Revue horticole », Paris, 1909, p. 371.

(2) DARWIN, *loc. cit.*

(3) j'ai en effet dit textuellement dans mon Mémoire présenté en 1901 III Congrès international de Viticulture de Lyon : « L'hybridation asexuelle n'est ni constante, ni régulière, ni très fréquente, pas plus qu'elle n'existe identiquement dans tous les genres d'une même famille ou dans toutes les espèces d'un même genre » (*loc. cit.*, p. 341).

le resteront tant qu'on ne connaîtra pas exactement leur genèse et les conditions de milieu à réaliser pour les produire à coup sûr.

Parmi les hybrides de greffe de *Solanum*, les premiers en date ont été obtenus et décrits par Hans Winkler (1) et offrent beaucoup d'intérêt. Ce sont des hybrides de greffe entre la Morelle noire (*Solanum nigrum*) et la Tomate (*Solanum Lycopersicum*).



FIG. 6.54. La *Solanum tubigense* (Les parties correspondant à la Tomate sont en blanc; celles qui correspondent à la Morelle noire sont en pointillé.) (D'après Hans Winkler).

La pousse de l'un d'eux se montra dès le début (fig. 654) divisée en deux moitiés bien distinctes. Les organes qui se développèrent latéralement correspondaient, d'un côté de la tige, à la Morelle noire, et de l'autre côté, à la Tomate.

(1) Hans WINKLER, *loc. cit.*

D'autre part, les pousses qui s'étaient formées sur la ligne de séparation des deux moitiés ainsi constituées (c'est-à-dire sur les deux génératrices diamétralement opposées) offraient des caractères tout à fait différents.

L'une avait l'allure et la structure d'une pousse de Tomate, mais elle était entièrement glabre comme celles de la Morelle noire; elle fut désignée par Hans Winkler sous le nom de *Solanum Koelreuterianum*.

L'autre avait, au contraire, la structure et l'allure de la Morelle noire, mais elle était ciliée et velue comme chez la Tomate. A cette seconde forme fut donné le nom de *Solanum tubingense*.

Ce n'est pas tout : à une certaine hauteur de la tige principale, la division longitudinale cessait brusquement et il s'était produit là une pousse très curieuse dans laquelle les deux couches extérieures étaient du *Solanum nigrum* tandis que tout le reste était du *S. Lycopersicum*. Or, comme la Tomate a une végétation beaucoup plus vigoureuse et plus rapide que la Morelle, il en résultait que les feuilles prenaient une forme recourbée, les cellules externes se développant plus lentement que les internes qui se trouvaient comprimées.

L'hybride de greffe constitué par cette pousse fut désigné par Hans Winkler sous le nom de *Solanum Gaertnerianum*.

L'influence des deux parents apparaissait ainsi très nettement dans les conformations des feuilles; elle se manifestait aussi dans les fleurs et les fruits. Toutefois, en 1910, d'après Heuer, le *S. Koelreuterianum* n'avait pas encore donné de fruits. Le *S. tubingense* donna des fruits rappelant ceux de la Tomate sensiblement comme couleur, mais avec la forme et la grosseur de la Morelle. Quant au *S. Gaertnerianum*, il produisit des fruits ayant la forme de ceux de la Tomate, la couleur de la Morelle et une grosseur intermédiaire entre les deux.

Heuer présenta ces formes en 1910 à la Société royale d'Horticulture de Berlin (i) ainsi que d'autres hybrides de greffe obtenus par lui entre l'Aubergine (*Solanum Melongena*) et la Tomate.

(i) HEUER, *Gartenflora*, 1910.

Sur 500 greffes analogues qu'il avait exécutées, trois seulement avaient présenté nettement le caractère d'hybride de greffe, tandis que la proportion était un peu plus grande dans les greffes effectuées par Flans Winkler.

Les hybrides ainsi obtenus participaient encore des deux parents. La structure générale de la plante et la forme des feuilles correspondaient assez bien à celles de la Tomate, mais les organes portaient des cils fins comme chez l'Aubergine au lieu des poils glanduleux caractéristiques de la Tomate. Ces plantes étaient de petite taille et n'avaient pas encore fleuri à ce moment.

Une autre greffe entre *Solanum Dulcamara* (Douce Amère) et Tomate donna une plante qui, par sa structure, rappelait absolument la Douce Amère, mais dont la couche épidermique était celle de la Tomate avec ses poils caractéristiques (t) : l'aspect de la plante était assez analogue à celui du *Solanum tubingenae*.

Comme chez le *Cytisus Adami* et les *Cratogeomys pilus*, les hybrides de greffe obtenus par Heuer montraient une tendance à retourner à l'un ou à l'autre des deux parents, mais cette tendance était surtout accusée chez l'hybride de greffe entre Tomate et Aubergine. Parfois des pousses entières reproduisaient celles de l'une des espèces greffées; ces pousses furent supprimées en vue de conserver à l'hybride de greffe la pureté de ses caractères.

Récemment, Jørgensen et Crane (2) ont, par la méthode de Flans Winkler, obtenu eux-mêmes de nouveaux hybrides de greffe entre la Morelle et la Tomate ainsi qu'entre le *Solanum sysimbrifolium*, la Morelle et la Tomate.

Cinq catégories de ces formes ont été décrites par eux : *S. Lycopersicum-guineense*, *S. Lycopersicum-luteum*, *S. nigrum-sysimbrifolium*, *S. L. lycopersicum-nigrum* et *S. luteum-Lycopersicum*.

(1) Quiconque voudra bien se donner la peine de réfléchir et de comparer ces faits avec les transmissions de caractères rapportés dans le sous-chapitre III (Symbiomorphoses), sera frappé de la ressemblance des transmissions observées par Heuer et de celles que j'ai rapportées tant chez les plantes ligneuses que chez les plantes herbacées (Tomates et Aubergines, races de Tomates entre elles, etc.).

(2) *Loc. cit.*

Au point de vue de la morphologie externe, ces formes ont présenté des caractères rappelant plus ou moins ceux qu'avait observés Hans Winkler chez le *Solanum tubingense* et formes dérivées : pousses divisées en moitiés distinctes, feuilles appartenant, par moitiés aux deux parents (fig. 655 et 656), autres

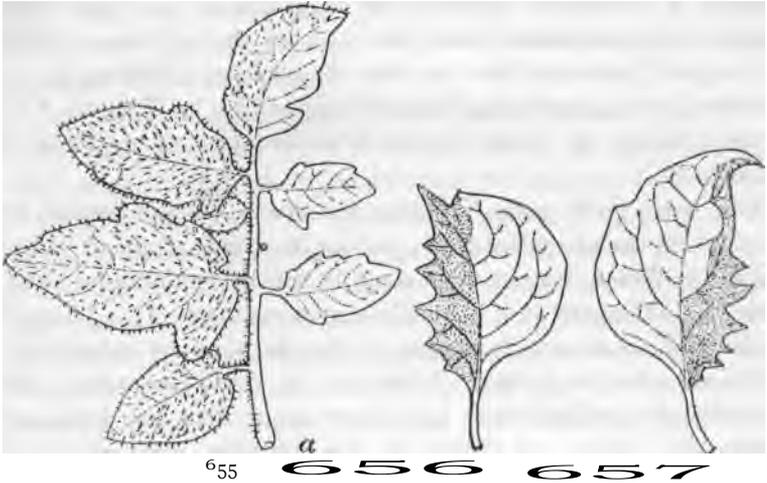


FIG. 655. Feuille du *Solanum lycopersicum-guineense*, mi-partie *Tomate* et mi-partie *S. guineense* (d'après Jorgensen et Crane). — F1°. 656. Feuille de *Solanum nigrum-sisymbriifolium*, mi-partie *S. nigrum* et mi-partie *S. sisymbriifolium* (d'après Jorgensen et Crane). — Fm. 657. — Autre feuille de *S. nigrum-sisymbriifolium* à disposition un peu différente des caractères parentaux (d'après Jorgensen et Crane).

feuilles présentant des plages irrégulières de caractères parentaux disposées comme les panaches marginales (fig. 656 et 657), feuilles de taille différente avec pétiole plus ou moins long (fig. 658 et 659) ou à limbes multiples portés par un limbe unique (fig. 660 a. b et c).

Jorgensen et Crane ont fait l'analyse cytologique d'abord au point de vue du nombre des chromosomes dans les pollens chez les parents de leurs hybrides et chez ceux-ci. Chez le *Solanum Lycopersicum* et chez le *S. sisymbriifolium*, il est de 12 (type haploïde); chez le *S. luteum*, de 24; chez le *S. guineense* et le *S. nigrum*, il est de 36.

L'analyse cytologique de quelques-unes des formes hybrides de greffe a été faite également pour les pollens. Chez le *S. nigrum-sysimbrifolium* et le *S. Lycopersicum-nigrum*, le nombre haploïde des chromosomes était de 36, comme chez le parent *S. nigrum*; chez le *S. luteum-Lycopersicum*, de 24 comme chez le parent *S. luteum*.

• Mais le fait le plus remarquable, c'est que dans la partie médiane du sommet de la racine du *S. Lycopersicum-guineense*,

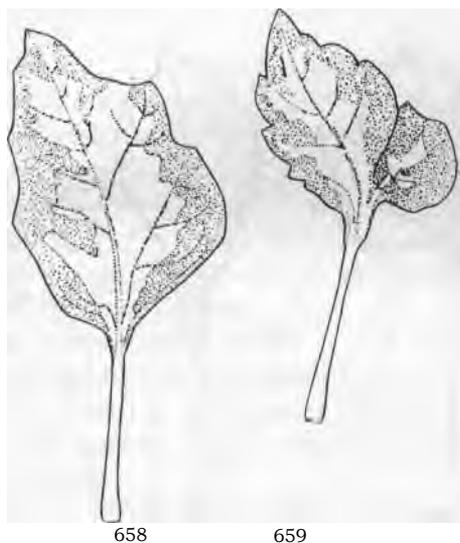


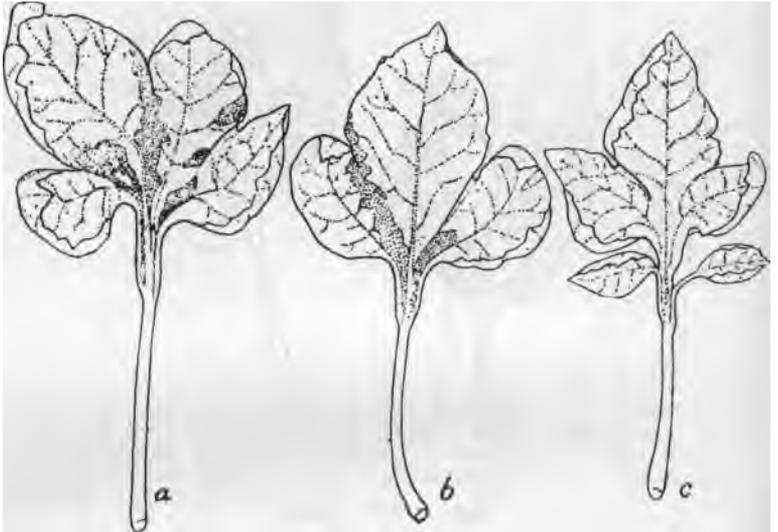
FIG. 658 et 659, Autres dispositions des caractères parentaux chez des feuilles de *S. lycopersicum-nigrum* (d'après Jørgensen et Crane).

le nombre diploïde des chromosomes était de 48, c'est-à-dire correspondait à la somme des nombres haploïdes des deux parents et non à celle des nombres diploïdes de ceux-ci comme dans les cellules des formes géantes ou au nombre diploïde d'un seul des parents chez les hybrides de greffe.

Ce résultat, comme il a été déjà dit précédemment (p. 1050), joint à celui du *S. Darwinianum* de Hans Winkler, montre bien que la réduction chromatique s'est faite à un moment donné à la suite de la fusion, au niveau du bourrelet, des noyaux de deux

cellules de méristème appartenant l'une au parent *S. Lycopersicum*; l'autre, au parent *S. guineense*.

L'instabilité des hybrides de greffe obtenus par Jorgensen et Crane s'est montrée assez grande. Il s'est produit, à la suite de leur multiplication par greffage, des changements dans le nombre des couches externes périclinales appartenant à l'un des parents des « réarrangements somatiques n qui offrent de l'analogie avec ceux que j'ai décrits sous le nom de « changements de



Fin. 660, *a*, *b* et *c*. Trois formes et dispositions des caractères parentaux chez le *S. lycopersicum-guineense* (d'après Jorgensen et Crane).

mosaïque » chez les Haricots, les Tomates, les Aubergines, les Vignes, les Rosiers et les arbres fruitiers greffés, dans le sous-Chapitre III, consacré aux Symbiomorphoses.

C'est une raison de plus de rapprocher, comme je l'avais fait en 1901, les symbiomorphoses et l'hybridation par greffe sous le nom général d'hybridation asexuelle, sans confondre toutefois les deux sortes de variations, bien qu'il y ait entre elles de nombreuses formes de passage.

2. — *Hybrides mosaïques de greffe nés au delà du bourrelet.*

On connaît aujourd'hui trois exemples de ces sortes d'hybrides apparus sur l'épibote à la suite de croissances par entraînement : deux appartiennent aux *Rosacées-Amygdalées*, le troisième aux Oléacées.

a) *AMYGDALÉES*

1. *Amygdalopersica*. — La première en date et la plus simple de ces formes est l'*Amygdalopersica Formonti* L. D., découvert en 1908 par M. Formont, à Montreuil-sous-Bois (1).

* *Amygdalopersica Formonti*. — Trois bourgeons d'Amandier se montrèrent sur une coursonne de Pêcher âgée d'au moins 15 ans et se trouvant à 3 mètres environ au-dessus du bourrelet de la greffe chez de vieux Pêchers, âgés de plus de 50 ans. Une Commission fut nommée pour vérifier le fait. Son rapporteur, G. Boucher, pépiniériste très compétent, tout en constatant la matérialité du fait, avoua ne pas pouvoir l'expliquer; il se garda bien d'émettre une opinion, mais il donna sur l'état des arbres des détails intéressants :

α Les Pêchers sur lesquels s'est produit le phénomène, dit-il, appartiennent à une très vieille variété de *Mignonne*. Le coursonnage est défectueux ainsi que la fertilité. Cette année (1910), ils ne portent pas un seul fruit. Cela n'a rien de surprenant, les bonnes variétés étant dans le même cas ou presque.

» Des racines de l'un de ces arbres furent reconnues pour être de l'Amandier. »

Les deux Pêchers porteurs de pousses d'Amandier étaient voisins l'un de l'autre et manifestaient des signes de décrépitude. En 1911, un des rameaux d'Amandier nés sur le Pêcher

❑) G. BOUCHER, *Rapport sur un cas d'apparition spontanés de rameaux d'Amandier sur des Pêchers chez M. Formont* (Journal de la Soc. nat. d'Hort. de France, 1910). Rapport déposé le 28 juillet 1910. A Châtenay on a décrit un autre exemple (Journal de la Soc. nat. d'Hort. de France, 1912).

donna des fleurs blanches, plus grandes que celles du Pêcher *épibioté* qui étaient rose vif. Des fruits se formèrent, ressemblant à de longues amandes, mais ils tombèrent après avoir atteint une longueur de 1 cm. 5 à 2 cm. (1).

Depuis cette époque, les pousses sont devenues très fortes. Chaque année, elles ont donné une belle floraison, mais, en 1912 comme en 1913, les fruits tombèrent encore. Finalement la fructification s'est effectuée complètement en donnant des amandes parfaitement formées (2), ayant tous les caractères des fruits normaux de l'Amandier.

* *Amygdalopersica Delponi* L. D. — Le second exemple d'hybride mosaïque de greffe observé entre l'Amandier et le Pêcher est l'*Amygdalopersica Delponi*, découvert par M. Delpon (3).

L'*épibioté* Pêcher, également greffé stir Amandier, portait à la fois, à des distances assez grandes du bourrelet, des pousses pures d'Amandier et des pousses à caractères *intermédiaires* entre les deux symbiotes.

Il s'était ainsi produit une croissance par entraînement ou glissement (4) de bourgeons purs provenant de l'*hypobioté* Amandier comme dans le cas de l'*Amygdalopersica Formonti*, et en plus un entraînement ou glissement de bourgeons hybrides de greffe, dont les caractères avaient formé une mosaïque plus ou moins compliquée.

Les fruits présentaient à la fois des caractères de la *pêche* de l'amande; la peau était en partie celle de l'amande et elle passait çà et là à la couleur de la pêche; la chair était dure en grande partie, bien qu'elle fût charnue en d'autres points.

Les noyaux (fig. 661) étaient intermédiaires entre ceux de

(1) GRI Fux, *Sur un cas singulier de variation par bourgeon chez le Pêcher* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1911).

(2) Gustave RIVIÈRE et G. BAILHACHÉ, *L'Amygdalopersica Formonti* L. D. (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1915).

(3) Lucien DANIEL et I. DELPON, *Sur un hybride de greffe entre Pêcher et Amandier* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1913).

(4) Voir p. 880 de cet ouvrage.

l'amande (fig. 662) et ceux de la pêche (fig. 663). Ils ont été reproduits en couleur dans mon travail sur *l'Hybridation asexuelle*, loc. cit. (1).



FIG. 661. Noyau de *Amygdal persica Delponi*. — 1 IG. 662. Noyau du fruit de l'Amandier. — FIG. 663. Noyau du fruit du Pêcher.

b) OLÉACÉES

Chez les Oléacées, on ne connaît qu'un seul cas d'hybride mosaïque de greffe par entraînement, l'*Olea La Marca* L. D.; il s'est produit en Italie entre deux variétés d'Oliviers, dans la propriété Chiusanova, commune de Saint-Elia Fiume Rapido (province de Caserta (Italie), où fut découvert par le professeur La Marca (2).

« Là existait un Olivier d'une variété locale appelée *Caiazana* à fruits noirs (pl. LXIX, en couleurs), qui, vers 1878, fut greffée avec une autre variété nommée *Canellina*. à fruit blanc ivoire à maturité (pl. LXX, en couleurs), qui s'aperçoit facilement au milieu du feuillage vert foncé. »

En 1914, F. La Marca fut frappé de voir que, tandis que les autres types greffés portaient exclusivement des fruits blancs, trois exemplaires possédaient quelques branches à fruits noirs

(1) Revue générale de Botanique, Paris, 1914.1915.

(2) Fernando LA MARCA, Un *nouvel hybride de greffe* (Revue bretonne de Botanique, 1918, avec planches en couleurs et similigravures). Etant donnée l'importance du mémoire de cet auteur, je l'ai reproduit presque en entier ici.

(pl. **LXXI**, en couleurs) disséminées au milieu de branches à fruits blancs.

» De ces arbres, l'un portait deux petites branches avec des olives noires; le second, une branche avec des olives noires; enfin le troisième portait sur une des vieilles branches de la bifurcation basilaire un jeune rejeton qui, après avoir décrit un arc de cercle, se terminait par trois petites branches. La branche médiane et celle de droite portaient des olives blanches; celle de gauche, courbée à angle droit, portait des olives noires.

» Les caractères morphologiques des fruits, des noyaux, des feuilles et des tiges furent soigneusement étudiés par le professeur La **Marca** ainsi que les huiles fournies par les hybrides de greffe et leurs parents.

» Comme on peut le constater très clairement sur les pl. **LXIX**, **LXX** et **LXXI**, les fruits de l'hybride de greffe ont un pédoncule nettement intermédiaire entre ceux des deux symbiotes associés. Le noyau de l'olive *Canellina* présente le type fuselé bosselé; celui de l'olive *Caiassana*, la forme elliptique aiguë et celui de l'hybride, de greffe, la forme ovale bosselée.

» On sait que les facteurs naturels ou artificiels, tout en déterminant des différences sensibles chez les noyaux de races classées dans un même groupe n'altèrent pas, ou le fait dans des limites étroites, dans les formes typiques des différentes races, le rapport entre les diamètres équatoriaux et longitudinaux.

» Tandis que l'olive *Canellina* présentait, dans les mensurations faites sur 20 noyaux, un rapport minimum variant de 1 : 3,12 et un maximum de : 3,02, l'olive *Caiassana* variait comme minimum de 1 : 1,82 et comme maximum de 1 : 1,63 chez l'hybride le rapport minimum allait de 1 : 1,92 et un maximum de 1 : 1,75.

» Sans doute, dans l'évaluation des différentes races, il y en a qui se rapprochent plus des formes naturelles primitives et d'autres qui, par une culture continue, ont acquis un degré supérieur de développement et par conséquent en sont plus éloignées. Or, certainement, parmi les types les plus imparfaits et les plus mauvais qui se rapprochent des types naturels, il faut placer les

formes à noyaux fusiformes, tandis que, au contraire, celles à noyaux elliptiques sont les plus perfectionnées et les plus modifiées par la culture.

» On sait que, d'après les lois de la physiologie, la culture et le développement par conséquent portent h la plus grande extension des organes d'une plante, et cela parce qu'il semble que celle-ci ait besoin d'élaborer la quantité plus considérable de substances qu'on a spécialement administrées dans la culture et qu'elle sente la nécessité de nourrir davantage les organes d'élaboration et de transpiration devenus plus actifs. Ce fait, qui est surtout visible dans les feuilles et les fruits, se retrouve même dans le noyau des olives. Plus les parois du noyau sont distendues, plus il tend à diminuer les accidents en creux et en relief de la surface.

» Or (comme on peut le voir sur les figures des pl. LXIX, LXX et LXXI), le noyau fusiforme de l'épibioté *Canellina*, parce que plus voisin de la forme primitive sauvage, présente la surface la plus tourmentée avec des saillies et des cavités sur lesquelles courent des nervures appropriées qui portent l'aliment au noyau *a* et *a'* (fig. 664), tandis que la surface du noyau de l'hypobioté *Caiazana* *c* et *c'* (fig. 664), de forme elliptique, est lisse et pourvue d'un plus grand nombre de nervures.



FIG. 664 : *a* et *a'*, noyaux de l'olive *Canellina*; *b* et *b'*, noyaux de l'olive de l'hybride de greffe; *c* et *c'*, noyaux de l'olive *Caiazana*.

■ Tandis que ces deux variétés sont très distinctes entre elles par leurs caractères, tant dans le type du noyau que dans sa forme extérieure, l'hybride de greffe présente un noyau *b* et *b'* (fig. 664) à forme intermédiaire entre les noyaux de la *Canellina* et de la *Caiazana*. De sa configuration externe on peut

conclure que le fruit appartient à une variété moins perfectionnée, c'est-à-dire à une variété qui est l'effet immédiat de la fusion des caractères de la variété *Caiazzana hypobiote* avec la variété *Canellina épibiote*.

» Il y a encore d'autres considérations qui permettent de donner plus de valeur à ce qui vient d'être affirmé et qui seront indiquées plus loin. Mais le fait de la différence considérable des types de noyaux des deux variétés *épibiote* et *hypobiote* et la présence du type absolument intermédiaire et constant du noyau de l'hybride de greffe, lequel, tout en présentant des drupes parfaitement noires parce que la couleur noire, caractère dominant, ne pouvait être masquée par l'autre, montre d'une façon claire que les autres caractères de l'hybride proviennent de la fusion des caractères spécifiques de l'*épibiote* et de l'*hypobiote*.

» Et, plus on y réfléchit, plus cela paraît vrai. En effet, si les noyaux peuvent être aigus ou obtus, droits ou plus ou moins courbés et quelquefois arqués, cela peut venir de l'avortement constant d'un des carpelles de l'Olivier; mais le type du noyau de chaque variété étant, toujours constant, les noyaux participant des deux formes sont attribuables, sans doute possible, au métissage de deux ou plusieurs races.

▲ Même la forme des feuilles (*a, b, c*, fig. 665) peut contribuer à expliquer ce fait. Bien que les feuilles soient sujettes à

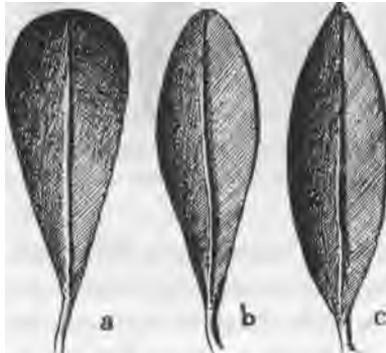


FIG. 665: *a*, feuille de l'Olivier *Canellina*; *b*, feuille de l'hybride de greffe; *c*, feuille de l'Olivier *Caiazzana*.

plus de variations que le fruit, on peut cependant retenir que, dans l'ensemble, les feuilles des Oliviers présentent, dans les mêmes conditions que les noyaux, les mêmes oscillations dans les rapports de leurs diamètres longitudinaux et transversaux (équatoriaux), c'est-à-dire que presque toujours la variété à fruits à noyaux fusiformes présente des feuilles avec les rapports les plus grands et la variété à fruits à noyaux elliptiques présente des feuilles avec les rapports les plus petits. »

Partant de ces principes, le professeur La **Marca** a étudié les feuilles sous le rapport de la forme, ainsi que les rapports de



FIG. 666. Coupe transversale d'un rameau de l'Olivier hybride de greffe.

leurs diamètres longitudinaux et équatoriaux. Certainement cette recherche ne pouvait donner des résultats aussi clairs et aussi sûrs que ceux du noyau à cause des nombreux facteurs qui auraient pu avoir une influence non seulement sur la forme des feuilles, mais sur la marche même des recherches

Pour diminuer autant que possible l'action de ces dernières influences, il prit des rameaux comparables des variété **Canelina**, **Canassana** et de l'hybride de greffe, c'est-à-dire des parties de même longueur et de même développement végétatif. Pour chaque type, il choisit 20 feuilles détachées dans la partie moyenne de chaque rameau.

« Sur le profil de ces 20 feuilles, dessinées sur le papier, furent exécutées des mensurations des diamètres longitudinaux et équatoriaux. Les résultats furent les suivants : la moyenne des 20 rapports **trouvés** pour les feuilles de l'olive *Canellina* était de 1 : 4,81; pour celle de l'olive *Caiazzana*, de 1 : 4,06 et pour celle de l'hybride de greffe, de 1 : 4,35. Ainsi ces observations confirmaient **elles-mêmes** l'affirmation qu'il s'agit d'un hybride puisque le **raport** entre les diamètres des feuille a varié comme celui des diamètres des noyaux.

n La structure des rameaux, choisis comme il a été dit, est également instructive : il suffit d'examiner les coupes transversales comparatives de ces organes pour voir que la structure de



FIG. 667. Coupe transversale d'un rameau d'Olivier *Canellina*.

l'hybride de greffe (fig. 666) offre des caractères intermédiaires à des degrés divers entre ceux de la variété *Canellina* **épibioté** (fig. 667) et ceux de la variété *Caiazzana* **hypobioté** (fig. 668).

D Les pédoncules des drupes de l'olive *Canellina* sont très longs et la moyenne des mensurations faites donne un minimum de longueur de 3 cm. et un maximum de 6 cm. L'olive *Caiazzana* a un pédoncule très court, atteignant au maximum 2 cm. L'olive

de l'hybride de greffe est portée par un pédoncule de longueur intermédiaire, d'un minimum de 2 cm. et d'un maximum de 3 cm. (pl. LXIX, LXX et LXXI).



FIG. 668. Coupe transversale d'un rameau de l'Olivier *Caiazzana*.

» Les très petites quantités d'huile qu'on put extraire, particulièrement chez l'hybride, donnèrent à l'analyse chimique les résultats suivants (1) :

Huile de l'olive <i>Canellina</i>	80,07
Huile de l'olive <i>Caiazzana</i>	80,01
Huile de l'olive de l'hybride de greffe	79,22

» On peut déduire de là que ces différences, étant insignifiantes, n'ont que peu de valeur démonstrative et que le contenu en acides gras solides, palmitique, stéarique, etc., est sensiblement le même.

D Les couleurs des trois huiles donnent cependant une indication quant à l'intensité colorante. Ainsi l'olive *Canellina*, qui a une couleur blanc ivoire, donne de l'huile jaune clair (pl. LXIX) ; l'olive *Caiazzana* donne de l'huile jaune foncé avec

(1) Les analyses furent faites par le Dr Libero *Berdardini* au Laboratoire de Chimie agricole (le l'École royale supérieure d'Agriculture de Portici, dirigé par le professeur *Celso Ulpiani*.

une légère tendance au verdâtre (pl. LXX) ; l'hybride de greffe fournit de l'huile jaune paille foncé (pl. LXXI). Les trois couleurs de l'huile ont été fidèlement reproduites sur chaque planche en couleurs pour chaque variété d'olive.

» Les recherches sur l'acidité comparée des trois huiles ont donné les résultats suivants, assez peu intéressants :

Huile de l'olive <i>Canellina</i>	0,230 %
Huile de l'olive <i>Caiazzana</i>	0,642 %
Huile de l'olive de l'hybride de greffe	0,191 %

» Ces trois mêmes huiles, analysées à nouveau après 40 jours d'exposition à la lumière dans de grands cristallisoirs, donnèrent les résultats suivants :

Huile de l'olive <i>Canellina</i>	0,284%
Huile de l'olive <i>Caiazzana</i>	1,25 %
Huile de l'olive de l'hybride de greffe	0,480%

» Ajoutons qu'après exposition à la lumière, l'huile de la *Caiazzana* et celle de l'hybride de greffe subirent une décoloration complète tandis que l'huile de la *Canellina* conserva une très légère couleur jaune paille.

» Ces observations furent faites après avoir constaté pendant quatre années de suite la répétition des mêmes phénomènes sur les mêmes branches. »

B. — Hybrides de greffes intermédiaires.

Ces sortes d'hybrides sont aujourd'hui au nombre de trois : ce sont le *Pirocratægus Willei* L. D. et le *Pirocydonia Danieli* H. Winkl, tous deux obtenus dans la famille des Rosacées, et le *Salix divaricata* Cornuault, dans la famille des Salicinées.

1. — *Pirocratægus Willei* (1).

Cet hybride de greffe provient d'une greffe en écusson entre le Poirier et le *Cratægus oxyacantho*. L'écusson resta 15 ans sans fleurir; à la 16^e année de greffe seulement, il fournit des fleurs

(1) WILLE, *OC. cit.*

et des fruits. Ses feuilles et ses fleurs étaient voisines de celles du Poirier; les fruits avaient la forme de la poire, mais étaient plus petits et ils avaient la couleur rouge du fruit du parent *Crataegus*. Leur saveur était intermédiaire entre celle des fruits des deux parents.

Au moment où il fut signalé et décrit comme hybride de greffe, l'on professait que ces êtres ne pouvaient exister puisque les théories alors dominantes ne pouvaient les expliquer. Aussi, pour se débarrasser de cet être encombrant, HOLMBOE (1) supposa que le greffeur s'était trompé et avait écussonné par inadvertance, non un vrai Poirier, mais un hybride sexuel de *Pirus communis* et de *Sorbus Aria*, comme par exemple le *Pirus Pollveriana*.

Il n'est pas inutile de faire remarquer que le *Pirus Pollveriana* est un être qui a soulevé (2) le plus de discussions quant à son origine. Les uns en font une espèce et d'autres un hybride.

On ne s'entend même pas sur le genre dans lequel il peut rentrer.

Sa caractéristique est d'être presque infertile et de donner quelques graines seulement. Celles-ci, semées, donnent des plantes de toute nature, h tel point qu'on a dit que, dans ces semis, toutes les Pomacées étaient représentées. Si le type est stérile, ses divers descendants sont au contraire très fertiles.

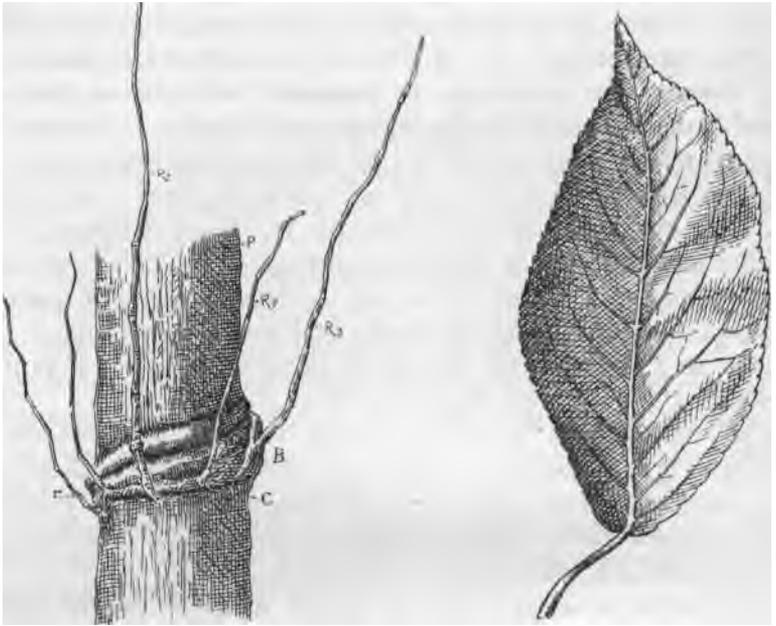
Oui sait si ce ne serait pas un hybride de greffe produit par hasard sans qu'on en ait remarqué l'origine, comme cela semble le cas par exemple pour l'*Amygdalus communis persicoides* Ser.?

Ce qu'il y a de curieux, c'est qu'à chaque découverte d'un hybride de greffe, cette hypothèse d'une erreur du greffeur revient invariablement, malgré son invraisemblance. Elle a même été soutenue pour les *Crataegomespilus* chez lesquels les pousses hybrides de greffe existent encore sur la symbiose qui les a produites et permettent de voir que l'épibiote est bien le type que le greffeur avait cherché à propager, de même que l'hypobiote a lui-même les caractères purs de son espèce.

(1) I. HOLMBOE, *Ueber einem Mutl naslichen Pfropfbastarde zwischen Birne und Weissdorn* (Gartenflora, 1905).

(2) CARRIÈRE, *Pirus Pollveriana*, Revue horticole, 1885, p. 416.

On finira bien un jour par renoncer aux errements de la métaphysique, dans cette question comme en d'autres et par donner aux faits le pas sur l'hypothèse, quelle que soit la valeur apparente de celle-ci.



669

670

FIG. 669. Origine du *Pirocydonia Danieli*. B, bourrelet ; C, hypobiot Cognassier ; P, Poirier épibiot ; r, rameau de Cognassier ; R¹, R², R³, rameaux hybrides de greffe. — FIG. 670. Feuille de Poirier Beurré William's

2. — *Pirocydonia Danieli*.

Comme il a été dit (p.), le *Pirocydonia Danieli* est né sur le bourrelet de la greffe chez un exemplaire du Poirier Beurré William's greffé sur Cognassier, à la suite de la décapitation de l'épibiot en vue de son rajeunissement (fig. 669) :

T'ai décrit la morphologie externe et la structure anatomique des tiges et des feuilles par comparaison avec le Poirier et le

Cognassier en 1904 (1). Je donnerai ici de nouveau cette étude, en la complétant.

Le Poirier William's possède des rameaux érigés, épais, à épiderme vert brun, à **lenticelles** très nombreuses; des feuilles à préfoliation involutée, à poils rapidement caducs, à feuilles lancéolées, régulièrement dentées en scie, nettement acuminées, à long pétiole et à nervure biconvexe (fig. 670).

En coupe transversale, le limbe de la feuille comprend des épidermes de manie épaisseur sur les deux faces, l'inférieur avec

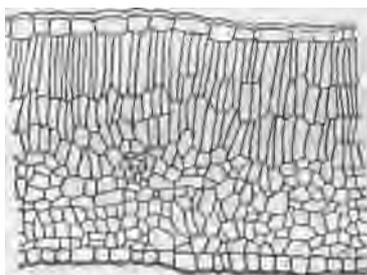


FIG. 671. Coupe transversale du limbe de la feuille du Poirier.

des membranes rectilignes (fig. 671). La nervure médiane possède un collenchyme très épaissi (fig. 672). Le faisceau **libéro-ligneux** est en arc très ouvert et entouré d'un **sclérenchyme** bien développé surtout à la face supérieure. Les cristaux **d'oxalate** de calcium y sont peu nombreux.

Le parenchyme lacuneux est à cellules arrondies irrégulières sans grandes lacunes en général; le parenchyme **palissadique** est **ormé** de 3 à 4 rangs de cellules allongées riches en chlorophylle.

Les épidermes, vus de face, sont différents. Celui de la face **upérieure** a des membranes plus contournées que celui de la face inférieure, à peine sinueux. **Sur** celui-ci se voient de nombreux stomates.

Chez le Cognassier, l'autre parent de l'hybride de greffe, les rameaux sont sinueux, **grêles**, à épiderme vert noirâtre, à **lenti-**

(1) Lucien DANIEL, *Sur un hybride de greffe entre Poirier et Cognassier* (Revue générale de Botanique, t. XVI, p. i, 1904).

celles peu nombreuses. Les feuilles sont à préfoliation **condu-
pliée**, cordées à la base et obtuses au sommet, entières, à poils
persistants en majeure partie, à pétiole court, à nervure convexe
en dessous et concave en dessus (fig. 673 et 675)

En coupe transversale, le limbe (fig. 674.) présente des épi-
dermes d'épaisseurs le plus souvent différentes et l'inférieur est

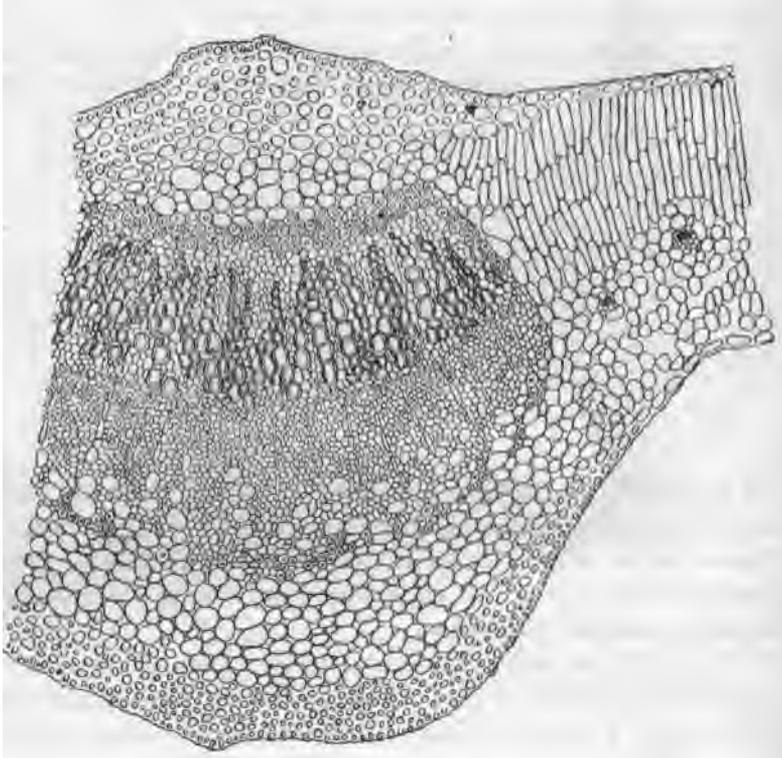


FIG. 672. Coupe transversale de la nervure de la feuille du Poirier William's.

à membranes sinueuses. Le faisceau **libéroligneux** est en arc moins
ouvert; le **sclérocyme** qui l'entoure est moins développé et forme
des îlots de fibres plus larges à la face supérieure (fig. 675). Les
cristaux **d'oxalate** sont nombreux.

Le parenchyme lacuneux est à lacunes assez grandes, avec des
cellules parfois rameuses; le parenchyme **palissadique** est moins

développé que chez le Poirier et comprend souvent un nombre moindre de couches superposées.

Le *Pirocydonia Danieli* a des rameaux assez épais, moins que le Poirier, plus que le Cognassier; l'épiderme est vert brun noirâtre et porte des lenticelles assez nombreuses, Les feuilles



FIG. 673. Feuille de Cognassier.

(fig. 676) sont à préfoliation involuée, subarrondies à la base et plus ou moins acuminées, irrégulièrement dentées en scie, ovales, à poils en grande partie persistants et disparaissant pour la plupart à la fin de la végétation, à pétiole court et à nervure biconvexe surbaissée (fig. 677).

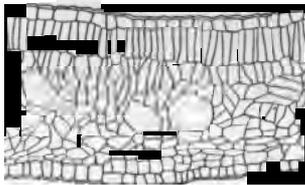
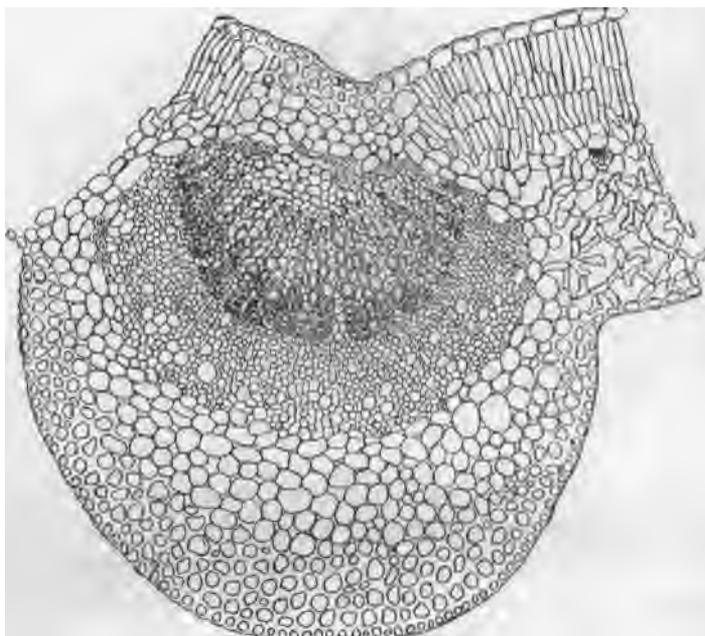


FIG. 674. Coupe du limbe du Cognassier.

En coupe transversale, le limbe (fig. 678) comprend des épidermes de taille différente, l'inférieur étant notablement plus petit et à membranes sinueuses. Le faisceau libéroligneux de la nervure principale (fig. 679) est en forme d'arc ouvert et pourvu

d'un **sclérenchyme** de fibres à lumen plus grand que chez les deux parents; le collenchyme est lui-même assez épais. On trouve dans cette feuille des cristaux **d'oxalate** assez nombreux.

Les parenchymes **palissadique** et lacuneux sont assez voisins de ceux du Poirier tout en se rapprochant de ceux du Cognassier.



Les feuilles du Poirier sont attaquées par la Rouille grillagée (*Ecidium canullatum*). Le Cognassier ne l'est pas. Le *Pirocydonia Danieli* est attaqué par ce champignon mais celui-ci n'y fructifie pas. Ces faits, comme on l'a vu, ont été confirmés expérimentalement par M^{lre} Maurizio (i).

La morphologie externe des pousses similaires feuillées (rameau à bois et rameaux fructifères jeunes) est figurée comparativement dans les planches LXXXIII, LXXXIV et LXXXV. Elles mon-

(i) M. MAURIZIO, *loc. cit.*

trent bien nettement, comme les coupes transversales des feuilles et la façon de se comporter du *Gymnosporangium Sabinae*, que le *Pirocydonia Danieli* est un hybride intermédiaire de greffe entre ses deux parents, le Poirier et le Cognassier.

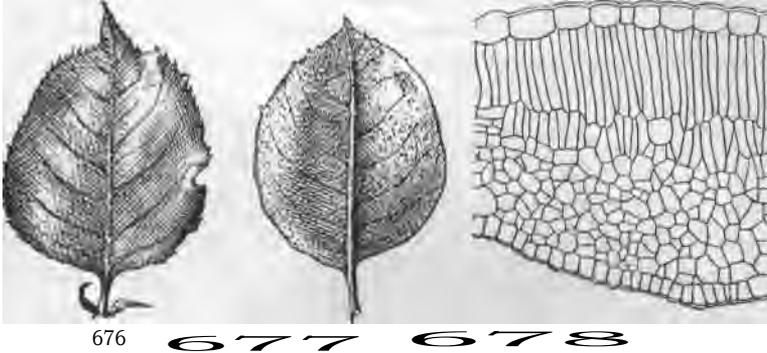


FIG. 676. Feuille de *Pirocydonia Danieli*. — FIG. 677. Autre feuille de *Pirocydonia Danieli*. — FIG. 678. Coupe transversale du limbe de la feuille du *Pirocydonia Danieli*.

Mais il présente cependant un caractère bien particulier. Tous les ans des petites pousses se terminent par une rosette de feuilles qui paraissent devoir fournir des bourgeons à fleurs. Invariablement ceux-ci donnent des feuilles, mais jusqu'ici ils n'ont, jamais fleuri.

Le greffage sur Cognassier ou sur Poirier de semis, sur des Poiriers en pleine production, élevés en pyramide ou en candélabre (axe principal ou branches *charpentières*) n'a pas réussi à mettre à fruit cette curieuse forme d'hybride de greffe. La transplantation, la ligature de la tige principale ou des branches *charpentières* dans le but de produire un bourrelet, les plaies de l'écorce, la culture en sols arides, en un mot tous les procédés utilisés pour la mise à fruits des arbres rebelles ont été employés par moi et par d'autres expérimentateurs à qui j'avais donné des exemplaires de *Pirocydonia Danieli* sans qu'on soit arrivé à le faire fleurir.

Bien que des sortes de branches fruitières courtes, à rasette

terminale, soient d'autant plus abondantes qu'on fait souffrir l'hybride de greffe, il est resté complètement stérile.

On sait que le Poirier et le Cognassier se greffent sur Poirier et Cognassier; que le Poirier ne se bouture pas tandis que le Cognassier se bouture facilement. Le *Pirocydonia Danieli* se greffe aussi sur Poirier et sur Cognassier mais ne reprend pas de bouture ou se bouture mal.

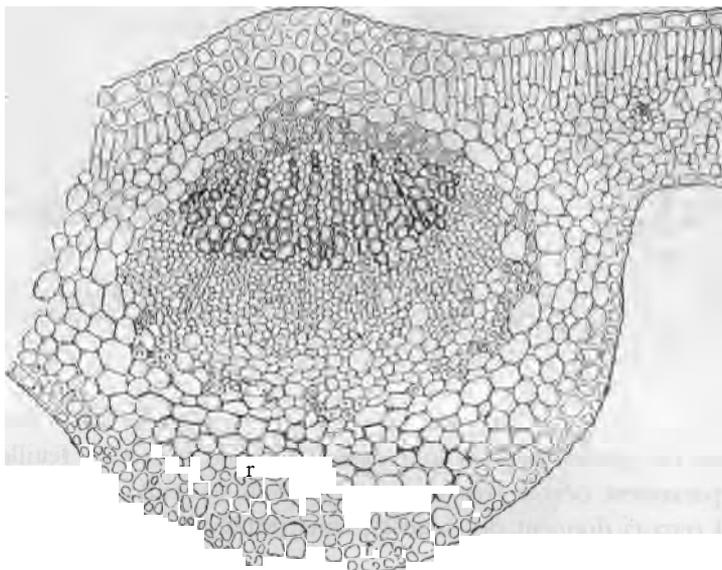


FIG. 279. Coupe transversale de la feuille du *Pirocydonia Danieli*.

A la fin de la végétation, c'est-à-dire un peu avant la chute des feuilles, l'épibioté placé sur Poirier présente un rougissement très accentué de celles-ci quand les feuilles des exemplaires greffés sur Cognassier restent plus jaunes et se détachent plus tard (pl. XXXIV en couleurs, à droite). Les *P. Danieli* greffés sur Poirier restent plus chétifs que ceux placés sur Cognassier et y développent un bourrelet beaucoup plus gros.

Pratiquement les *Pirocydonia Danieli* greffés sur Cognassier et surgreffés avec diverses variétés de Poiriers sont aujourd'hui étudiés au Jardin des Plantes de Rennes, sous la direction

éclairée de M, Mauriceau, et dans les jardins de mon Laboratoire. Des résultats intéressants ont été déjà obtenus (i).

Rappelons enfin que, en 1913, j'ai par la décapitation à quelques centimètres du bourrelet, obtenu, sur de vieux Poiriers \William's, un nouvel exemplaire du *P. Danieli* presque analogue au premier. C'est le premier exemple de la réobtention expérimentale d'un même hybride de greffe.

2. — *Salix divaricata* Corn.

Ce curieux hybride de greffe s'est produit fortement. Découvert par Cornuault (2), qui le prit d'abord pour un hybride sexuel, il fut examiné plus à fond sur place, par ce botaniste en compagnie de M. G. Camus, le spécialiste bien connu.

A leur grande surprise, ils constatèrent qu'il s'agissait d'un hybride de greffe ne sur le bourrelet d'une parabiose, formée accidentellement entre deux branches de *Salix cinerea* et de *Salix alba*.

J'ai reçu de M. G. Camus des échantillons très caractéristiques de cet hybride de greffe spontané que j'ai conservés à titre documentaire.

Des observations faites dans cet ordre d'idées ont des chances de déceler de nouveaux exemples de ces formations curieuses.

C. — Hybrides de greffe renforcés.

Le seul hybride de greffe renforcé actuellement connu est le *Pirocydonia inkleri* L. D., découvert par moi en 1913 sur un vieux Poirier en U greffé sur Cognassier.

Cette forme est intéressante à la fois par le renforcement des caractères du parent Cognassier coïncidant avec la présence de caractères du Poirier et par son origine due à une croissance par entraînement, non plus chez l'épibioté comme dans les *Amygda-*

(i) Lucien DANIEL, *Nouvelles observations sur les Pirocydonia et leurs générateurs* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1929).

(2) Bulletin de la Société botanique des Deux-Sèvres, 1899.

la persica ou les *Olea La Marcæ*, mais chez l'hypobiote, à 6 ou 7 cm. au-dessous du bourrelet, sur une racine R (pl. LXXXVI).

La photographie que reproduit cette planche a été prise en présence du professeur Lotsy, en 1924, dans les jardins de mon Laboratoire. La racine R avait été partiellement déterrée de façon à faire voir nettement l'origine de l'hybride de greffe FI, sur la base duquel s'était produite une racine adventive *r*.



A gauche de la figure, on voit des pousses de Cognassier pur qui s'étaient développées sur une racine du Cognassier **hypo-****biote** (fig. 678), plus près du bourrelet que la racine R portant l'hybride H. Le tronc du Poirier P se voit au-dessus du bourrelet.

En 1913, au moment de la découverte de cet hybride (que j'ai dédié au professeur Hans Winkler), celui-ci était naturellement beaucoup moins développé ainsi que les drageons du Cognassier pur nés sur la seconde racine de l'*hypobioté*. Il est facile de s'en rendre compte par l'examen des figures 680 et 681 qui représentent à cette date chaque parent et l'hybride avec des feuilles dont les proportions de taille ont été rigoureusement conservées.

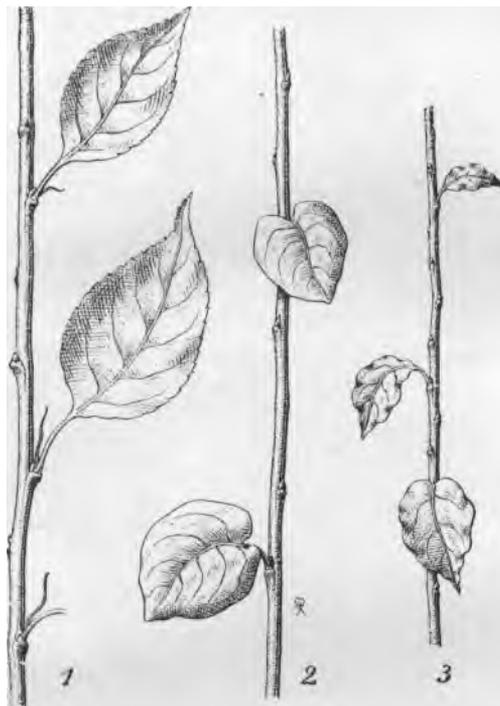


FIG. 68r. x, rameau et feuille de Poirier; 2, rameau et feuille de Cognassier; 3, rameau et feuille de *Pirocydonia Winkleri*.

Le *Pirocydonia Winkleri* présente quelques caractères intermédiaires entre le Poirier et le Cognassier. C'est un petit arbuste buissonnant, à rameaux grêles et sinueux comme chez le Cognassier. Son épiderme est d'un vert brun noirâtre plus accusé, avec des lenticelles peu nombreuses. Les feuilles (fig. 68r) sont très rapprochées par suite des *entrenœuds* très courts, plus courts que

chez le Cognassier et que chez le *P. Danieli*. Elles sont à préfoliation **conduplicée**, à poils persistants, très nombreux et blanchâtres, lancéolées, atténuées acuminées, non dentées, obtuses à la base et à **pétiole** très court, plus court que chez le Cognassier. La nervure est concave en dessus et convexe en dessous.

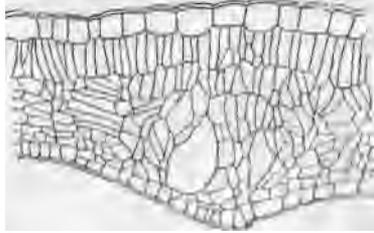


FIG. 682. Coupe du limbe de la feuille du *P. Winkleri*.

L'étude anatomique des feuilles montre que, en coupe transversale du limbe, existent deux épidermes d'épaisseur différente (fig. 682), avec un épiderme inférieur plus petit et plus vilieux, et à membranes sinueuses. Le faisceau **libéroligneux** de la ner-

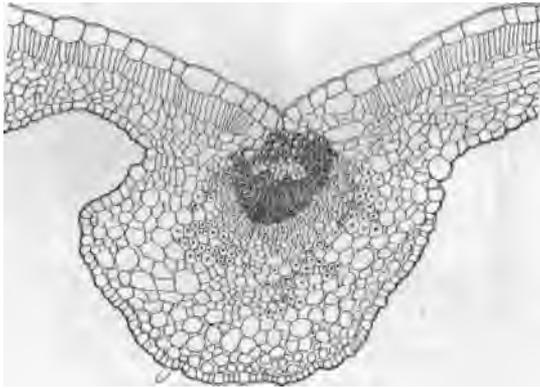


FIG. 683. Coupe transversale de la nervure et (l'une portion du limbe de la feuille du *Pirocydonia Winkleri*.

vure est petit, à vaisseaux ligneux durs, à lumen étroit; il possède un **sclérenchyme** bien marqué, plus que chez le Cognassier, mais son collenchyme est réduit (fig. 683). Les cristaux **d'oxalate** sont très nombreux. Les parenchymes rappellent ceux du Cognassier;

tantôt les lacunes sont larges comme chez le Cognassier (fig. 682), tantôt elles sont très réduites comme chez le Poirier (fig. 683).

La villosité est très marquée sur les deux faces, mais elle est plus prononcée à la face inférieure.

Cet hybride présente donc de nombreux caractères renforcés du Cognassier, visibles surtout sur la morphologie externe. Il se greffe avec facilité sur le Cognassier, mais reprend mal et vit peu de temps sur le Poirier de semis. Certaines variétés cultivées

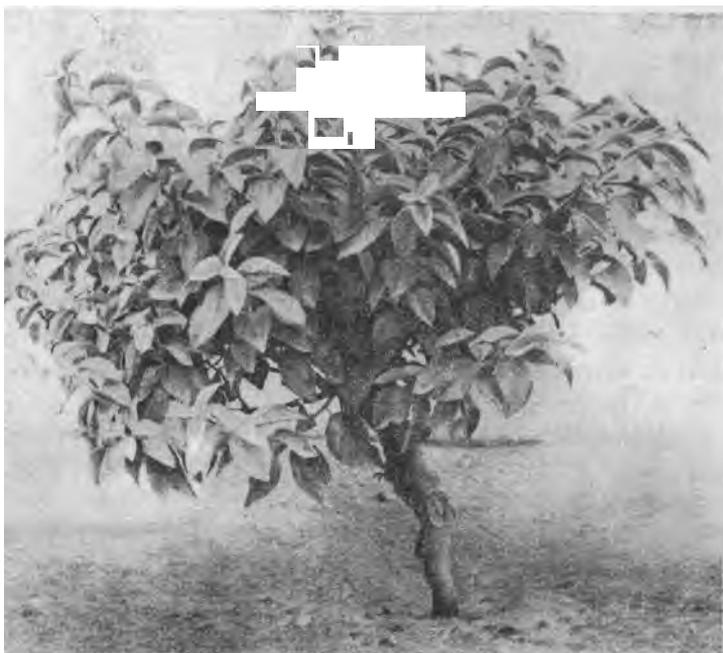


FIG. 684. Aspect buissonnant du *Pirocydonia Winkleri*.

de Poirier réussissent au contraire très bien sur lui, qu'il soit bouturé, car il reprend facilement de bouture, ou qu'il soit greffé sur Cognassier. En particulier la variété Marguerite Marillat qui réussit mal greffée directement sur Cognassier, se développe bien et fructifie beaucoup mieux surgreffée sur le *P. Winkleri* greffé sur Cognassier.

Il ne présente aucun indice d'appareil reproducteur. 11 est donc encore plus infertile que le *Pyrocydonia Danieli*. Mais il a sur celui-ci l'avantage d'être un joli petit arbuste (fig. 684), susceptible d'être utilisé dans l'ornementation de nos jardins.

Quant aux résistances, il est presque totalement immunisé contre le *Gymnosporangium Sabinae*; mais il est moins résistant au *Podosphaeria oxycantha*, comme l'a montré Mu^o Maurizio, autrement dit sa réceptivité est renforcée vis-à-vis de ce parasite.

On ne connaît jusqu'ici aucune forme de *Pirus* ou de *Cydonia* ou d'autre espèce de Rosacée qui présente de l'analogie avec le *Pyrocydonia Winkleri* et le *P. Danieli*, car les hybrides sexuels de Poirier et de Cognassier (*Pironia luxemburgiana* et *P. John Seden*) s'en éloignent par l'appareil reproducteur bien développé et fertile, ainsi que par d'autres caractères morphologiques internes ou externes (1).

De même ils n'offrent aucune ressemblance bien nette avec le *Pires salicifolia*, en dehors de la villosité des feuilles.

Parmi leurs plus singuliers caractères figure la curieuse particularité présentée par les feuilles du *P. Danieli* qui changent d'ontogénie au cours de leur développement. Au début de la végétation, elles se rapprochent davantage du Cognassier; au contraire, à l'automne, elles prennent le faciès des feuilles du Poirier, deviennent presque glabres et luisantes. Rien de semblable ne s'observe chez le *P. Winkleri*.

Aucune disjonction de caractères n'est jusqu'ici apparue chez ces deux hybrides de greffe, ce qui les distingue encore très nettement de tous les hybrides mosaïques de greffe aujourd'hui connus.

(1) A. GUILLAUMIN, *Pyrocydonia et Pironia*, Paris, 1925. — SEELIGER, *Die Weissdornmispel von Penzig* (Ber. deutsch. bot. Ges. 44, 506, 1926), a étudié le *Crataegomespilus Langei* qui, au point de vue de la villosité, constitue, lui aussi, un véritable hybride de greffe renforcé, ainsi que le montrent les chiffres suivants représentant le nombre des poils par 10 millimètres carrés de surface chez l'hybride de greffe et ses deux parents :

	SURFACE SUPÉRIEURE		SURFACE INFÉRIEURE
<i>Crataegus</i>	6-7	→	4
<i>Crataegomespilus Langei</i>	116	→	354
<i>Mespilus</i>	63		251

Récemment, le *Pirocydonia Danieli* a été étudié au point de vue de la morphologie externe de l'épiderme des feuilles par le professeur Weiss (i), d'après des échantillons de feuilles qu'il avait récoltés lui-même dans les jardins de mon Laboratoire.

Selon lui, u the epidermal cells of *Pirocydonia* when seen in surface have a variable but distinctly intermediate size and shape... From Daniel's observations and my own, I think there is every reason to regard *Pirocydonia* as a true graft hybrid ».

Ces deux *Pirocydonia* ont été distribués par moi à tous les savants et horticulteurs qui me les ont demandés, tant en France qu'au l'étranger.

J'en ai donné aux professeurs Trabut, d'Alger; Hans Winkler, de Hambourg; Fischer, de Berne; Bois, de Paris; à la maison Vilmorin, etc. Ils sont expérimentés pratiquement au Jardin des Plantes de Rennes, par M. Mauriceau.

VI. — Croissances par glissement; leur rôle chez les végétaux greffés.

Pour comprendre l'apparition des hybrides de greffe à distance du bourrelet et de pousses pures d'un symbiote sur l'autre, il est nécessaire de revenir en détail sur les croissances par glissement ou entraînement, autrement dit sur l'interpénétration mécanique des tissus au cours du développement des espèces. Ces phénomènes ont été observés d'abord par Hoffmeister (2), ensuite par Kohl (3), Nathanson (4), etc., chez des végétaux autonomes n'ayant subi aucune blessure.

« Il n'est pas rare, selon Pfeffer (5), que les cellules et les tissus se procurent eux-mêmes l'espace nécessaire à leur croissance... Dans la croissance par glissement, le déplacement des

(i) F. E. WEISS, *The problem of graft hybrids and chimeras* (Biological Reviews, vol. V, 3 July 1930).

(2) HOFFMEISTER, *Pflanzenzelle*, 1867, p. 162.

(3) KOHL, *Mechanik de Reiz Krümmungen*, ¹⁸94, p. 33.

(4) NATHANSON (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1898, vol. XXXII, p. 682).

(5) PFEFFER, *loc. cit.*, t. II, p. 53, 1901 et 1908.

tissus et la pénétration semblent avoir lieu en même temps... Pendant la marche en avant, les extrémités en croissance sont souvent en contact *intime* avec les tissus étrangers et se frayent la voie au travers de petits interstices qu'elles élargissent en y pénétrant. Un relâchement localisé des tissus, après lequel la cohésion se rétablit d'elle-même, rend possible une croissance considérable par glissement, sans que les cellules qui y prennent part se dissocient un seul instant... Dans la croissance par glissement et dans la greffe, il y a une réunion de cellules précédemment séparées qui se rejoignent pour former un tissu cohérent ».

Si de telles formations existent chez les types autonomes n'ayant subi aucune mutilation des tissus, aucune ablation d'organes, elles sont plus fréquentes encore quand il s'agit des mêmes plantes blessées et surtout de celles qui vivent en symbioses conjointes ou disjointes avec d'autres espèces.

Quand les blessures intéressent les tissus conducteurs libériens, comme dans la décortication annulaire, ou les tissus conducteurs libériens et ligneux à la fois, comme dans la décapitation, ce ne sont plus simplement des cellules ou des tissus isolés qui peuvent exceptionnellement subir des entraînements à des distances plus ou moins grandes de la blessure, à la suite de la cicatrisation de la plaie : ce sont alors les organes réparateurs qui sont la conséquence du sectionnement, c'est-à-dire les racines qui proviennent de l'interruption du liber, et les pousses feuillées qui résultent de celle du tissu ligneux (p. 227, fig. 132).

Une étude suffisamment complète de la cicatrisation chez des plantes autonomes décortiquées ou décapitées et l'examen des pousses de remplacement montrent en effet des croissances par entraînement d'organes quelquefois très importantes et qui troublent profondément la phyllotaxie (fig. 24 et 25, p. 132, t. I). En même temps s'observent des fasciations ou autres monstruosité et des entraînements de cellules ou de tissus parfois modifiés à des degrés divers.

Parmi les plus intéressants de ces phénomènes figurent les dislocations de tissus, la production de couches génératrices cicatricielles dans les parenchymes différenciés niais susceptibles de

repasser à l'état de méristème comme la moelle et les parenchymes ligneux ou libériens.

Dans les décortiquages annulaires, les réparations intéressent surtout les libers. Cependant elles concernent aussi les vaisseaux ligneux de l'aubier dont quelques-uns sont obligatoirement coupés au cours de l'opération, quel que soit le soin avec lequel on a opéré pour éviter de les entamer.

J'ai montré que, chez les décortiquages annulaires larges ou étroites (1), aux phénomènes habituels de cicatrisation amenant la réparation des tissus ou des organes s'ajoutent souvent des brisures internes ou des dislocations ainsi que des pénétrations de méristèmes puis d'organes qui restent à l'état latent ou se développent plus ou moins.

Ces notions, qui concernent *l'Helianthus tuberosus*, ont été considérablement étendues par C. T. Popesco (2) qui a montré la fréquence de ces troubles chez beaucoup d'espèces éloignées en classification.

Les organes de remplacement qui apparaissent ainsi à la suite de décortiquages annulaires ou de plaies intéressant une partie suffisamment importante de l'écorce au sens ancien du mot (3) sont exclusivement des racines. Il ne se produit de bourgeons feuillés que si une portion importante du bois jeune et actif a réduit fortement l'ascension de la sève brute et provoqué la formation d'un déséquilibre de nutrition $Cc < Ca$ assez élevé (4).

Dans les décapitations, le sectionnement du tissu ligneux est complet. Il a pour corollaire la formation de bourgeons, puis de

(s) Lucien DANIEL, *Le greffage, sa théorie et ses applications rationnelles* (Bull. (les Recherches et Inventions, août 1921) ; *Variation de la fonction de réserve chez les Hélianthés greffées* (Revue bretonne de Botanique, 1921, p. 13-28).

(2) C. T. POPESCO, *Régénération des faisceaux conducteurs libéroligneux dans la moelle à la suite de la décortication annulaire* (Revue bretonne de Botanique, 1921, p. 1-46).

(3) Lucien DANIEL, *Physiologie végétale appliquée à l'arboriculture* (131111. de la Soc. scient. et méd. de l'Ouest, Rennes, 1902).

(4) Cela peut arriver si, après avoir provoqué la formation d'un bourrelet par décortication ou ligature, on entaille longitudinalement ce bourrelet après décapitation à une certaine distance au-dessus de ce barrage, comme l'a fait M. Julie dès 1900, d'après mes conseils (voir L. DANIEL, *Question phylloxérique*, p. 518).

pousses feuillées, chez la partie restant dans le sol (p. 277, t. I). La partie supérieure, quand on la met en terre, constitue une bouture, mais elle se comporte comme une tige décortiquée, c'est-à-dire qu'elle ne donne que des racines réparatrices tout comme le fait la, partie supérieure de la plante incisée.

C'est ainsi que les choses se passent quand les plaies sont laissées à l'air libre. L'on conçoit que si elles sont enduites d'onguents susceptibles de favoriser la régénération des tissus, des modifications peuvent être provoquées par des substances ainsi introduites si celles-ci jouissent de propriétés analogues à celles de l'hydrate de chloral ou de la glycérine et se comportent à la façon des produits d'attaque et de défense sécrétés chez les parasites et leurs hôtes (p. 541, t. II).

Il est tout naturel que des phénomènes de même ordre se retrouvent chez les plantes greffées, soit qu'on emploie des onguents pour activer la cicatrisation, soit que les plaies soient laissées à l'air libre ou sous cloche sans substance isolante. Dans diverses symbioses en effet, il y a passage de produits particuliers fabriqués par l'un ou par l'autre des associés; ils peuvent, en certains cas, jouer le rôle des produits d'attaque et de défense comme dans le parasitisme (1) et amener diverses réactions corrélatives, des variations progressives ou régressives de certains caractères, provoquer l'apparition d'organes de conservation et de multiplication, etc.

Dans le chapitre III de cet ouvrage, on a vu que l'épibioté se comporte comme une bouture et donne des résultats analogues comme cicatrisation et réparation d'organes; de même l'hypobioté se conduit comme la partie inférieure de la plante décapitée restant dans le sol. Cependant la cicatrisation en général et les réparations d'organes chez les symbiotes diffèrent de celles des plantes autonomes correspondantes en ce *qu'elles se font en commun* au lieu de se faire isolément. On ne sera pas surpris que la complication soit plus grande et que les méristèmes ou les organes réparateurs rencontrent sur leur chemin des résistances anormales dues

(1) Lucien DANIEL, *Réactions antagonistiques et rôle du bourrelet chez les plantes greffées* (C. R., t. 170, p. 285 et 1512, 1920).

à la non-concordance des tissus en regard sur chaque lèvres de la plaie (p. 432 et suiv., t. II); de là résultent des courbures variées et des changements de géotropisme.

C'est ainsi qu'au niveau du bourrelet d'union et à son voisinage l'on rencontre des pénétrations de cellules, de tissus et d'organes (fig. 344, 3⁸⁵, 4⁸⁸ et fig. 1, pl. V, t. II) ; des passages ou des rétentions de substances morphogènes ou autres, des formations d'enzymes à des époques anormales ou de pigments à rôle particulier et d'autres corrélations aboutissant à des symbiomorphoses d'ordres divers (sous-chapitres II et III).

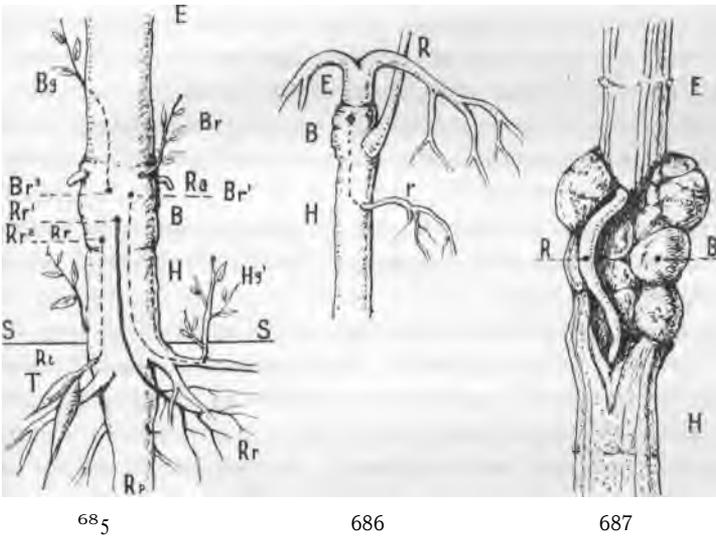


FIG. 685. Figure schématique groupant toutes les réparations possibles d'organes prenant naissance au niveau du bourrelet ou sortant plus loin par glissement. E, épibioté ; H, hypobioté ; S S, niveau du sol ; B, bourrelet ; Bg, rameau réparateur interne de l'hypobioté né sur le bourrelet en Br' et sortant à distance sur l'épibioté ; Br, autre rameau réparateur sortant sur le bourrelet ; Ra, racine en forme de moignon ; Br', bourgeon réparateur glissant dans l'hypobioté et sortant sur une racine en donnant des pousses feuillées de l'épibioté pur ou hybride de greffe Hg ; Rr', racine d'affranchissement de l'épibioté ; Rr^a et Rr, racine tuberculeuse fournissant deux tubercules T ; Pr, racine secondaire ; R ϕ , racine principale. — FIG. 686. E, épibioté ; H, hypobioté ; B, bourrelet ; R, pousse réparatrice de l'hypobioté ; r, tige réparatrice pleureuse de l'épibioté née au bourrelet et sortant au-dessous de celui-ci. — FIG. 687. E, épibioté ; H, hypobioté ; B, bourrelet ; R, racine adventive qui, après être sortie au dehors, est rentrée dans l'hypobioté.

Beaucoup de faits singuliers, jusqu'ici restés sans explication, ne présentent plus aucune difficultés d'interprétation si l'on a bien saisi les données précédentes. Tout s'enchaîne et se comprend.

Ainsi la décapitation au niveau du bourrelet, ou au-dessus à des distances judicieusement choisies, est naturellement tout indiquée pour provoquer le développement et la sortie des formations cicatricielles d'attente restées latentes dans les tissus d'union (filots de **précambium**, faisceaux libériens, ligneux ou **libéroligneux**, broussins de greffe, débuts de racines ou bourgeons). C'est aussi le - moyen d'obtenir d'autres formations analogues par le jeu d'autres méristèmes accidentels.

Que des **symbiomorphoses** ou des hybrides de greffe puissent se former dans les tissus en contact direct au niveau du bourrelet et sortir à l'**extérieur** directement dans la région d'union (Br, fig. 685), cela va de soi et tous ceux qui s'inclinent devant les faits l'admettent aujourd'hui. Mais leur apparition, à des distances éloignées du bourrelet (Hg, **Hg'**, **R_r**, **R_r'**, **R_r''**, fig. 685) sur l'un ou l'autre des symbiotes et celle de pousses pures de l'un d'eux sur l'autre ont semblé longtemps incompréhensibles à certains biologistes.

Il est cependant tout aussi logique de supposer qu'une *union de deux cellules végétatives de l'épibioté et de l'hypobioté* s'effectue au cours d'une croissance par entraînement ou par glissement des méristèmes tout aussi bien qu'au niveau du bourrelet ou qu'elle se fasse soit au début de la cicatrisation, soit au cours du développement ultérieur de la symbiose.

De même, la croissance par juxtaposition (i) de l'**épibioté** et

(r) Rappelons ici encore que Pfeffer, considérant les symbioses en général, a écrit, t. II, p. 222 (conformément aux hypothèses que j'ai précédemment indiquées p. 1046) : a la symbiose conjointe peut consister soit en une simple *juxtaposition* de cellules adhérant les unes aux autres, soit en l'*introduction* d'un symbiote dans le **protoplaste**, soit dans la *fusion* de deux **protoplastes par voie sexuée ou asexuée** ». Le terme *d'hybridation asexuelle* dont je me suis servi est donc logique pour désigner ces phénomènes, et il est bon de le faire remarquer une fois de plus.

Il est vrai que cet auteur s'était contredit avant (t. II, p. 219) en **disant** que a si l'on réserve le mot hybridation pour désigner la pénétration **intime** des plasmas hétérogènes comme dans les plantes bâtarde, la possibilité des hybrides de greffé n'est pas démontrée ».

de l'*hypobioté* qui part du bourrelet chez le Rosier *Mistress Cutbush*, hybride de greffe mosaïque le plus simple que l'on connaisse, et qui se retrouve aussi, plus accentuée, chez les hybrides de greffe mosaïques des *Solanum* obtenus par Hans Winkler, Heuer, *Jørgessen* et Crane et chez les formations *sectoriales* des autres hybrides mosaïques (fruits de l'Orange *Bizarria* et du Néflier de *Saujon* (I), pétale du *Cytisus Adami*, pl. XXXI bis), peut se retrouver tout aussi bien chez les hybrides mosaïques par entraînement qui apparaissent loin des bourrelets sans que le fait soit plus extraordinaire que la sortie au niveau de ceux-ci.

L'on peut en dire autant des hybrides de greffe formés par la fusion de deux *cellules* somatiques appartenant séparément à chaque symbiote. Il n'est pas plus étrange que cette soudure fasse dans les méristèmes des bourrelets que dans les parties des organes glissants restées à l'état de méristème à leur sommet si celles-ci rencontrent des méristèmes chez le conjoint dans les tissus duquel elles pénètrent.

La pénétration et la sortie de *pousses pures* d'un associé sur l'appareil végétatif de l'autre se comprennent aussi facilement que la pénétration et la sortie de pousses modifiées (*symbio-morphoses* et hybrides de greffe), car les premières sont infiniment plus nombreuses que les secondes. Si les cas jusqu'ici observés sont rares, cela tient pour une part à ce que l'attention n'a pas été appelée suffisamment jusqu'ici sur eux et à ce que les croisances par entraînement ou glissement sont en réalité très exceptionnelles.

On connaît aujourd'hui un certain nombre d'exemples d'apparition de pousses pures d'un symbiote sur son conjoint à des distances variables du bourrelet.

(i) Tout dernièrement, F. WEISS (*Note on the Cratagomysfilii of Saujon*, Fr. vol. 74 of Mem. and Proc. of the Manchester Litt. et Phil. Soc., junc 1939) a étudié l'épiderme des feuilles du *Cratagomysfilus Brunii* et du *C. Bonnierii*. Il a conclu que a dans l'état actuel de nos connaissances sur ces plantes intéressantes, nous ne pouvons accepter sans réserve l'hypothèse de Baur, c'est-à-dire qu'elles sont des chimères péricleinales s.

Ci-joint le texte anglais : « *In our present state of Knowledge of these interesting plants we cannot accept without reservations Baur's hypothesis that they are of the nature of periclinal chimeras* ».

L'A *mygdalopersica Formonti* observé par Formont en est un exemple aujourd'hui bien connu, qui a été suivi et étudié par Gustave Rivière. Un phénomène semblable a été signalé par Abel Châtenay. Dans les deux cas, l'Épibioté Pêcher a porté des pousses pures de l'Amandier hypobioté (p. 117, t. III).

Trois exemples du phénomène inverse, c'est-à-dire de l'apparition sur l'hypobioté de pousses pures de l'Épibioté, ont été décrits il y a longtemps déjà.

Le premier est celui du Muscat qui a été rapporté à la page 880 de cet ouvrage, d'après le « *Cottage Gardener's* ». Il s'agissait d'une croissance par entraînement ou glissement d'un rameau réparateur ayant changé son géotropisme négatif en géotropisme positif.

En 1865, le Dr Rodigas a cité le second dans lequel une greffe en écusson d'un *Cratægus* sur *Sorbus Aucuparia* poussa et se dessécha par la suite, puis, plus tard, donna une pousse pure de *Cratægus* sur l'hypobioté à 18 centimètres au-dessous de l'écusson.

Le troisième exemple est celui qu'a cité E. Jouin (1). Un Bouleau à feuilles laciniées avait été, dans les pépinières de Simon-Louis à Plantières, près Metz, greffé sur Bouleau commun et s'était desséché un certain temps après l'opération. Sur l'hypobioté, beaucoup plus bas que le niveau de la greffe, apparut un rameau de Bouleau à feuilles laciniées, semblable à ceux de l'Épibioté.

M. Mauriceau, directeur du Jardin des Plantes, m'a fait connaître un cas fort intéressant d'un Frêne pleureur greffé à Rennes dans le jardin de M. Marius Bossard sur un Frêne ordinaire à tiges érigées et qui a donné lieu à un phénomène analogue.

L'Épibioté s'était développé de façon à former deux fortes branches symétriques. Comme l'exemplaire greffé était placé au voisinage d'autres arbres plus vigoureux, une des branches de l'Épibioté finit par se dessécher progressivement et fut supprimée non loin du bourrelet.

Cette suppression provoqua., au bourrelet même, la formation sur l'hypobioté d'un fort rameau de remplacement qui eût vite

(1) E. JOUIN, *Peut-on obtenir des hybrides par le greffage ?* (Le jardin, 20 janvier 1809).

fait périr l'épibioté, s'il n'avait été coupé lui-même à son insertion. A la suite de cette opération, il se forma, à une vingtaine de centimètres environ du bourrelet, sur l'hypobioté Frêne ordinaire, deux pousses de Frêne pleureur semblables à celles de l'épibioté.

Il y avait eu ainsi un entraînement de ces deux pousses qui, nées sur les tissus cicatriciels du bourrelet avaient pénétré dans ceux de l'hypobioté pour sortir au point de moindre résistance de l'écorce et situé dans les conditions les plus favorables à l'exercice de leurs fonctions (*r*, fig. 686).

J'ai observé moi-même un fait analogue à Rennes, dans un jardin situé rue Waldeck-Rousseau. Sur une greffe de Frêne pleureur âgée d'une vingtaine d'années environ et abandonnée sans soins, on voit actuellement une pousse feuillée vigoureuse du Frêne ordinaire hypobioté, qui s'élève verticalement en l'air et est née sur le bourrelet. A quinze centimètres au-dessous de celui-ci sont sorties deux pousses de Frêne pleureur semblables à celles de l'épibioté et ayant, comme dans le cas précédent, conservé la forme retombante, à géotropisme positif.

Ainsi des tiges réparatrices peuvent chez les épibiotés appartenant à des espèces pleureuses, pénétrer par glissement dans les tissus de leur hypobioté et y rester soudées pendant un certain temps.

Les mêmes phénomènes s'observent plus fréquemment encore quand les organes réparateurs sont, non plus des tiges, mais des racines.

On a vu précédemment que les racines de remplacement émises par l'épibioté au niveau du bourrelet peuvent se comporter de manières différentes (p. 611, t. II). Les unes sortent à l'extérieur et restent à l'état de courts moignons si l'air est sec et le niveau d'union placé trop haut pour qu'elles puissent atteindre le sol (Ra, fig. 685).

Dans des cas assez rares, chez les *Helianthus annuus* et *H. tuberosus* greffés entre eux, il arrive que des racines réparatrices, après s'être dirigées obliquement dans l'air sans pouvoir atteindre le sol, se courbent et se rapprochent de la fente de l'hypobioté par un phénomène d'hydrotropisme. Elles pénètrent dans

les tissus de celui-ci et se soudent à son bois par une sorte de greffe naturelle (R, fig. 2, pl. XV et fig. 687).

Le plus souvent, les pénétrations de racines se font directement sans sortie préalable dans l'air (R_1 , R_1' , R_1'' , fig. 685). Ces racines se comportent alors de deux manières : tantôt elles s'insinuent entre le bois et le liber de l'hypobioté et se soudent à ses formations libéroligneuses sur une longueur parfois considérable; tantôt elles pénètrent dans les parenchymes qu'elles digèrent à la façon chi tube pollinique cheminant dans le style (fig. 3⁸⁵, p. 5²⁸).

Un exemple remarquable du premier cas a été observé par Bureau (i) sur un *Técorna* à bois rougeâtres greffé sur un *Catalpa* à bois blanchâtres. Les faisceaux ligneux du *Técorna* s'étaient insinués dans ceux de l'épibioté sur une étendue considérable, sans cependant en sortir.

Beaucoup plus fréquents sont ceux du second cas, qui réalisent pour l'épibioté une sorte de greffage adjuvant (Cactées par exemple, dans lesquelles les racines réparatrices de l'épibioté puisent l'eau de réserve contenue dans les parenchymes de l'hypobioté) ou qui finissent par aboutir à une greffe des charlatans (fig. 386 a et 386 b, p. 530, t. II) chez les greffes de Solanées, de Composées, de Légumineuses, etc.

On ne peut s'étonner de voir des pousses modifiées (symbiomorphoses ou hybrides de greffe), se comporter à la façon des pousses pures des symbiotes par rapport aux phénomènes de pénétration par glissement ou entraînement, qu'il s'agisse soit de leur apparition sur l'épibioté ou sur l'hypobioté, soit de sorties naturelles ou de sorties provoquées systématiquement.

L'Isabelle de Poligny, décrite par A. Jurie (p. 956, t. III) est une symbiomorphose ou un hybride de greffe (hybride asexuel) provenant d'une pousse née sur l'épibioté à 25 centimètres du bourrelet.

M. Durand, inspecteur de la viticulture, a observé, en 1903, une symbiomorphose intéressante née aussi au-dessus du bourrelet sur un cep de Gamay teinturier greffé sur *Vitis riparia*. Le rameau varié possédait la couleur et l'aspect de l'écorce de l'hypobioté

(1) *Bulletin de la Société botanique de France*, 1889.



FIG. 688. *Olea La Marca* : a, niveau du bourrelet.

tout en ayant par ailleurs les caractères légèrement modifiés du Gamay *épibioté*. J'ai pu contrôler moi-même le fait sur place.

Les *Olea La Marco* sont des hybrides de greffe (fig. 688) nés à des distances très grandes du bourrelet sans mélange de pousses pures de l'*hypobioté* tandis que ce mélange existait chez l'*Amygdalopersica Delponi*, à la façon de ce qui s'était passé au niveau du bourrelet pour le *Pirocydonia Danieli*, montrant ainsi la proche parenté de la formation des hybrides de greffe sur le bourrelet ou à des distances variables de celui-ci.

A. Jurie, qui appliqua le premier sur mes conseils le greffage mixte à la production des *symbiomorphoses* chez les végétaux herbacés et la Vigne, ayant greffé son hybride n° 580 à fleurs hermaphrodites sur le 160 Millardet à fleurs mâles, obtint un rejet (1), situé au-dessous du bourrelet, sur lequel apparut une longue inflorescence hermaphrodite. Plus tard elle fournit des grains de raisin qui se développèrent normalement.

Poursuivant ses recherches systématiques sur l'amélioration, par greffages raisonnés, de ses hybrides sexuels de Vigne, A. Jurie (2) greffa le Gamay d'Arcenant sur *Aramon-Rupestris*. Il provoqua la sortie sur l'*hypobioté*, à 6 centimètres au-dessous du bourrelet, d'un rejet qui constituait une remarquable *symbiomorphose* déjà décrite à la page 880. Le fait fut contrôlé par des savants et des praticiens qui en ont reconnu la réalité.

La *symbiomorphose* obtenue par F. Baco chez le 41 B sur lequel il avait greffé le Baroque (fig. 599, p. 957) est aussi un exemple fort net de ce genre de phénomènes.

Van Houtte (3) a cité le cas de l'*Abutilon Thompsoni* qui, greffé sur *Abutilon* vert, provoqua la sortie d'une pousse panachée sur son *hypobioté*. Un fait analogue a été signalé par V. Lemoine (4).

(1) A. JURIE, *Sur un cas de déterminisme sexuel produit par la greffe mixte* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 2 septembre 1901).

(2) A. JURIE et CURTEL, *De l'influence de la greffe sur la qualité du raisin et du vin et de son emploi d'amélioration systématique des hybrides sexuels* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 19 février 1906). Dans cette Note figurent les analyses très instructives des fruits et des moûts de l'*épibioté* et de ceux du rejet de l'*hypobioté*.

(3) Voir 1 *Flore des serres et des jardins*, t. XVIII, p. 33.

(4) BALTET, *L'Art de greffer*, p. 213.

Bond (i) a obtenu une variation également curieuse. Un *Pelargonium* complètement vert fut greffé sur une variété panachée totalement. A un niveau très inférieur à celui du bourrelet, se développa une pousse verte comme chez l'épibioté, mais elle appartenait à un type moins différencié.

Des croissances par glissement, concernant non les tiges mais les racines réparatrices, peuvent aussi se rencontrer chez certains végétaux greffés et donner des symbiomorphoses ou des hybrides de greffe.

Telles sont les formations si remarquables dédites par Maule (2), puis par Carrière (3), qui furent traitées de légendes par Vöchting (4) et dont, après 28 ans de recherches infructueuses, j'ai finalement réussi à montrer la réalité (T, *Rr*^a, fig. 685 et fig. i, pl. XVII). Ces organes sont fusiformes comme les racines du Dahlia, mais s'en distinguent par leur structure (fig. 610 et 611). Elles présentent un petit cylindre central très dur entouré d'un anneau épais de parenchyme ligneux de réserve, mou et rempli d'inuline (5).

Dans cette catégorie de croissances par entraînement rentre le cas du *Pirocydonia Winkleri*, formé par un bourgeon sorti sur une racine de l'hypobioté à 6 ou 7 centimètres du bourrelet (fig. 680 et planche LXXXVI). Pour expliquer ce fait, on peut admettre deux hypothèses dont une est forcément exacte.

Ou il s'agit du glissement d'un bourgeon hybride de greffe qui s'est formé au niveau du bourrelet pour sortir sur la racine; ou bien il s'agit d'une croissance par entraînement d'une racine hybride réparatrice de Poirier cheminant dans l'hypobioté Cognassier et donnant un bourgeon, fait fréquent chez cette espèce qui drageonne avec une grande facilité (*Br*^a et *Hg*^a, fig. 685).

L'apparition plus ou moins tardive des pousses modifiées (symbiomorphoses ou hybrides de greffe) est due à ce que des

(i) *L'Année biologique*, 1899.

(2) MAULE, *loc. cit.*

(3) CARRIÈRE, *loc. cit.*

(4) VÖCHTING, *loc. cit.*

(5) Lucien DANIEL, *Sur la formation des tubercules souterrains dans une greffe de Topinambour sur le Soleil annuel* (Revue bretonne de Botanique, 1922, t. 3²).

tissus peuvent rester isolés et vivants à l'intérieur d'autres tissus sans s'accroître et sortir seulement quand des conditions nouvelles les amènent à se développer (écusson boudeur, bourgeons latents, nodules ligneux, etc.).

Mais il ne faut pas oublier que la connaissance la plus complète de l'impulsion déterminante et de la réaction terminale chez les *symbiomorphoses* et les hybrides de greffe ne saurait dévoiler les réactions intermédiaires qui se sont produites au cours de leur formation.

Cette réserve faite, pour celui qui veut bien examiner les faits sans idées préconçues en tenant compte des données actuelles de la Science, tout devient clair et au fond très logique dans des questions qu'on a embrouillées à plaisir surtout parce qu'elles étaient gênantes pour des théories en vogue ou des intérêts.

CONCLUSIONS DU SOUS-CHAPITRE 1V

Les faits ci-dessus décrits sont en opposition formelle avec l'opinion régnant au moment où j'ai commencé mes recherches, en 1890. Les savants et les praticiens n'admettaient pas l'existence de l'hybridation par la greffe et traitaient de légendes l'Orange *Bisarrìa* et le *Cytisus Adami*.

Aujourd'hui les faits ont définitivement montré l'existence d'hybrides de greffe, qui forment une série parallèle aux hybrides sexuels et comprennent trois types distincts : les hybrides de greffe mosaïques, les hybrides de greffe intermédiaires et les hybrides renforcés. Les premiers seuls présentent le phénomène de la disjonction des caractères parentaux.

La disposition de ces caractères et la structure des hybrides de greffe ne présentent aucune différence fondamentale avec celles des hybrides sexuels correspondants. Donc les dispositions *péri-clinale* ou *sectoriale* ne sauraient les caractériser, comme l'a dit Hans Winkler.

Ces êtres sont dus à une juxtaposition ou une fusion de deux cellules appartenant l'une à l'*épibioté* et l'autre à l'*hypobioté*,

qui s'unissent pour former un bourgeon mixte, conformément aux hypothèses de Pietro Nati, reprises par Risso et Poiteau, par Prévost, Hans Winkler et enfin par E. Baur.

ils sortent spontanément à l'extérieur, soit sur le bourrelet lui-même, soit à une distance variable de celui-ci, tantôt sur l'épibiote, tantôt sur l'hypobiote, à la suite d'un glissement ou entraînement de tissus.

On en observerait plus souvent si, au lieu de supprimer constamment, comme l'on fait habituellement, les pousses réparatrices qui se forment sur le bourrelet ou à son voisinage, on les laissait se développer pendant un temps assez long pour juger de leur nature, c'est-à-dire en utilisant le procédé du greffage mixte, que j'ai indiqué en 1897.

On peut *artificiellement* en provoquer l'apparition par diverses méthodes employées par les Anciens ou par le procédé général de la décapitation de l'hypobiote au voisinage du bourrelet, ou au niveau du bourrelet lui-même, comme je l'ai indiqué en 1901 au Congrès de Lyon.

Quel que soit le procédé utilisé, il est jusqu'ici impossible d'obtenir à *volonté* des hybrides de greffe, même de reproduire *sûrement* ceux qui sont nés spontanément ou ceux qu'on a plus ou moins méthodiquement réalisés à la suite d'expériences heureuses dans lesquelles le hasard joue toujours un rôle qu'on peut réduire mais non supprimer *complètement*.

SOUS-CHAPITRE V

L'hérédité chez les végétaux greffés.

A l'époque où l'on considérait comme des dogmes absolus la fixité complète des plantes greffées et le greffage comme le moyen parfait de conservation de toute variation obtenue par un procédé quelconque, il ne pouvait être question d'hérédité acquise par greffe chez les symbiotes.

■ n'est donc pas étrange que, dans ces conditions, aucune étude

précise rait été faite méthodiquement avant les recherches que j'ai entreprises sur ce point en 1890 et dont les premiers résultats ont été indiqués en 1894 (1).

Il en est tout différemment aujourd'hui. Personne ne nie plus l'existence de variations chez les plantes greffées, qu'il s'agisse des changements de nutrition produits par les variations du chimisme, des capacités physiologiques de réaction et de résistance, des changements morphologiques maintes fois constatés produits par les déséquilibres de nutrition Cc *Cl*a étudiés p. 625 et 626, tableaux III et IV, ainsi que dans le sous-chapitre II tout entier.

Tout le monde admet que les variations peuvent, en certains cas exceptionnels, atteindre, de suite ou à la longue, des caractères spécifiques de l'un ou l'autre symbiote, séparément ou à la fois, et donner naissance à des *symbiomorphoses* ou à des hybrides de greffe.

Il était donc logique d'étudier l'hérédité des caractères acquis chez les plantes greffées (2), tout comme chez les espèces autonomes, bien que certains naturalistes, abusant de la métaphysique, aient nié son existence en général. Ils devraient pourtant savoir que si l'hérédité des caractères acquis n'existait pas, il n'y aurait ni races humaines, ni races animales, ni races végétales de culture. On ne peut nier que ces transformations se soient produites au cours des siècles à la suite soit des *variations brusques* de Darwin transformées en *mutation* par Hugo de Vries, soit à la suite d'une fixation progressive d'une *variation lente*, faible et labile au début, mais s'accroissant peu à peu par la répétition de l'action d'un ou de plusieurs facteurs agissant dans le même sens sur les générations successives, agames ou sexuées (3).

(1) Lucien DANIEL, *Création de variétés nouvelles par la greffe* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 30 avril 1894) ; *Influence du sujet sur la postérité du greffon* (Le Monde des Plantes, Le Mans, 1895) ; *Un nouveau chou fourrager* (Revue générale de Botanique, 1895), etc.

(2) Lucien DANIEL, *La variation dans la greffe et l'hérédité des caractères acquis* (Ann. des Sciences nat., Bot., 1898).

(3) La distinction entre la variation brusque et la variation lente n'est pas toujours facile à faire. Supposons qu'un observateur non prévenu arrive au moment précis où la dernière goutte d'eau fait déborder un vase, il lui sera impossible de dire si ce vase a été rempli d'un seul coup ou goutte à goutte,

On ne peut en effet, sans arbitraire injustifiable, séparer les deux modes de reproduction, puisque la reproduction sexuée n'existe pas chez un grand nombre d'organismes. C'est la raison pour laquelle l'hérédité acquise par greffe sera examinée successivement chez les végétaux à multiplication agame puis chez ceux qui se reproduisent par graines.

I. — Hérité asexuée (i) ou agame.

Cette sorte d'hérité ne peut exister que chez les plantes vivaces qui se multiplient naturellement ou artificiellement par leurs organes souterrains ou aériens.

Nous étudierons successivement chez ces espèces l'hérité des symbiomorphoses et celle des hybrides de greffe.

A. — HÉRÉDITÉ AGAME DES SYMBIOMORPHOSES

Au point de vue envisagé ici, il est bon d'examiner séparément les plantes herbacées et les plantes ligneuses, qui se multiplient fréquemment par des procédés différents.

1. — *Plantes vivaces herbacées.*

Dans ce groupe rentrent les symbiomorphoses des Pommés de terre, du Topinambour, du *Tanacetum Balsamita*, de

et, dans ce dernier cas, si le remplissage a été régulier ou intermittent, égal ou inégal.

« En général, a dit avec raison Pfeffer (*loc. cit.*, 59, t. II), dans les plantes comme dans l'histoire de la formation de notre planète, il y a beaucoup moins de choses faites par des éruptions et des actions soudaines sautant aux yeux que par un lent travail qui, s'il est imperceptible pour l'instant, peut néanmoins avec le temps, grâce à sa continuité, accomplir les œuvres les plus puissantes ». C'est vrai chez les espèces autonomes et c'est tout aussi vrai chez les mêmes espèces greffées ainsi qu'on le verra dans le présent sous-chapitre.

(1) Quelques écrivains agricoles ont critiqué le terme *d'hybridation asexuelle* dont je me suis servi en 1901 pour grouper les variations spécifiques et les hybrides de greffe. Le terme d'hérité asexuée ou agame ne leur conviendra sans doute pas davantage. Pourtant ils se servent du terme *multiplication asexuelle* et ils sont bien forcés d'admettre, avec tous les naturalistes, la *reproduction asexuelle* des Algues (voir WESLEY, *A sexual reproduction in Colachete*, Bot. Gaz., 86, p. 1-29, 1928).

l'Absinthe, etc., que j'ai signalées et la panachure des plantes herbacées ou frutescentes qui a été étudiée par divers auteurs depuis deux siècles environ. Bien que je les ai déjà sommairement décrites, il est nécessaire d'y revenir à nouveau avec plus de détails.

a) *Hérédité agame chez les Pommes de terre.* — Le baron Tschudy fut le premier à greffer la Tomate sur la Pomme de terre; cette greffe a été bien des fois réalisée depuis, à titre de curiosité. La greffe inverse a été faite par Sutton qui obtint chez l'épibioté Pomme de terre une production de tubercules aériens disposés en chapelet. Mais personne ne s'est préoccupé de rechercher si ces phénomènes, quand ils n'intéressaient pas la pratique horticole, étaient héréditaires et à quel degré.

Pendant de nombreuses années, j'ai non seulement greffé diverses variétés de Pommes de terre sur des hypobiotés appartenant à des espèces variées de Solanées et inversement (p. 394, t. II), mais j'ai étudié l'hérédité possible par multiplication agame (1).

J'ai constaté que, suivant les conditions extérieures, les procédés de greffage, la longueur de tige laissée à l'hypobioté, la nature de l'organe épibioté, l'époque à laquelle on fait l'opération, la perfection relative des bourrelets, il existe non seulement une grande variété dans le développement de l'association mais que la formation des tubercules aériens chez les épibiotés de Pomme de terre est plus ou moins prononcée.

Le dépôt des réserves amylacées se fait dans l'appareil végétatif de l'épibioté Pomme de terre, même s'il s'agit d'espèces ou de variétés de *Solanum tubérifères* greffées entre elles (*Solanum Maglia*, *S. Commersonii*, *S. tuberosum*).

Chose remarquable, qui montre l'affolement de la fonction de réserve chez la Pomme de terre privée de son mode normal de reproduction souterraine, les dépôts d'amidon se font non seulement dans les tubercules aériens, isolés, soudés ou groupés en

(1) Lucien DANIEL, *influence de la greffe sur les tropismes naturels de certaines plantes* (Revue bretonne de Botanique, 1920); *la Question phylloxérique, loc. cit.*; *Nouvelles observations sur les hybrides de greffe et l'hérédité des caractères acquis* (Rev. tîret. de Bot., 1924); *Nouvelles recherches sur les greffes herbacées* (Rev. bref. de Bot., 1910), etc.

extrêmes. Ils sont d'autant plus nombreux et plus développés dans les exemplaires d'une même série de greffes que l'**épibioté** Pomme de terre est situé plus près du sol, est plus ombré par les plantes voisines et maintenu dans une atmosphère fraîche, mais sans excès d'humidité pouvant causer la pléthore aqueuse et la pourriture.

La tuberculisation aérienne varie singulièrement en nombre et en valeur suivant l'**hypobioté** employé, toutes conditions égales d'ailleurs. Elle peut être nulle, ou réduite à un seul tubercule comme avec le Piment (fig. 215, p. 397), assez faible comme chez la Pomme de terre greffée sur Belladone, ou au contraire très forte

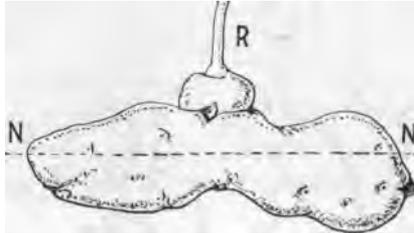


FIG. 690, Tubercule mi-aérien et mi-souterrain de Pomme de terre; R, rhizome **aérien**; NN, niveau du sol.

comme chez celles qui sont greffées sur Tomate (fig. 263, p. 379).

On constate, à la suite de ces greffages, que la couleur des tubercules aériens et celle de leur chair, la constitution des réserves, leur conservation hivernale, leur turgescence au printemps suivant, leurs résistances aux parasites subissent des variations plus ou moins prononcées suivant les **hypobiotés** et les variétés de Pomme de terre utilisées comme **épibiotés**.

Ainsi la Fluke, dans mes expériences bien des fois répétées, greffée sur la Tomate, a produit souvent de gros tubercules, nombreux et d'un beau vert. Dans les mêmes conditions, l'**Early** rose en a donné un petit nombre, de couleur rose brun foncé. La Merveille d'Amérique en a fourni un peu plus que l'**Early** rose, moins que la Fluke, et de couleur rouge brun foncé. La Géante bleue en a produit presque autant que la Fluke et leur couleur était violet foncé. La Négresse a donné des tubercules aériens en

petit nombre, de couleur violet noir brillant et à chair légèrement moins foncée que celle des tubercules aériens.

Si l'on prend pour *hypobiotes* des Solanées autres que la Tomate la couleur des tubercules aériens peut changer plus ou moins. Même cette couleur varie parfois pour un même *hypobiote* sous l'influence des conditions extérieures et de la constitution particulière des bourrelets, ce qui ne peut surprendre ceux qui connaissent les relations existant entre la formation des pigments et la teneur en eau des tissus.

La formation de tubercules axillaires aériens peut être accompagnée d'un épaissement de la gaine des feuilles et de la portion de tige qui lui est opposée. Il peut se faire que le bourgeon né à la base de la gaine se tuberculise ou non, reste distinct ou se soude à la gaine et à la tige en une masse unique (fig. 688).

Il arrive fréquemment que la partie libre et renflée de la gaine se brise sous l'influence des à-coups météorologiques lorsque les pluies succèdent brusquement à la sécheresse et provoquent une tension exagérée des tissus (p. 221, t. I ; p. 790, t. III).

Le 5 juillet 1 899, je greffai six variétés différentes de Pomme de terre sur Aubergine et sur Piment, en prenant ce que les praticiens appellent des faux bourgeons ou *redrugeons*, c'est-à-dire *des* rameaux latéraux se développant tardivement à l'aisselle des feuilles.

Toutes ces greffes réussirent, et les *épibiotes* donnèrent, dans quelques cas, des tubercules aériens en chapelet, et le plus souvent de simples renflements des noeuds. Elles moururent à des dates variables après avoir fourni des développements très inégaux suivant les *hypobiotes* et suivant les exemplaires d'une même série pour un même *hypobiote*.

L'une des variétés *épibiotes*, la Quarantaine des Halles, qui est demi-précoce, vivait encore le premier décembre quand, depuis 3 mois, les fanes des témoins étaient desséchées. Un froid de — 12° survenu brusquement tua l'*épibiote*, sauf l'un de ses tubercules. Encore inexpérimenté à cette époque au sujet de la conservation de ces productions, je ne sus pas traiter ce tubercule qui pourrit sans que je puisse étudier son, hérédité agame.

En 1901, je repris l'expérience en me servant cette fois de **redrugeons** des variétés Jaune de Hollande et **Kydney** rose que je greffai sur Tomate. La réussite fut parfaite. Au 30 septembre suivant, je constatai que certains **épibiotes** avaient un feuillage luxuriant, pas de fleurs et une tuberculisation aérienne à peine indiquée; d'autres, au contraire, étaient peu vigoureux, portaient des tubercules aériens et des renflements nodaux sur leurs tiges et des fruits à graines bien développées.

Cette fois je pus conserver trois tubercules aériens qui furent plantés en avril 1902 et donnèrent chacun une plante. Deux restèrent peu vigoureuses et fournirent à la fois un petit nombre de tubercules souterrains et six tubercules aériens. La troisième était plus vigoureuse, n'avait pas de tubercules aériens, mais portait des renflements nodaux rappelant ceux des **redrugeons épibiotes** qui avaient fourni le tubercule aérien dont dérivait ce troisième pied.

A la suite de dix années d'expériences, Hirsche (i) a fixé une **symbiomorphose** qu'il a obtenue en greffant la variété de Mulhouse, à tubercules rouges, sur la variété Bismarck, à tubercules blancs. La variété nouvelle avait la peau rouge et les yeux blancs ; elle possédait des quantités d'amidon intermédiaires entre les deux variétés parentes.

En greffant la variété Saucisse, à tubercules rouges, sur la variété **Dolkowsky**, à tubercules jaunes, il obtint un type nouveau à tubercules jaune mat, qui renfermait 23 % d'amidon quand ses deux parents en possèdent séparément 15,4 % et 18,2 %. Ce caractère était ainsi renforcé.

Les deux variétés Saucisse et **Dolkowsky** sont toutes deux hâtives. La nouvelle variété était tardive, montrant bien que, comme je l'ai fait remarquer dès le début de mes études, le greffage peut faire apparaître des caractères nouveaux tout comme cela se passe dans le croisement sexuel.

L'hérédité agame fut complète chez ces deux variétés qui furent mises au commerce par leur **obtenteur**.

(1) Voir *Revue horticole*, 1909, et *Bulletin de la Société d'agriculture d'Allemagne*, 1909.

Quand l'on étudie comparativement la structure anatomique de ces formations anormales par rapport aux organes normaux correspondants, on observe des particularités intéressantes (1).

Les rhizomes aériens, en coupe transversale, ont une structure qui présente tous les passages entre celles de la tige aérienne et du rhizome souterrain, mais plus voisine de celle-ci lorsqu'ils sont suffisamment allongés. La réduction marquée des tissus de soutien leur permet de s'incliner facilement vers le sol quand un tubercule aérien se forme à leur extrémité, devient de plus en plus pesant et arrive à les faire prendre un géotropisme positif leur permettant d'atteindre le sol (fig. 689). L'endoderme des rhizomes aériens est plissé comme celui des rhizomes souterrains.

Entre les tubercules aériens et les tubercules souterrains, on trouve de notables différences de structure et de composition chimique.

Chez les premiers, l'épiderme subsiste; les couches corticales externes contiennent de la chlorophylle et de la **solanine** qui ne se rencontrent pas chez les seconds. De même les tubercules aériens acquièrent un pigment plus ou moins marqué chez les variétés à tubercules souterrains incolores et chez celles qui ont une peau colorée, la couleur se modifie plus ou moins, et n'est jamais rigoureusement la même dans les deux catégories d'organes.

Les couches de liège qui remplacent l'épiderme disparu chez les tubercules souterrains n'existent pas dans les tubercules aériens, mais il y en a chez les gaines tuberculeuses ayant subi des brisures qui se sont cicatrisées à l'aide de couches génératrices **subéropbellodermiques** accidentelles nées dans le parenchyme cortical. Ces parties renflées ont une structure spéciale à symétrie bilatérale. Du côté de la tige, la coupe a la structure normale de la tige; du côté opposé, les tissus de la tige et de la gaine foliaire sont **concréments** et forment un dos épais, à structure parenchymateuse, rempli d'amidon. L'activité cellulaire réparatrice a donné lieu à une formation anormale de cristaux sableux **d'oxalate** de calcium.

(1) Lucien DANIEL, *Nouvelles recherches sur les greffes herbacées* (Revue bretonne de Botanique, 1910).

A la fin de la végétation, le pétiole de la feuille se sépare de la gaine par un mécanisme analogue à celui qui produit la chute des feuilles.

Non seulement les réserves qui se déposent ainsi dans les tubercules aériens, à la base de l'épibioté au voisinage du bourrelet ou dans les gaines foliaires varient quantitativement, mais leur constitution chimique est différente de celle des tubercules souterrains de la même variété cultivée comparativement.

L. Chigot (1), dans des recherches faites à mon Laboratoire, a montré que la teneur en fécule des tubercules souterrains de la Géante bleue est de 8,5 % quand elle est seulement de 4,5 % chez les tubercules aériens.

Si l'on examine maintenant la manière dont se comporte la Pomme de terre quand elle joue le rôle d'hypobioté, autrement dit dans des greffes inverses des précédentes, on constate qu'elle présente elle-même des variations intéressantes dans sa tuberculisation souterraine. Le passage de l'atropine du *Datura* dans les tubercules de la Pomme de terre a été déjà étudié dans le présent travail (p. 776 et 780) ; il n'est pas nécessaire d'y revenir.

Mais la tuberculisation souterraine présente des changements très remarquables, constituant de véritables symbiomorphoses, qui résultent de l'antagonisme existant entre les associés qui luttent séparément pour la vie. Naturellement ces phénomènes sont sous la dépendance des milieux, interne et externe, des espèces qu'on choisit, des organes qu'on prend pour épibioté dans ces espèces, de la perfection relative des bourrelets, etc.

Parmi les symbiomorphoses ainsi obtenues, il faut citer celles qui se produisent chez la Belle de Juillet et la Fluke de Saint-Malo quand on les greffe avec la Tomate ou la Belladone.

Ces deux variétés de Pomme de terre sont précoces, surtout la Belle de Juillet. La Tomate est annuelle et son appareil aérien persiste jusqu'aux premières gelées. La Belladone, vivace par ses racines, possède une tige feuillée qui, elle aussi, meurt tardivement

(1) L. CHIGOT, *Note sur la teneur en fécule des tubercules souterrains de la Pomme de terre Géante bleue et des tubercules aériens de la même variété greffée sur Tomate* (Revue bretonne de Botanique, p. 129, 1925).

à l'automne. On conçoit qu'à ces différences dans les rythmes de végétation correspondent des changements dans le développement des associés, dans leurs fonctions, leurs résistances, la durée de la vie, etc. (1).

En 1912, j'avais fait 16 greffes de Belladone et 16 greffes de Tomate sur Belle de Juillet.

Au moment de la maturité des témoins Belle de Juillet, je constatai que, chez la Belladone, 11 avaient mûri à l'époque normale tandis que 5 étaient encore en végétation. Avec la Tomate, les proportions étaient inverses.

Il y avait eu, dans les deux cas, un décalage de précocité et une prolongation de la durée de la vie, de valeur inégale suivant les espèces d'**épibiotes** et suivant les greffes dans une même série.

Les tubercules fournis par les Belles de Juillet témoins et par les **hypobiotes** ne présentaient pas de différences sensibles pour un observateur non averti. Et cependant, un examen approfondi révélait des modifications intéressantes chez les **hypobiotes**.

Non; seulement le nombre et le poids des tubercules souterrains étaient fort variables suivant les exemplaires greffés, et le plus souvent moindres que chez les témoins, mais un certain nombre présentaient des étranglements résultant d'à-coups de végétation rendus plus sensibles que chez les témoins par l'action du bourrelet.

Un certain nombre de tubercules greffés étaient des exemplaires encore en pleine végétation en septembre chez les pieds dont la durée de la vie avait été augmentée sous l'influence d'un) **épibiote** plus tardif que l'**hypobiote** précoce. Le chevelu de celui-ci s'était très développé en vue de fournir la sève brute réclamée par un **épibiote** dont la végétation était très active alors.

Chez quelques exemplaires, le développement extraordinaire du chevelu des racines était accompagné de la formation de rhizomes très allongés portant à leur extrémité des tubercules qui, au lieu de rester agglomérés près du collet comme chez les témoins, s'en éloignaient au point de rappeler la disposition des **Solanum**

(1) Lucien DANIEL, *Nouvelles recherches sur les greffes herbacées* (Revue bretonne de Botanique, 1910-1913, p: 15).

tubérifères sauvages. Il s'était produit ainsi un retour au type ancestral.

Un autre fait, intéressant pratiquement, pouvait se constater. Tandis que, cette année-là, les tubercules des témoins furent atteints par le *Phytophthora infestans*, et se conservèrent mal, ceux des **hypobiotes** restèrent indemnes de maladies.

Au mois de mars, époque de la plantation, les tubercules des témoins qui s'étaient conservés étaient ratatinés, plissés à leur surface à la suite de la perte partielle des réserves sous l'influence d'une germination déjà avancée. Ceux qui provenaient de la Belle de Juillet ayant porté la Tomate étaient moins ratatinés et avaient peu poussé encore. Ceux qui provenaient des greffes avec la Belladone étaient restés complètement turgescents (fig. 555, p. 594).

J'ai recherché si ces modifications, consécutives à la lutte pour l'existence entre deux plantes à rythmes de végétation différents obligés de vivre en commun par le greffeur, étaient héréditaires par multiplication végétative et, dans ce cas, à quel degré.

À la fin de septembre 1919, je recueillis des tubercules aériens de Fluke, greffée régulièrement chaque année sur jeunes Tomates et jeunes Aubergines depuis 1912 et dont les **épibiotes** provenaient du tubercule souterrain qui m'avait uniquement servi à l'origine et que je cultivais depuis lors exclusivement dans les jardins du Laboratoire, sans apport de Fluke étrangère.

En mars 1920, je plantai 100 de ces tubercules aériens, dont 50 provenaient de greffes sur Tomates et les 50 autres, de greffes sur Aubergines jeunes, en plaçant dans les mêmes conditions un rang de tubercules de témoins n'ayant jamais été greffés (1).

Le développement se fit, au début, de façon inégale (2). Il fut moins rapide chez les exemplaires fournis par les tubercules aériens et très inégal par **rapport** à celui des témoins qui fut sensiblement uniforme. Ce résultat était à prévoir car les tubercules

(1) Lucien DANIEL, *Recherches sur la greffe des Solanum* (C. R. de l'Acad. des Sciences, t. 171, p. 1074, 29 novembre 1920).

(2) La germination des tubercules aériens montre que les uns sont précoces, d'autres de précocité moyenne et d'autres tardifs. Les pieds qu'ils fournissent n'ont pas la même vigueur et la même teinte, même quand l'on prend des tubercules aériens de poids égaux.

aériens de la Fluke sont plus lisses et possèdent des bourgeons moins nombreux et moins bien formés que les tubercules souterrains.

Au mois de juillet suivant, les fanes des témoins se comportèrent comme à l'habitude et leur maturité s'effectua normalement. Au contraire, chez certains pieds issus des tubercules aériens de la Fluke greffée sur Aubergine, la maturité avait été retardée de plus d'un mois. Ce décalage de précocité provenait évidemment de l'influence exercée par l'Aubergine, espèce tardive, sur la Fluke, variété précoce. Il y avait eu ainsi hérédité de ce caractère, acquis par greffage.

En outre, à l'arrachage des tubercules souterrains, je pus remarquer qu'aucun n'était malade, tandis que quelques-uns des tubercules des témoins portaient des traces de *Phytophthora*. Il semblait ainsi que ce renforcement de résistance, causé par une plante jeune sur une variété épuisée par la multiplication végétative répétée et dégénéral assez rapidement loin de son pays d'origine, s'était, lui aussi, montré héréditaire.

Je remarquai, chez trois exemplaires issus des tubercules aériens de la Fluke greffée, à la fois des tubercules souterrains et quelques tubercules aériens. Désireux de juger de l'hérédité de ce caractère par multiplication végétative, je fis, en 1921, de nouvelles plantations, comprenant 83 tubercules souterrains et 55 petits tubercules aériens provenant des trois **pieds** portant à la fois des tubercules souterrains et des tubercules aériens; 90 tubercules aériens des greffes de Fluke faites en 1920 sur Tomate et 12 tubercules souterrains provenant des témoins.

L'été, très sec en 1921, ne se prêta pas à la formation simultanée des tubercules aériens et souterrains sur aucun pied. Mais je remarquai six pieds provenant, par groupe de trois, des tubercules souterrains et des tubercules aériens des trois exemplaires ayant présenté cette double production en 1920. Ces six **pieds** se faisaient remarquer par leur grande vigueur et, leur végétation **tar-**
live, par leurs tubercules très gros, lisses et très sains et l'abondance de leur production. Leurs tiges, nombreuses, pourvues de feuilles très développées, étaient épaisses et atteignaient jusqu'à un mètre de long.

Je plantai, en 1922, les tubercules souterrains de cette variété nouvelle, comparativement avec des tubercules des témoins et des tubercules aériens récoltés sur des greffes de Fluke prises sur les exemplaires de Fluke de 1921 provenant des pieds ayant fourni en 1920 des tubercules aériens et des tubercules souterrains à la fois; en même temps, je plantai 50 tubercules souterrains de ces mêmes pieds qui n'avaient pas, en 1921, fourni de tubercules aériens.

Je constatai qu'un pied issu d'un des exemplaires à tubercules souterrains et à tubercules aériens de 1920, mais qui n'avait fourni que des tubercules souterrains en 1921, avait redonné simultanément ces deux sortes de productions en 1922. Il s'était ainsi produit un fait d'hérédité intermittente de ce caractère.

Les pieds provenant de la variété géante de Fluke apparue en 1921 conservèrent leurs caractères particuliers en 1922. Ils se sont maintenus depuis.

Ceux de résistance au *Phytophthora* avaient persisté aussi. Etant donnée leur importance au point de vue pratique (1), j'ai spécialement étudié l'hérédité de la nouvelle forme à Rennes et en diverses régions, avec le concours de plusieurs personnes qui se sont intéressées à mes recherches.

Dans les jardins de mon Laboratoire je l'ai plantée sans engrais, dans le même terrain, pendant 4 années, de 1923 à 1927, par conséquent dans les conditions les meilleures pour en provoquer la dégénérescence. Le supplément de résistance qu'elle tenait de son greffage sur Tomate jeune n'est disparu qu'à la cinquième année, en 1927.

Ailleurs la variété s'est montrée plus longtemps résistante, plantée avec une alternance normale des cultures, mais elle a fini à la longue par disparaître. L'hérédité de la résistance a donc été temporaire; cela montre la nécessité, en pratique, de renouveler le greffage en vue de la production de nouveaux tubercules aériens résistants.

(1) Lucien DANIEL, *La dégénérescence des plantes cultivées* (Revue « Mon Pays n, 1923; *Régénérescence de la Pomme de terre par la greffe* (C. R. de l'Acad. des Sciences, t. 176, p. 857, 1923)

A Rennes, je n'ai pas réobtenu depuis 1922, de pieds donnant à la fois des tubercules aériens et des tubercules souterrains. A Erquy, j'en ai eu quelques-uns en 1927; les tubercules aériens étaient de petite taille. L'année suivante, le nombre des pieds à double tuberculisation avait augmenté, ainsi que le nombre et la taille des tubercules aériens. En 1928, l'accentuation était plus grande encore ; les tubercules aériens étaient beaucoup plus gros qu'à l'ordinaire, mais en revanche la tuberculisation souterraine s'était réduite proportionnellement. Il y a ainsi une corrélation entre les deux modes de mise en réserve, ce qui se comprend.

J'ai cette année (1930) gardé longtemps des tubercules souterrains et des tubercules aériens du pied portant les plus gros de ceux-ci et je les ai plantés seulement dans la 3^e quinzaine de mai. A ce moment les tubercules souterrains avaient fortement poussé en donnant des tiges blanches longues et ramifiées; leur surface était très ratatinée et plissée. Les tubercules aériens étaient encore turgescents; leurs bourgeons commençaient à pousser, conservant ainsi le caractère de tardiveté qui leur avait été imprimé par l'hypobioté Tomate en 1919.

Aucun des pieds provenant des plantations de mai 1930, à Rennes, ne m'a donné de tubercules aériens. Donc, cette fois encore, la variété n'est pas complètement fixée.

Les faits qui viennent d'être rapportés montrent que les variations provoquées par la greffe de la Fluke sur la Tomate jeune peuvent disparaître dès la première multiplication agame ou au contraire se conserver en partie ou en totalité pendant un temps variable. Dans ce dernier cas, l'hérédité agame acquise par greffe est labile, transitoire, intermittente ou continue, plus ou moins durable suivant les variétés et parfois suivant les individus greffés d'une même variété.

L'hérédité ainsi acquise peut, pour certains caractères, s'accroître parfois par des greffages répétés chaque année, pendant un temps assez long, en se servant régulièrement pour épibiotes de tiges prises sur les individus provenant des tubercules aériens de l'année précédente.

Il y a de nombreuses recherches à faire dans cet ordre d'idées

chez les diverses variétés de Pommes de terre pour celui qui opérera avec patience et continuité, sans se laisser arrêter par des échecs répétés. Le succès peut arriver au moment où l'on désespère presque de l'atteindre, comme cela s'est produit pour le Topinambour, ainsi qu'on va le voir par ce qui suit.

b) *Hérédité agame chez le Topinambour.* — Les premières recherches que j'ai entreprises dans cet ordre d'idées datent de 1894. Dans les pages précédentes il a été montré que, à la suite du greffage du Topinambour, espèce vivace par ses tubercules souterrains et à tiges aériennes annuelles, sur le Soleil annuel qui se reproduit exclusivement par graines, apparaissent chez l'épibioté une série de variations résultant de la lutte pour la vie (p. 1016 et suivantes).

Les principales de ces symbiomorphoses sont les suivantes :

1° L'apparition de tubercules aériens, basilaires ou apicaux, feuillés ou non feuillés, colorés en violet rouge vif, qui remplacent les tubercules souterrains que l'épibioté ne peut produire (fig 1 et 2, pl. XV et pl. XC en) couleurs).

2° La formation d'un manchon basilaire parenchymateux à la base de la tige principale, au voisinage du bourrelet (fig. 696).

3° La production de rhizomes aériens d'abord horizontaux puis s'infléchissant vers le sol (fig. 1, pl. XV).

4° Le développement sur les tiges de racines adventives en forme de moignons, principalement au voisinage des nœuds.

5° L'épaississement de la base des rameaux latéraux au voisinage de leur point d'insertion sur l'axe principal (fig. 565) et la formation de parenchyme de réserve qui compromet la solidité de l'attache de ces rameaux en les rendant sensibles à l'action du vent.

6° Les changements dans la croissance de la tige dont les entrenœuds existant au moment du greffage cessent de croître pour reprendre progressivement leur croissance au fur et à mesure que se rétablit l'équilibre de végétation $Cc = - C'a$ (fig. 2, pl. XX).

7° Les modifications du coloris des tiges et des feuilles, ainsi

qu'un gaufrage du limbe de celles-ci si le milieu extérieur devient suffisamment humide (pl. XC, et XCI en couleurs).

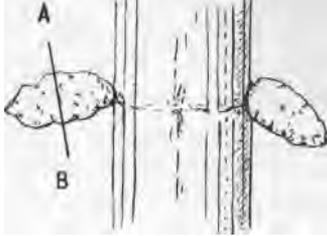


FIG. 691. Tubercules aériens sans feuilles du Topinambour greffe sur Soleil. AB, niveau de la coupe transversale.

8° Le développement de racines de remplacement devenant très accidentellement tuberculeuses et fusiformes quand, après avoir crû par glissement dans la tige de l'hypobioté Soleil, elles arrivent dans le sol (fig. 1, pl. XVII, et fig. 697, AB).

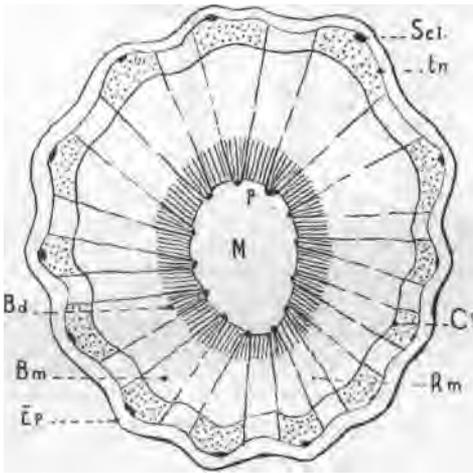


FIG. 692. Coupe transversale du tubercule (fig. 691) en AB. M, moelle; p, pointements primaires; Bm, bois mou; En, endoderme; Ec, écorce; Bd, bois dur; Szl, sclérenchyme; Ep, épiderme.

90 L'augmentation de la durée de la vie de l'épibioté entraînant celle de l'hypobioté.

10° Les transformations de l'appareil sécréteur et autres modifications anatomiques (fig. 612, 613, 614 et 615).

La structure anatomique des organes modifiés chez l'épibiot Topinambour offre un intérêt particulier. Elle montre tous les passages entre leur structure et celle des organes normaux.

Ainsi les tubercules aériens (fig. 691) présentent en coupe transversale AB (fig. 692) la structure d'un tubercule souterrain (le même volume, mais cependant ils en diffèrent par la présence d'un pigment abondant dans l'épiderme velu et de chlorophylle dans les couches corticales externes. Dans celles-ci, on trouve parfois des canaux sécréteurs elliptiques, arrondis et normaux irrégulièrement distribués (fig. 612, 613, 614 et 615). De nombreux bourgeons existent aux divers niveaux des coupes.

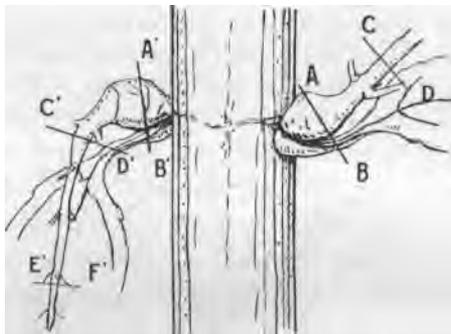


FIG. 693. A gauche, tubercule aérien se terminant par un rhizome ailé. A/ B', C/ D', E' F', niveau des coupes; à droite, tubercule aérien donnant une tige aérienne oblique; A B, C D, coupes transversales; F, feuille.

Les rhizomes aériens à géotropisme positif A' B' (fig. 693) présentent dans leur partie basilaire renflée A' B' une structure assez voisine de celle des tubercules feuillés ou non qui n'ont pas donné de pousse terminale retombante (AB, fig. 690). Leur moelle est aussi développée, les bois secondaires sont en très grande partie parenchymateux; les pointements primaires sont encore visibles. Les canaux sécréteurs médullaires sont petits, simples ou géminés, irrégulièrement distribués; ceux de l'écorce sont modifiés comme chez le tubercule précédent. Les bourgeons existent, mais en plus petit nombre.

En C' D', le rhizome aérien possède la structure d'une tige jeune, à bois discontinu peu développé. Il existe de très nombreux canaux sécréteurs tant dans la moelle que dans le liber et l'écorce. En E/F', c'est le début de la structure secondaire qui s'observe. Les poils épidermiques abondent et sont beaucoup plus nombreux que dans les coupes précédentes A B, A' B' et C' D'.

La structure du rameau latéral ayant conservé son géotropisme normal (A B, fig. 691), mais présentant un épaissement tuberculeux à la base, est très curieuse dans la région épaissie A B,

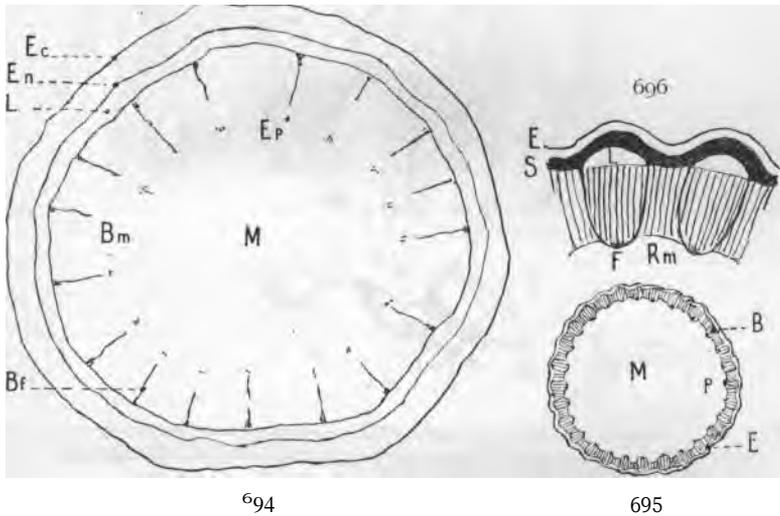


FIG. 694. Coupe transversale A B de la fig. 693. M, moelle; *Ep*, pointements primaires; *Bf*, bois dur rayonnant en files; *Bm*, anneau de bois mou riche en réserves; L, liber; En, endoderme; Et, écorce.

FIG. 695. Coupe transversale C D (fig. 693). M, moelle; *p*, pointements primaires; B, bois; E, écorce. — FIG. 696. Portion grossie de la coupe "de la fig. 695; E, épiderme; S, sclérenchyme; L, liber en îlots; F, pointements primaires; Rm, rayons médullaires.

par suite de la superposition à un anneau complet de bois dur Bd d'un anneau de bois mou *Bm* plus ou moins épais suivant le développement particulier du renflement basilaire (fig. 694).

Sur cette coupe transversale A B on trouve, en allant de l'extérieur vers l'intérieur, un épiderme avec quelques lenticelles, et en

dessous, non du collenchyme comme dans les saillies des tiges normales, mais des cellules corticales irrégulières, arrondies ou allongées ; de petits îlots de sclérenchyme ; du liber en îlots correspondant aux lames vasculaires et séparés par de larges rayons médullaires. La couche génératrice cambiale fonctionne activement et donne du parenchyme ligneux de réserve en dedans, du liber à l'extérieur ou de nouveau parenchyme médullaire également de réserve.

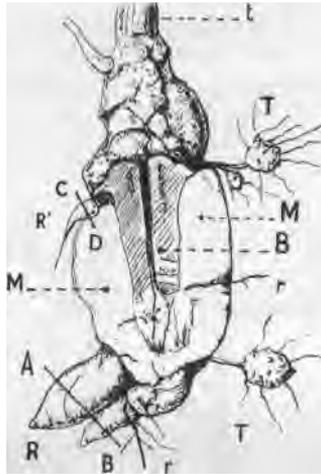


FIG. 697. Manchon tuberculeux basilaire de Topinambour fendu longitudinalement ; *t*, tige aérienne ; T, tubercule souterrain ; M, M, manchon ; II, bois dur interne entouré par le manchon ; R, R', racines tuberculeuses ; A - C D, coupes transversales des racines tuberculeuses ; *r*, racines normales.

L'anneau ligneux interne est formé par le bois primaire *pp*, du bois secondaire dur Bd, avec rayons médullaires également lignifiés. Vient ensuite une moelle assez réduite. Les canaux sécréteurs y sont normaux et normalement distribués ; ceux des rayons médullaires et du liber également. Dans l'écorce ils sont rares.

Dans la partie C D (fig. 695), la structure est celle d'un rameau normal. La moelle, très prédominante, est entourée par un faible anneau ligneux revêtu d'une écorce mince. Cette partie comprend du bois ordinaire et un anneau de sclérenchyme, entre lesquels sont placés des îlots de liber (fig. 696), peu développés.

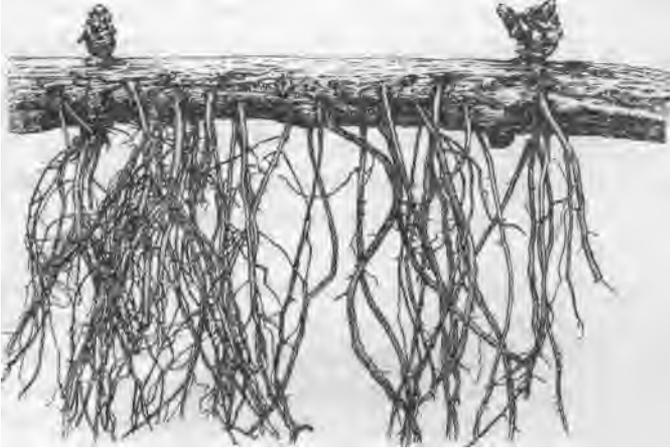
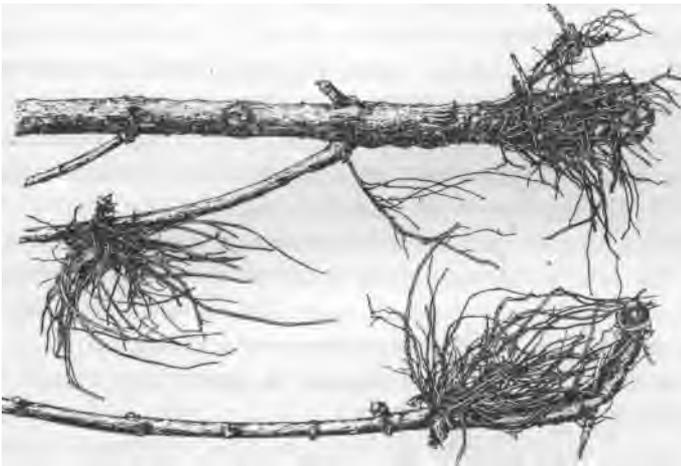


FIG. 698. Marcottage accidentel d'une tige complètement couchée stir le sol par le vent, vers la fin de la végétation.



699. Enracinement dans le sol de tubercules aériens portés par des tiges partiellement couchées par le vent.

Toutes les coupes ici décrites, comme celles des tubercules souterrains, possèdent un endoderme très net, à plissements accusés, qui se présentent sur les coupes tantôt sous la forme de points, tantôt sous la forme de lignes alternant irrégulièrement avec les ponctuations. L'inuline y est très abondante dans les parenchymes et se présente sous la forme de masses ou de superbes sphéro-cristaux isolés.

A ces variations de structure s'ajoutent celles des racines tuberculeuses (fig. 697) qui ont été déjà décrites et figurées (p. 1020, fig. 610 et 611).

Toutes ces symbiomorphoses constituent un véritable affolement de la fonction de réserve, des tropismes, de la fonction de sécrétion, de la répartition de l'eau, des produits nutritifs et des déchets. Elles sont le résultat de la lutte pour la vie chez l'épibioté qui met en jeu toutes les corrélations dont il dispose pour assurer la conservation de l'individu et de l'espèce.

Elles offrent de l'analogie avec celles des Pommes de terre greffées mais sont plus complexes et plus nombreuses.

J'ai étudié l'hérédité agame, soit en abandonnant l'épibioté à lui-même pendant l'automne et l'hiver, soit en le multipliant végétativement moi-même.

Lorsque surviennent les gelées, l'appareil aérien se dessèche et fréquemment les tiges se renversent sur le sol sous l'influence du vent. Les tubercules aériens, en contact avec le sol à la suite de ce renversement s'enracinent et donnent naissance à une plante nouvelle. Ils constituent de véritables bulbilles (fig. 698).

Quelquefois la tige de l'épibioté persiste par sa base jusqu'en mars. Le vent ne la couche pas totalement, mais il l'incline sur le sol assez pour que se développent des racines adventives qui donnent lieu à un véritable marcottage naturel (fig. 699).

Il va de soi qu'il m'a suffi d'imiter la nature pour obtenir artificiellement les mêmes résultats.

Jusqu'ici, qu'il s'agisse de multiplication végétative naturelle ou artificielle, je n'ai observé ni hérédité labile ou intermittente ni hérédité quelconque, rappelant ce qui s'est passé chez la Pomme de terre Belle de Juillet et chez la Fluke. Tous les Topinambours

provenant des tubercules aériens ou du marcottage ont reproduit la variété primitive greffée sans présenter aucune des modifications causées par le greffage.

Quand on examine les greffes inverses de Soleil sur Topinambour, on constate chez celui-ci d'autres *symbiomorphoses* résultant encore de sa lutte pour la vie et la conservation de l'espèce, mais elles sont différentes de celles qui s'observent chez les Topinambours *épibiotes*. Les tubercules s'allongent au lieu de garder la forme caractéristique de la variété qui m'a servi constamment dans mes recherches (fig. 70, t. 1) ; au lieu de rester agglomérés (fig. 566), ils se forment à des distances assez éloignées du collet de la plante (fig. 1, pl. XX), à la façon dont la Pomme de terre retourne au type sauvage.

Si l'on multiplie ces tubercules modifiés, on constate seulement une hérédité partielle en certains cas; le plus souvent il y a un retour plus ou moins rapide au type originel, tant comme forme que comme distance du tubercule au collet de la plante.

Cependant, dans un cas resté unique au cours de 36 ans d'expériences continues, j'ai obtenu une variation importante et stable jusqu'ici, l'*Helianthus tuberosus Mangini* (fig. 4, pl. XCII), dont le tubercule se forme à 30 ou 40 centimètres du collet et a présenté deux variétés, l'une violette et l'autre jaune (I). Mais cette fois l'*hypobiot*e Topinambour avait pour *épibiot*e, non le Soleil annuel, mais l'*Helianthus multiflorus* qui, comme l'on sait, a de longs rhizomes et transmet parfois ce caractère au Topinambour (2).

Cette variété très vigoureuse a été utilisée comme fourrage, en grande culture, par M. Petit, directeur honoraire des Services agricoles du Morbihan.

(1) Lucien DANIEL, *Nouvelles observations sur les hybrides de greffe et l'hérédité chez les plantes greffées* (Revue bretonne de Botanique, p. 56, 1924).

(2) Lucien DANIEL, *La variation dans la greffe, loc. cit.*, fig. 4, pl. III, 1898. La *symbiomorphose* que représente cette figure fut présentée en nature au Congrès horticole de Paris, en 1898. M. de Vilmorin, qui assistait à la séance, l'examina et ne put s'empêcher de lire : « *C'est pourtant vrai!* » Il me fit même remarquer une transmission d'un autre caractère qui m'avait alors échappé.

Elle a fourni trois coupes successives de tiges feuillées très appréciées des bovins et des porcs.

c) *Hérédité agame chez les Tanacetum Balsamita*. — L'on a vu (p. 578, t. II) les curieuses *symbiomorphoses* présentées par le *Tanacetum Balsamita* greffé sur *Chrysanthemum frutescens* (fig. 442), et empêché de produire ses organes souterrains de propagation normale.

Il était intéressant de voir si ces modifications peuvent se conserver héréditairement par bouturage et par greffage. Ayant fait des boutures par éclats des *rhizomes* aériens terminés par des rosettes, j'ai obtenu des exemplaires superbes (pl. XCIII), à tiges aériennes très nombreuses, dont les unes étaient devenues plus ligneuses et se maintenaient dressées, et les autres étaient couchées sur le sol en vue de se marcotter naturellement.

Les tiges dressées portaient des fleurs en abondance, étaient remontantes et, au moment du passage à l'état de vie ralentie, se desséchaient seulement par le sommet et non plus en entier comme le type original. Elles portaient de nombreuses rosettes et rappelaient comme aspect l'*épibioté* greffé sur *Chrysanthemum frutescens*, à la fin de sa deuxième année de végétation (fig. 44 2).

Tous les exemplaires greffés avec des rosettes aériennes ou avec des pousses ordinaires des pieds modifiés ont conservé les caractères acquis et sont devenus beaucoup plus vigoureux (1). Tous résistèrent aux froids de l'hiver 1926-1927, quand les tiges aériennes des témoins étaient mortes en entier.

Il y a là une indication qui pourra avoir son importance pratique le jour où l'on voudra conserver certaines variations de greffe par bouturage quand l'*épibioté* ou l'*hypobioté* ne se multiplient pas par graines.

Cette année (1930), j'ai constaté que toutes les boutures ont été atteintes par une *Puccinie* qui a fini par faire tomber leurs feuilles complètement. De nouvelles feuilles sont apparues en septembre sur les tiges qui n'avaient pas trop souffert.

(1) Lucien DANIEL, *Recherches sur l'hérédité des symbiomorphoses* (Revue bretonne de Botanique, p. 198, 1927).

De l'augmentation d'un caractère de résistance (résistance au froid par exemple), il ne faut pas conclure à une augmentation correspondante d'autres caractères (résistance aux parasites par exemple, etc.).

2. — Plantes frutescentes ou ligneuses.

a) *Hérédité de la panachure.* — La panachure peut se transmettre par bouturage et par greffage. Il en a été donné des exemples (p. 998-1007) sur lesquels il est inutile de revenir. Ce qui importe, c'est de savoir que l'hérédité agame de la panachure peut être complète, présenter des retours en arrière, être transitoire ou non transmissible suivant les genres de panachures, sans qu'on puisse préciser les causes de ces différences dans le comportement.

Parmi les panachures dont l'hérédité par greffe s'est montrée transitoire, il faut citer la Mirabelle tiquetée obtenue par Nombrot (1) 1004).

Un cas très intéressant est celui des *Abutilon* greffés par Van Houtte, à Gand.

La panachure blanche d'un hypobioté devint jaune par greffage avec une variété de cette nuance. Mais l'hypobioté reprit sa couleur blanche quand on supprima l'épibioté jaune. L'hérédité fut donc transitoire comme dans le cas précédent.

h) *Hérédité agame chez les Vignes.* - De nombreux exemples de conservation de propriétés acquises par greffage chez les Vignes ont été déjà relevés à propos de la résistance phylloxérique par P. Castel dans l'Aude (p. 947), et par M. de Cursay pour la Folle blanche (p. 947), ainsi qu'à propos des variations du racinage chez le Cabernet-Sauvignon (p. 948), et de l'amélioration de la production chez le Baco n° 1 (p. 972), etc.

On peut en citer beaucoup d'autres exemples.

A. Jurie (1), après avoir, sur mes conseils, utilisé le greffage systématique de son hybride n° 580 sur 41 B Millardet (Chas-

(1) A. JURIE. *Variations spécifiques dans la greffe* (C. R. du Congrès de Rome, 1903); *Variatione specifica* (Bolletino quindicimale degli agricoltori Italiani, 1905), etc.

selas x *Vitis Berlandieri*) pour obtenir un remarquable supplément de production et de qualité des raisins, multiplia exclusivement ce cépage par bouturage pour ne pas démolir la mosaïque nouvelle qu'il avait réalisée. Il constata une hérédité complète par ce procédé.

Les propriétés acquises se sont conservées depuis par bouturage, ainsi que cela a été maintes fois constaté dans des vignobles français ou étrangers, où cet hybride amélioré est apprécié par sa grande résistance et par la qualité de ses raisins.

Selon J. Fouché, « le 580 Jurie, amélioré par la greffe, cultivé -franc de pied depuis 12 ans, a tenu toutes ses promesses et, malgré sa production extraordinaire, se maintient d'une vigueur remarquable (1) ».

P. Castel (2), autre hybrideur bien connu, qui expérimentait sur 70 hectares de Vignes dans ses propriétés de Carcassonne, avait greffé en grand certains de ses hybrides sexuels en vue de leur communiquer des suppléments de résistances au phylloxéra ou de fertilité.

Parmi les hybrides étudiés par lui figure le 10709, provenant d'un 1202 Couderc (*Vitis rupestris* x *V. vinifera*) x Castelet. C'est un cépage fertile, à raisins blancs, à grosse grappe et à gros grains, à saveur fraîche et sucrée, mais sujet à la pourriture et très peu résistant au phylloxéra.

Après avoir greffé comparativement le 10709 sur *Vitis riparia*, *V. rupestris*, 1202 Couderc, Aramon-rupestris Ganzin n° 1, *Vitis rupestris* du Lot et *Vitis cordifolia* x *V. rupestris*, P. Castel, préleva, quelques années plus tard, des boutures sur les divers épibiotes ci-dessus énumérés et les planta en plein champ sur un assez grand espace.

Il remarqua qu'un certain nombre des souches ainsi obtenues présentaient une plus grande vigueur et une résistance beaucoup plus élevée au phylloxéra. Or ces souches provenaient toutes des sarments coupés sur les 10709 greffés sur *V. Cordifolia* x *V. rupestris*.

(1) J. FOUCHÉ, *Les hybrides producteurs directs dans les Deux-Sèvres* (Revue des hybrides, décembre 1917, p. 101).

(2) P. CASTEL, *De l'amélioration des producteurs directs par la greffe* (Congrès agricole de Toulouse, 1905).

P. Castel en conclut que ce dernier *hypobiote* était la cause de ce supplément de vigueur et de résistance au phylloxéra puisque la résistance phylloxérique n'avait pas changé chez les ceps issus du franc de pied ou provenant des autres *hypobiotes*.

De plus, comme dans les autres greffes, le *Vitis rupestris*, isolé ou associé à d'autres cépages, n'avait pas modifié la résistance phylloxérique, c'était à l'action du *Vitis Cordifolia* qu'il fallait attribuer ce résultat.

Ayant, pendant quatre années consécutives, constaté que cette amélioration se maintenait intégralement, P. Castel mit au commerce son hybride *asexuellement* amélioré sous son numéro d'ordre 10709 en le faisant suivre des lettres C. R. pour montrer qu'il était dû à l'action de l'*hypobiote* *Vitis cordifolia* x *V. rupestris*.

D'autres expériences comparatives, faites sur une aussi grande échelle, lui permirent de trouver d'autres *hypobiotes* améliorants à des titres divers : le Noah pour empêcher la coulure, augmenter la teneur en sucre et la grosseur des grappes; le *Vitis Berlandieri* pour améliorer la qualité des raisins.

Après avoir constaté que certaines améliorations ainsi réalisées par des greffages rationnels étaient franchement héréditaires, il concluait que, conformément à ce que j'avais indiqué au Congrès de Lyon (1) :

« Avec le concours combiné des hybridations sexuelle et asexuelle dans un but précis à atteindre, nous devons, dans un avenir prochain, pouvoir reconstituer nos vignes par de simples boutures en plein champ, tout en assurant aux grands crus l'intégralité de leurs caractères. »

Beaucoup de variations ont été sélectionnées dans des Vignes greffées qui avaient très probablement le greffage pour origine. La plupart se sont conservées par *bouturage* (2).

L'hérédité *agame* des caractères acquis chez des Vignes greffées a encore été nettement établie par les expériences de F. Baco sur le *racnage* des boutures prélevées sur une même variété greffée

(1) Lucien DANIEL, *loc. cit.*, Lyon, 1901.

(2) Lucien DANIEL, *la Question phylloxérique, loc. cit.*

sur des *hypobiotés* différents (1). Les variations causées par le greffage chez le Baroque et le 1202 dans le géotropisme spécifique de leurs racines se sont maintenues par bouturage et ont accompagné les variations de l'appareil aérien (2) qu'il avait précédemment observées.

De même, cette hérédité s'est manifestée encore par la perte de la résistance phylloxérique chez l'*York-Madeira*, cépage américain qui, au début de la reconstitution du vignoble français, était considéré comme aussi résistant que les *Vitis riparia* et *V. rupestris*. *et* est tombé assez rapidement au bas de l'échelle. Bouturé, il n'a jamais retrouvé la résistance perdue.

Enfin J. W. *Laferrière*, de Rutherford, Napa County (Californie), qui a donné mon nom à l'un des hybrides sexuels obtenus par lui, écrivait en 1906 :

« J'ai aussi obtenu plusieurs hybrides de greffe et j'en ai fait d'autres, tout dernièrement. C'est ainsi que j'ai obtenu de nouvelles variétés de Vignes résistant assez bien, sur leurs propres racines, au phylloxéra et à la maladie de Californie. J'ai opéré à *Claverdale*, sur les bords de la rivière russe (Russian River) où le Carignan doit être soufré de 7 à 8 fois si l'on veut avoir une récolte seulement peu attaquée. »

c) *Hérédité agame chez les Rosiers et les arbres fruitiers.* — Chez les Rosiers, les variations par greffage ne sont pas très rares et beaucoup de celles qu'on a désignées sous le nom de sports ou de variations par bourgeons ont été produites par des réactions symbiotiques. Il en est de même pour les arbres fruitiers ou d'ornement.

Chacun sait que beaucoup de ces *symbiomorphoses* peuvent être conservées par greffage. C'est ainsi que se sont comportés les Poiriers de M. Millot (p. 928), les Reinettes de M. *Martinai* (p. 933), etc.

Rien n'est variable comme la durée de conservation par greffage

(1) F. BACO, *Bouturage comparé des Vignes greffées et franches de pied* (C. R. de l'Acad. des Sciences, t. 156, p. 1167, 14 avril 1913).

(2) F. BACO, *Sur des variations de Vignes greffées* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 15 février 1909).

de diverses *symbiomorphoses* dans le 'genre Rosier. Tantôt la conservation est de faible durée comme chez la rose Merveille de Lyon qui, dans mon jardin, a fait en deux ans, retour à la rose Baronne de Rothschild (i 1, quand la rose Maman Cochet à fleurs blanches s'est maintenue pendant vingt ans jusqu'à la mort du rosier.

Il va de soi qu'il serait téméraire de conclure, après vingt ans, à la durée illimitée de cette forme; plusieurs siècles de durée ne *suffiraient* pas même pour affirmer l'immuabilité d'un type donné.

B. — HÉRÉDITÉ AGAME DES HYBRIDES DE GREFFE

L'hérédité agame est tout particulièrement intéressante à étudier chez les hybrides de greffe mosaïques. Tantôt elle est complète comme celle de l'état pleureur chez toutes les formes du *Cratægomespilus* de Saujon; tantôt elle est incomplète comme chez les *Cratægomespilus Asnièresi* et *C. Dardari* ainsi que chez l'Orange *Bisarría* qui, une fois greffés, présentent des variations diverses, disjonctions, changements de mosaïque ou réarrangements somatiques, etc. (2).

Toutes ces variations ont été déjà décrites dans les pages précédentes (voir p. 1070, sous-chapitre IV). Il est inutile d'y revenir.

L'hérédité agame, ainsi que j'ai pu le constater cette année à Rennes, n'est pas complète non plus chez le *Cytisus Adami* (p. 1017). Non seulement le coloris des fleurs est assez variable dans une même grappe, mais parfois dans la même fleur ou le même pétale. C'est encore là un fait qui ne concorde pas précisément avec l'hypothèse de la structure *périclinale* absolue figurée par Baur chez les pétales de cet hybride de greffe.

Seuls les hybrides de greffe intermédiaires, comme le *Pirocydonia Danieli* et autres (p. 1128), ou renforcés comme le *Pirocydonia Winkleri* (p. 1035), semblent se maintenir complètement,

(1) VIVIAND-MOREL, *La rose Baronne de Rothschild*, ses sports et l'influence de la greffe sur leur production (Lyon-Horticole, 15 avril 1904).

(2) Lucien DANIEL, *Sur la stabilité et l'hérédité des Cratægomespilus et des Pirocydonia* (C. R. de l'Acad. des Sciences, t. 169, p. 513; Revue bretonne de Botanique, 1919).

le premier par greffage et le second, par greffage et bouturage à la fois.

On peut donc considérer, jusqu'à preuve du contraire, ces deux formes de *Pirocydonia* comme des hybrides de greffe fixes correspondant aux hybrides sexuels fixes qui constituent de véritables espèces pour les naturalistes admettant comme critérium la persistance de l'hérédité agame ou sexuelle chez celles-ci.

II. — Hérité sexué.

Nous avons montré que la possibilité du croisement sexuel est assez limitée chez les végétaux autonomes dans les conditions normales actuelles (p. 229, t. I). Des causes diverses l'empêchent ou le favorisent; il en est de même pour l'autofécondation et la reproduction en général.

Il est démontré qu'il y a deux barrières établies par la nature pour empêcher les croisements entre espèces très éloignées : 1° la composition spécifique du liquide stigmatique; 2° l'indifférence ou l'aversion sexuelle entre les gamètes mâles et femelles qui, au lieu de s'attirer, ne se meuvent plus ou se repoussent suivant leur **chimiotactisme** spécifique.

La reproduction et les rendements sont fonction de la valeur sexuelle des gamètes. On sait que l'**insuffisance** ou l'excès de nutrition ont une influence considérable sur eux.

La diminution ou l'absence d'aliment suffisent pour provoquer la formation d'organes de conservation et de multiplication. L'apparition des fleurs est tantôt accélérée, tantôt supprimée par la disette; la suralimentation peut la contrarier ou l'empêcher et c'est là une des raisons pour lesquelles on doit cultiver les plantes étalons de façon rationnelle pour obtenir les résultats qu'on cherche.

Chez les Cryptogames, des faits analogues ont été obtenus expérimentalement par Klebs. La formation de zoospores est provoquée à l'obscurité par des solutions à 1 / 100 d' inuline, d' **amgdaline** ou d' **esculine** ; les zoospores ne se forment plus si l'on emploie des solutions à 2/100.

Dans ces conditions, on ne peut être surpris de voir la greffe retentir à la fois sur les symbiotes eux-mêmes et sur leur descendance. Des exemples de ces actions sont aujourd'hui connus en plus de ceux qui ont été déjà cités dans cet ouvrage.

L'*Habrothamnus elegans*, greffé par Chauvière sur le *Cestrum roseum*, donna des fleurs plus abondantes ; le même expérimentateur obtint des floraisons anticipées en greffant sur des espèces vigoureuses les vieux rameaux d'autres espèces voisines.

Les décalages de précocité, la production de types remontants, en un mot toutes les modifications des rythmes de floraison citées dans le sous-chapitre II, p. 894 et suivantes, montrent que le greffage a une influence profonde sur la reproduction sexuée. Il en est de même pour la fructification.

Les *Vitis vinifera* deviennent plus fertiles à la suite de leur greffage sur *V. riparia* ; c'est le contraire si l'on se sert pour *hypo-biote* du *V. rupestris*.

La *Passiflora alata* (1), qui ne peut produire de fruits qu'à la condition d'être fécondée par un pollen étranger, se féconda elle-même et continua à donner des graines après avoir été greffée sur une espèce différente par Donaldson.

Luther Burbank (2) a dit : « Il y a une proche et remarquable analogie entre l'hybridation et le greffage. Ayant rapporté de France un Prunier (*Prunus myrobalana* var. *Pissardi*), dont il n'y avait pas d'autre spécimen en Amérique, je le greffai sur le Prunier de Kelsey, une variété de *Prunus triflora*. Le greffon lui-même ne fleurit pas, mais la présence de ce greffon produisit chez le sujet un croisement des deux espèces. C'est le seul cas qui soit à ma connaissance dans lequel le greffon ait affecté le système reproducteur de la plante, formant ainsi un croisement entre des formes qui n'avaient jusqu'ici jamais été croisées. Plusieurs centaines de descendants de ce croisement sont actuellement en vie. »

Des cas de déterminisme sexuel ont été signalés par A. Jurie (p. 907) et par Millardet (3). D'après celui-ci, M. de Grasset greffa

(1) DARWIN, *loc. cit.*

(2) D'après la « Tribune horticole », 1907. Burbank n'avait pas alors connaissance de mes recherches sur ce sujet.

(3) *Revue des hybrides*, 1904.

un jour sur une souche vigoureuse un *Vitis flexuosa* du jardin botanique de Bordeaux qui n'avait jamais produit un fruit depuis 25 ans qu'il y était cultivé. L'année suivante, il y avait des raisins présentant 40 à 50 grains sur l'épibioté.

M. Bouysset, vers 1892, greffa 400 à 500 *Vitis rupestris* du Lot sur des *V. riparia* de 5 à 6 ans d'âge. Au mois de septembre de la même année, il récolta trois à quatre grappillons de trois à quatre grains chacun sur l'épibioté. Les grains étaient noirs, normaux pour l'espèce ainsi que les graines. Celles-ci, semées, donnèrent des Vignes identiques au *V. rupestris* du Lot.

Le pied mère du *Vitis cordifolia* x *V. rupestris* de Grasset est habituellement stérile. De temps en temps cependant, les grappes ne tombent pas toutes et, au mois de septembre, on trouve sur quelques-unes jusqu'à une douzaine environ de grains noirs, à graines normales. Ce cépage fut greffé sur des souches européennes âgées et vigoureuses. L'année suivante les épibiotés produisirent beaucoup de grappes, coulardes encore, mais tout de même à grains relativement très nombreux.

Si l'insuffisance ou l'excès de nutrition, autrement dit les déséquilibres $Cc > C'a$ (disette) et $Cc < C'a$ (suralimentation) ont une influence considérable sur la valeur sexuelle et les rendements chez les plantes autonomes, on comprend que les déséquilibres provoqués artificiellement chez les symbiotes agissent non seulement sur ceux-ci et sur leur postérité, mais aussi puissent modifier les barrières établies par la nature en vue d'empêcher le croisement entre espèces éloignées (fig. 135, p. 235).

Dès l'instant que la répartition de l'eau et des substances dissoutes subit des changements quantitatifs et qualitatifs, que ces substances sont concentrées, diluées ou dissociées sous l'influence des bourrelets, la composition du liquide stigmatique et son abondance relative seront modifiées; ce qui favorisera ou retardera la germination des pollens ainsi que la rapidité de croissance des tubes polliniques.

L'indifférence et l'aversion sexuelle peuvent de même apparaître chez des espèces greffées capables de se féconder à l'état autonome ou inversement disparaître pour permettre une fécondation nor-

male jusqu'alors empêchée ou donner lieu à des croisements anormaux. C'est en partie à cette cause que sont dus la coulure et le millerandage (1).

De ces deux sources de variations **chimiotactiques** découlent des actions corrélatives qui, agissant simultanément ou isolément sur chaque symbiote ou sur les deux à la fois et sur leurs descendants, provoqueront parfois chez ceux-ci des **symbiomorphoses** ou des hybrides de greffe, conjointement ou séparément.

Il était donc tout indiqué d'étudier l'hérédité sexuelle chez les plantes greffées, en même temps que l'hérédité agame et de rechercher si les **symbiomorphoses** et les hybrides de greffe sont ou non héréditaires par graines, en un mot s'il y a hérédité des caractères acquis chez les plantes greffées et, dans l'affirmative, quelle en est la modalité.

Cette question est d'une importance de tout premier ordre relativement aux théories sur le *fixisme* ou l'*évolutionnisme* des espèces (2) et aux applications pratiques qui en dépendent (*fixation* des variations ou *obtention de variétés nouvelles*).

Malgré cela, l'influence de la symbiose sur la valeur sexuelle des associés, sur le croisement et sur la descendance des conjoints, n'avait pas *été* étudiée avant la fin du siècle dernier, c'est-à-dire avant mes premières recherches sur ce sujet et la publication de ma méthode de perfectionnement systématique des végétaux par la greffe suivie de semis (1894-1895).

Quelques rares auteurs, au cours des siècles passés, ont cependant soupçonné la possibilité de l'hérédité des caractères acquis par greffage; quelques-uns seulement ont donné des exemples probants.

Dany de Brossard (3) attribuait à cette opération la diversité

(1) Lucien DANIEL, *Production expérimentale de grains de raisins sans pépins* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1907).

(2) Lamarck a posé le premier le principe que les *plantes sont soumises à l'habitude*. Lecoq adopta ce principe et constata qu'une variété récemment obtenue donne des graines qui produiront plus facilement des variétés nouvelles que les graines de l'ancien type. Le plus **difficile**, c'est d'ébranler la stabilité de l'espèce, de rompre son habitude. Cela obtenu, on lui fait produire tout ce que l'on veut (H. LECOQ, *De la fécondation et de l'hybridation*, Paris, 1845, p. 20).

(3) **DANY OU DAVY DE BROSSARD**, /OC. cit. (p. 48, t. I).

des jeunes plants provenant des pépins de Pommiers greffés. Jacques **Boyceau** (1) admettait l'influence de la symbiose sur la graine des conjoints, et, à la fin du **XVII'** siècle, le Dr **Beal** (2) prétendait qu'en semant la graine des végétaux greffés, on pouvait s'attendre à avoir quelque espèce nouvelle ou mélangée.

Cabanis (3) avait constaté que les pépins des Poiriers greffés sur Cognassier donnaient plus de variétés que ceux des **mêmes** Poiriers greffés sur franc, c'est-à-dire sur Poiriers de semis ou sur sauvageons pris dans les bois.

Gallesio (4) a prétendu que la naturalisation de l'Oranger doux en Italie est le résultat du greffage suivi de semis. Les froids rigoureux de 1709 et de 1763 avaient fait périr tous les Orangers doux que l'on greffait sur plants résistants dans les hivers ordinaires. On dut alors en élever par semis des graines de l'Orange douce. Au grand étonnement des semeurs, les jeunes Orangers produisirent des fruits doux et résistèrent à des froids que leurs ancêtres n'auraient pu supporter.

Sageret (5) et **Pépin** (6), qui ont constaté l'influence du greffage sur la nature des fruits, pensaient qu'elle se faisait sentir également sur les caractères de la graine.

Le comte **Lelieur** (7) avait remarqué, pendant son séjour en Amérique, aux environs de New-York, une pêche rouge et une pêche blanche qui se perpétuaient de graines sans varier. Ayant greffé la blanche sur la rouge et vice versa, les noyaux des fruits fournirent des fruits qui n'étaient plus complètement rouges ou blancs, mais présentaient ces deux couleurs mélangées. Ces faits furent vérifiés depuis par **Downing** qui les étendit à diverses Rosacées à fruits à noyau.

En 1891, **Bailey** (8) a signalé un fait très curieux dans cet

(1) Jacques **BOYCEAU**, *loc. cit.* (p. S9, t. I).

(2) Dr **BEAL**, *loc. cit.* (p. 87, t. I).

(3) **CABANIS**, *Essais sur les principes de la greffe*, Paris, 1804.

(4) **GALLESIO**, *Traité des Citrus*, 1811, p. 369; *Teoria*, 1816, p. 1825.

(5) **SAGERET**, *Pomologie physiologique*, Paris, 1830.

(6) **PÉPIN**, *Influence du sujet sur les greffes d'arbres fruitiers* (Revue horticole, 1848).

(7) *Annales de la Société nationale d'horticulture de Paris*, t. **XV**.

(8) **BAILEY**, *Garden and Forest*, vol. IV, p. 247, 1891; *La plante dans la conception évolutionniste*, 1895.

ordre d'idées. Ayant greffé entre eux des fruits jeunes de plusieurs variétés de Tomates, il sema séparément les graines récoltées sur les parties des fruits restées intactes et sur les parties soudées. Tandis que les premières lui donnèrent de jeunes Tomates de race pure, les graines provenant des régions de soudure **fournirent** des plantes offrant un mélange des caractères des deux races greffées.

En somme. au moment (1890) où **j'entrepris** mes premières recherches sur cette question, elle était presque entièrement nouvelle (i).

On peut s'expliquer l'absence de recherches et la pauvreté de la documentation sur ce point, quand la littérature concernant les effets directs du greffage est si particulièrement chargée, par ce fait que les savants de tous les pays ont, pour la plupart, négligé un art réservé aux professionnels de l'horticulture. D'ailleurs cette opération fournissait des résultats, en opposition avec les théories régnantes, difficiles à expliquer et d'apparence parfois contradictoire pour celui qui ne possédait pas le « *fil d'Aricane* » capable de le guider dans le dédale des faits accumulés au cours des âges.

Au siècle dernier, Chalon (2) écrivait cette phrase qui en dit long sur le dédain que les hommes de science professaient alors pour tout ce qui concerne la greffe :

« Comme pour le bouturage, disait-il, on demandera renseignements et explications à un *traité d'Horticulture* ou mieux à un *jardinier complaisant*. Citons cependant les greffes de Pois sur Fève, de Belladone sur Pomme de terre, **d'Alliaire** et de Giroflée sur Chou (tiges sur tiges) ; de Carotte, de Fenouil ou de Céleri (racine jeune avec son bourgeon sur jeune racine de Panais) ».

D'autre part, l'on greffait presque exclusivement les arbres.

Pour juger de leur descendance, il fallait attendre pendant de longues années la fructification directe des jeunes semis, à tel point que la vie d'un homme **ne pouvait** y suffire.

Aussi, dès le début de mes essais, je choisis pour sujets d'études, non les greffes d'arbres fruitiers ou d'ornement, mais celles des

(i) Lucien DANIEL, *loc. cit.*, 1894 et 1895.

(2) (HALON, *Notes de Botanique expérimentale*, 2^e édition, p. 223, 1901).

plantes annuelles, bisannuelles ou vivaces herbacées dont je pouvais contrôler la descendance pendant un temps assez long pour être fixé à leur sujet.

J'ai également choisi des plantes jeunes, à l'état herbacé, parce que chez tout être la faculté de transformation diminue et s'efface avec l'âge; parce que, chez les plantes ligneuses, les tissus morts prédominent et que les méristèmes ou les tissus susceptibles de le redevenir sont de moins en moins abondants au fur et à mesure que le végétal vieillit.

Dans ce genre de recherches, comme d'ailleurs dans tout ce qui concerne les sciences expérimentales; plusieurs écueils devaient être soigneusement évités (1) :

1° Il fallait opérer *comparativement*, c'est-à-dire cultiver côte à côte, dans des conditions aussi semblables que possible, les exemplaires greffés et des témoins autonomes appartenant à chacune des espèces associées, faire soi-même les greffages et surveiller chaque jour les plantes en expérience, de façon à connaître leurs modes de développement, leurs réactions en présence des changements météorologiques et, des soins apportés, en un mot de façon à être bien sûr de ce qui s'est passé. La certitude vis-à-vis d'un phénomène ne peut être complète si la surveillance et l'observation journalières sont faites par un aide, quel que soit le degré de confiance qu'on ait en lui. C'est ici le cas de répéter avec La Fontaine : « Rien ne vaut l'œil du maître ». J'en ai vu des exemples dans plus d'un Laboratoire.

2° Au moment de la floraison des *épibiotes* dans les *olodibioses*, ou des *épibiotes* et des *hypobiotes* dans les *hémidibioses*, ou bien encore des *parabiotes* dans les *parabioses*, il était indispensable de prendre les précautions nécessaires pour *empêcher tout croisement sexuel*, soit entre les associés quand il est possible, soit entre les plantes voisines appartenant à des races ou à des espèces assez proches parentes pour se prêter à un croisement sexuel. Autrement l'on ne pourrait savoir si ce croisement ne s'est pas fortuitement

(1) L. DANIEL, *The Inheritance of Acquired Characters in Grafted Plants* (Proc. of the Internat. Congr. of Plant Science, Ithaca, New-York, Aug. 18, 1926) (2 : 1024-1044, 1929).

produit ou distinguer ce qui est le fait de l'hybridation sexuelle et celui de la symbiose.

3° Il fallait avoir l'esprit de *continuité*, c'est-à-dire ne pas se décourager en cas d'insuccès quel qu'en puisse être le nombre, mais répéter chaque année les expériences qui n'avaient pas réussi, cela en faisant varier chaque fois les conditions de milieu, les procédés d'union, la nature des organes pris comme *épibiotes* ou *hypobiotes*, tout en répétant le premier procédé qui pouvait donner des résultats lors de variations météorologiques qui ne s'étaient pas jusqu'alors produites. Il était nécessaire d'opérer à la fois sur des espèces sauvages n'ayant pas encore varié et sur celles dont la stabilité a été déjà ébranlée par la culture, l'acclimatation, l'hybridation, et qui par conséquent sont déjà en état de variation potentielle.

Il fallait aussi se rappeler le rôle considérable que joue le facteur *temps* dans la production des races de culture et que l'ébranlement des caractères des espèces, suivant les plantes considérées, car toutes ne varient pas avec la même facilité, peut se produire rapidement ou au contraire se faire attendre longtemps (1).

4° Il était tout aussi indispensable d'éviter les *sophismes* dans lequel sont tombés certains savants eux-mêmes et qui consistent, soit à subordonner l'expérience au raisonnement en examinant les faits à la lueur des hypothèses quand c'est le contraire qu'on doit faire, soit à prétendre que ce qu'on n'a pu soi-même reproduire n'existe pas. Un fait reste un *fait*; on ne doit pas le négliger même s'il est unique et contraire aux théories momentanément en vogue dans la Science. Il faut le constater simplement en attendant son explication, se garder de masquer notre ignorance par l'emploi d'un mot nouveau (solution nominale), se rappeler que toute négation a priori est *antiscientifique* et que des milliers de

(1) Beaucoup de naturalistes n'ont pas fait *suffisamment* attention au facteur *temps*. Par exemple, d'après Pfeffer (*loc. cit.*, t. II, p. 255), Klebs, à la suite de 2 ans de recherches sur la multiplication végétative d'une *Saprolegniée* sans intervention de la reproduction sexuée, a conclu que ce procédé ne se traduit nullement par un affaiblissement. Qu'est-ce qu'une période de deux ans par rapport au cours des âges? Des milliers d'années ne suffiraient pas, après avoir constaté la conservation d'une espèce pendant tout ce temps, pour affirmer qu'elle ne variera pas à la longue.

faits négatifs ne peuvent prévaloir contre un fait positif dûment contrôlé et établi.

5" De même il ne fallait pas tomber dans le travers inverse qui consiste à *généraliser* des faits exceptionnels et à en tirer des conclusions exagérées.

Je me suis constamment inspiré de ces principes fondamentaux au cours des quarante années de recherches que j'ai consacrées à l'étude du greffage et de ses effets tant par rapport aux symbiotes eux-mêmes qu'à leur postérité.

Dans un grand nombre de cas, je n'ai pas obtenu de variations profondes chez les associés ou chez leurs descendants. Est-ce à dire que je n'en obtiendrai pas par la suite chez les espèces sur lesquelles j'ai fait porter mes essais ou que d'autres ne pourront pas réussir là où j'ai échoué? J'ai d'autant moins cette prétention outreucidante que je sais par expérience combien les résultats des greffes sont variables suivant les milieux et la manière dont opère le greffeur. Là où un expérimentateur a échoué, un autre peut réussir et inversement. Cela s'est présenté bien des fois.

Comme je l'ai écrit en 1909, dans mon ouvrage sur « *La question phylloxérique*, p. 359 », j'ai observé de nombreux cas où les graines d'un **épibioté** ou d'un **hypobioté autofécondés** ont reproduit la plante mère sans modifications apparentes. Il en a été ainsi dans mes greffes de Scorsonères sur Salsifis, de Pois divers, de plusieurs races de Haricots, etc. Le nombre de ces cas, quelque élevé qu'il soit, n'a d'intérêt théorique qu'au point de vue de la fréquence relative de l'influence de la greffe sur l'embryon des associés, mais il ne nous dit rien sur la *possibilité* du phénomène. Seuls les cas positifs sont probants à cet égard d'une façon absolue. Un seul **suffirait** à montrer l'existence de cette influence. On en connaît aujourd'hui un certain nombre qui ne permettent plus d'en douter.

Les exemples d'hérédité sexuée concernant les **symbiomorphoses** et les hybrides de greffe qui seront étudiés dans les pages suivantes sont donc obligatoirement des faits exceptionnels comme le sont ces phénomènes chez les symbiotes eux-mêmes. Les uns ont apparu dès la première génération; d'autres, après de

longues années d'essais infructueux et variés. Quelquefois la variation a porté sur un seul exemplaire.

Comme chez les symbiotes, les modifications observées chez leurs descendants peuvent être *orientées* dans le sens de l'un des associés, de telle façon que l'on reconnaît facilement l'influence de celui qui a transmis aux descendants de l'autre une partie plus ou moins importante de ses caractères d'espèce, de race ou de variété.

Dans d'autres cas, les variations constatées étaient inattendues et l'on ne pouvait les prévoir à l'avance. Comme chez les symbiotes eux-mêmes, il peut se former des combinaisons nouvelles de caractères parentaux existant chez l'associé ayant fourni la graine ou bien des retours ancestraux ou encore des caractères nouveaux tirant leur origine de la lutte pour la vie entre deux symbiotes à rythmes de végétations très différents.

Quelle que soit leur origine chez les descendants des symbiotes, ces variations ont la symbiose pour facteur déterminant puisque les témoins, cultivés toutes conditions égales d'ailleurs en dehors de la greffe, n'en ont pas fourni de semblables au cours de mes essais.

Les faits d'hérédité par graines chez les végétaux greffés seront exposés ici dans l'ordre chronologique de leur découverte, d'abord pour les *symbiomorphoses*, ensuite pour les hybrides de greffe.

A. — HÉRÉDITÉ SEXUÉE DES *SYMBIOMORPHOSES*

C'est dans cette catégorie de variations que les cas d'hérédité de caractères acquis sont le plus nombreux.

1. — *Greffes d'Alliaria officinalis* et de Navet sur *Brassica oleracea* (t).

L'Alliaire et le Chou sont deux Crucifères de genres voisins qui se greffent facilement entre elles (fig. 255 et fig. 1, pl. XXXII). La vie en commun a déterminé chez l'Alliaire un changement de

(*) Lucien DANIEL, *Influence du sujet sur la postérité du greffon* (Le Monde des plantes, Le Mans, 1895, avec planches en phototypie) ; *Sur quelques applications pratiques de la greffe herbacée* (Revue générale de Botanique, 1894), etc.

chimisme qui s'est traduit par une diminution de l'odeur alliacée et un changement de goût qu'ont perçu des pigeons (p. 837).

Ayant semé les graines des témoins et celles des **épibiotes**, dans les mêmes conditions de milieu, je constatai que l'appareil végétatif se ressemblait au premier abord. Cependant il existait des différences de vigueur assez prononcées. Les rosettes foliaires étaient plus fortes chez les descendants de **l'épibioté**; les feuilles, plus gaufrées et plus vertes (pl. **XCIV**); l'odeur d'ail était moins caractérisée.

J'arrachai divers échantillons et je remarquai que le **racinage** des jeunes plants provenant de greffe était beaucoup plus développé et présentait des différences de structure assez prononcées avec celui des jeunes semis issus des graines des témoins.

Quelques exemplaires de ces semis présentèrent des feuilles gaufrées, à parenchyme boursoufflé, **ayant l'aspect** de plantes **parasitées**. Les feuilles voisines de l'inflorescence étaient beaucoup plus découpées (fig. 2 et 3, pl. **CXVI**).

Pourtant un examen microscopique attentif ne me fournit pas trace d'insecte ou de champignon. Il s'agissait sans doute d'une forme de maladies, dites de dégénérescence, que l'on rencontre chez certains végétaux propagés longtemps par multiplication végétative.

En même temps, j'avais greffé (1892) des Navets sur Chou et j'avais obtenu une tuberculisation très réduite en général chez les **épibiotes** (fig. 290, 291, 292).

Je semai, en 1893, les graines que m'avait fournies **l'épibioté** à tubercule le plus gros et je constatai que les jeunes Navets obtenus donnaient des tubercules de plus petite taille que ceux qui provenaient des graines des témoins. Mais leur goût était différent, amélioré, et rappelait, à des degrés divers, la saveur de la variété de Chou dont je m'étais servi pour **hypobioté**.

Ces résultats, au point de vue pratique, avaient un gros intérêt. Ils montraient que le greffage pouvait **améliorer** ou **détériorer** les descendants des symbiotes, comme cela arrive en certains cas chez les associés eux-mêmes. L'amélioration ou la détérioration pouvaient porter sur un caractère ou sur un ensemble de caractères, exister ensemble ou se montrer séparément.

Il y avait là une indication que j'utilisai pour essayer de résoudre, par la greffe suivie du semis des graines de l'*épibiote*, un problème utilitaire : obtenir un Chou fourrager résistant aux froids exceptionnels de nos hivers rudes qui détruisent les races de Choux *moelliers* ordinaires.

2. — *Obtention d'un Chou moellier résistant aux froids (i).*

Partant du principe, qui n'a rien d'absolu et je m'empresse de le dire une fois de plus, que l'on peut espérer communiquer par la greffe à une plante un caractère qu'elle ne possède pas en la plaçant sur un *hypobiote* qui la présente, je choisis le Chou-rave dont le tubercule situé au-dessus du sol ne résiste pas aux froids et j'en greffai (1893) les bourgeons à fleurs sur un jeune Chou cabus, variété dite de Saint-Brieuc qui est très résistante.

Les bourgeons à fleurs se développèrent fort bien (fig. 213) et donnèrent des graines bien formées qui furent semées (1894) comme celles des témoins aux époques ordinaires, en même temps que celles des autres Choux fourragers cultivés dans la région où j'opérais, c'est-à-dire à Château-Gontier (Mayenne).

Tandis que les graines des témoins ayant fourni les *épibiotés* reproduisaient la race pure, les descendants des *épibiotés* ne donnèrent point tous le Chou-rave originel ; un certain nombre de graines produisirent un type nouveau, un Chou *moellier* de printemps, à tubercule allongé à la façon du Chou *moellier* ou un peu plus ramassé. Les feuilles étaient plus rapprochées sur la partie renflée que chez celui-ci et présentaient un mélange des caractères du Chou-rave, du Chou cabus et du Chou vert.

L'hiver de 1894-1895 fut rude et le thermomètre descendit à —15°. Tous les Choux cultivés comme fourrages (*moelliers*, poitevins, mille-têtes et même Choux verts) gelèrent dans la campagne. J'en avais cultivé dans mon terrain d'expérience comme comparaison avec la variété que j'avais obtenue par greffe. Tous gelèrent également, tandis que celle-ci résista parfaitement et donna : u

(i) Lucien DANIEL, *Un nouveau Chou fourrager* (Rev. gén. de Botanique, 1895).

printemps un développement très intéressant au point de vue pratique.

Ces résultats furent constatés par une Commission nommée par le Comice agricole de Château-Gontier et composée de cultivateurs compétents. Le rapport, rédigé par le professeur d'agriculture d'alors, établit la réalité du fait (1).

Cultivés à Rennes dans les terrains d'expériences de la station de Chimie agricole, aux Trois-Croix, et à l'École Nationale d'Agriculture de Rennes, la race se fixa. L'analyse des Choux nouveaux et des principales races de Choux fourragers cultivés comparativement à la station des Trois-Croix fut faite par le doyen de la Faculté des Sciences de Rennes, M. Lechartier (2). Voici les conclusions de son travail :

« Les tiges des Choux nouveaux se distinguent par une valeur nutritive plus grande, ce qui est en rapport avec leur caractère de Choux moelliers. Ils contiennent une plus forte proportion de matières azotées, de principes gras et de matières saccharifiables. La teneur en cellulose brute est moindre.

» Au point de vue des matières grasses, la supériorité des Choux moelliers de printemps subsiste dans les feuilles et, par suite, dans la plante considérée dans son ensemble.

» Ils occupent donc une place très honorable parmi les Choux fourragers. »

Ces Choux furent essayés, non seulement à Rennes, mais en des points éloignés de la région armoricaine, en particulier dans le Morbihan chez le beau-frère de M. Loth, membre de l'Institut, professeur au Collège de France et chez un propriétaire-agriculteur nantais, M. du Plessis-Quinquis. Ils résistèrent parfaitement dans toutes ces stations aux froids de l'hiver 1899.

Les *Annales de la Société Nantaise des Amis de l'Horticulture* ont inséré, en 1907, une lettre intéressante relative aux essais de

(1) Ce rapport a été publié *in extenso* dans mon ouvrage sur *La question phylloxérique*, p. 361 ; il est conservé aux archives du Comice agricole de Château-Gontier.

(2) LECHARTIER, *Sur la composition comparée d'une variété nouvelle de Chou moellier et de divers Choux fourragers* (Bull. de la Soc. scient. et méd. de l'Ouest, 1897).

M. du Plessis-Quinquis, et aux résultats des cultures de la nouvelle race dans ses propriétés :

e Les graines (du Chou moellier de M. Daniel) ont produit, disait-il, des plantes qui tiennent du Chou moelle et du Chou-navet. Ils atteignent en général 35 à 40 centimètres de hauteur et ont une forme allongée qui peut atteindre 12 à 15 centimètres de diamètre. L'intérieur est rempli de moelle comme dans le Chou moelle et la cuticule qui l'enveloppe est assez dure. Depuis que je les ai (1896), ils ont passé l'hiver comme les Mille-têtes et ont bien résisté à la gelée. Il y a deux variétés, le blanc et le violet; ils ont tous deux les mêmes caractères. »

Viviand Morel, dans une Note (1) sur ce sujet, a fait suivre cette lettre du commentaire suivant :

« Ainsi voilà un hybride de greffe qui conserve pendant dix ans ce caractère de résistance au froid qu'il doit évidemment à l'influence du sujet sur le greffon. Il nous a paru utile de mettre en lumière ce fait curieux qui confirme pleinement les théories de M. Daniel, quelque contestées qu'elles soient souvent dans le monde horticole. »

3. — Amélioration de la Carotte sauvage par la greffe sur la Carotte cultivée (2).

Encouragé par les résultats précédemment obtenus, j'essayai d'améliorer la Carotte sauvage par sa greffe sur la Carotte rouge demi-longue. Cela me semblait probable étant donné que Vilmorin avait autrefois obtenu la tuberculisation de l'espèce sauvage par d'autres procédés de culture.

On sait que les deux types sur lesquels j'expérimentai, en les greffant au début de leur deuxième année de végétation, c'est-à-dire à l'état de rosette, diffèrent par la grosseur et la couleur du tubercule, par la forme des feuilles et leur disposition, étalée chez la Carotte sauvage, dressée chez la Carotte rouge demi-longue.

(1) VIVIAND-MOREL, *Note sur un chou fourrager obtenu par M. le professeur L. Daniel* (Lyon-Horticole, P. 459, n° 23, 15 décembre 1907).

(2) Lucien DANIEL, *Amélioration de la Carotte sauvage par sa greffe sur la Carotte cultivée* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 11 juillet 1898).

Malgré les différences considérables de taille des racines, le greffage (racines sur racines) réussit parfaitement. L'épibioté utilisa complètement les fortes réserves de la racine de l'hypobioté ; il se développa plus vigoureusement que les pieds témoins. Il fut envahi par le « blanc » et l'une de ses tiges devint fasciée, ce qui ne peut surprendre puisque beaucoup de fasciations ont pour origine une suralimentation (p. 916).

Les akènes étaient plus gros et munis de longues pointes, beaucoup plus développées qu'à l'ordinaire. Semées, en 1898, comparativement avec des graines récoltées sur les témoins, elles fournirent des résultats bien différents.

Sur 30 germinations de Carotte sauvage greffée, au début de la germination, il y avait 2 plantules à trois cotylédons entiers; 2 plantules à 3 cotylédons dont l'un était bifide; une à 2 cotylédons, dont un bifide et une à un seul cotylédon.

Sur 30 germinations et plus de Carottes sauvages témoins, il n'y avait que des plantules normales.

Ces différences montrent que la suralimentation causée par la greffe n'a pas seulement atteint l'épibioté lui-même, mais a agi avec plus d'énergie encore sur la graine, quant à la production des monstruosité.

Par la suite, les 6 jeunes semis à cotylédons modifiés donnèrent des plantes plus fortes, à rosette plus développée que les 24 autres. Les unes étaient 7 feuilles couchées sur le sol; d'autres étaient érigées. 8 jeunes plantes sur les 24 d'apparence normale montèrent directement à fleurs, devenant ainsi annuelles.

Les semis des témoins gardèrent les caractères du type; aucune des jeunes plantes qu'ils fournirent ne monta à fleurs dans l'année du semis.

Les jeunes semis de Carotte sauvage greffée restés bisannuels, donnèrent des racines, les unes analogues à celles de la Carotte sauvage autonome, les autres une racine renflée, atteignant un diamètre de 15 à ²⁵ millimètres, de couleur blanche chez les pieds dont la rosette touchait le sol et de couleur blanche ou jaune avec collet vert chez ceux dont les feuilles étaient dressées et dont la racine s'élevait plus ou moins au-dessus du sol.

Chez les descendants des témoins, les racines avaient conservé les caractères de l'espèce et celles qui étaient le plus vigoureuses avaient au plus une épaisseur de 8 millimètres.

Enfin les racines fortement tuberculisées des pieds issus de l'épibioté étaient ou uniques et très allongées ou bien elles étaient ramifiées latéralement de telle façon que, sur un seul côté, les racines secondaires elles-mêmes s'étaient renflées.

Ainsi les descendants du pied greffé s'étaient comportés en partie d'une façon spéciale par rapport à ceux des témoins : 1° au point de vue de la fréquence des monstruosité et des anomalies; 2° à celui du rythme de la végétation; 3° de la tuberculisation qui s'était fortement augmentée chez quelques-uns d'entre eux. A cela il faut ajouter que le goût était modifié chez ceux-ci et que la résistance au froid s'était conservée.

J'ai recherché ce qui se passait aux générations suivantes. Ayant semé les graines des pieds à rosettes étalées sur le sol comme chez l'épibioté et celles des pieds à rosettes dressées comme chez l'hypobioté, je pus constater une transmission partielle, mais très prononcée, des caractères acquis à une première génération. Il y eut une plus forte proportion de plantes devenant annuelles du fait de leur montée à graine l'année du semis; les autres, restées bisannuelles, donnèrent des rosettes étalées ou à feuilles dressées, et des racines tuberculeuses pivotantes ou ramifiées à des degrés divers.

En 1899 et en 1900, les froids de l'hiver endommagèrent les Carottes rouges demi-longues que j'avais laissées en terre; les Carottes nouvelles, issues de l'épibioté, résistèrent parfaitement.

Après des sélections répétées en 1901 et 1902, la race résistante ainsi obtenue fut fixée entièrement. Mais comme elle ne présentait aucune supériorité culturale sur les autres, en dehors de la résistance au froid, caractère en somme peu intéressant pratiquement, je m'en suis désintéressé et je l'ai abandonnée depuis cette époque.

4. - - Pomme de terre greffée sur Tomate.

Les redrugeons de la Pomme de terre Kydney rose qui, greffés en 1901 sur la Tomate à la fin de l'été, m'avaient fourni des

nodosités au niveau des bourgeons et des tubercules aériens dont j'ai étudié l'hérédité agame dans les pages précédentes, avaient accidentellement produit des baies renfermant des graines paraissant bien formées.

Je semai ces graines en 1902 et j'obtins six jeunes pieds de Pomme de terre. L'un d'eux me donna à la fois des tubercules souterrains et deux tubercules aériens. Ceux-ci ne ressemblaient pas exactement à ceux qu'avait portés l'épibiote en 1901 et ils étaient situés près du sol.

Chez un second pied, les entrenœuds étaient courts comme chez les redrugeons épibiotés et les nœuds étaient renflés comme chez ceux-ci.

Dans deux autres pieds, tous les caractères de la Kydney rose étaient conservés. Toutefois la villosité et la forme des feuilles rappelaient celles de la Tomate hypobiote.

Enfin les deux derniers étaient de la Kydney rose absolument pure, mais plus naine que les témoins.

Ces faits d'hérédité partielle des caractères acquis chez les Pommes de terre greffées sur Tomate, à la suite de la reproduction sexuée de l'épibiote, présentent beaucoup d'intérêt et seraient à étudier à fond. Peut-être, par des greffes bien choisies et répétées, faites entre variétés différentes de Pommes de terre ou sur des Solanées diverses autres que la Tomate, pourrait-on obtenir des graines qui fourniraient des plantes améliorées par rapport à la qualité et aux résistances. Il est bon d'indiquer ici cette méthode, à un moment où diverses maladies anciennes, dites de dégénérescence, ont pris une acuité de plus en plus grande (1).

(s) Certaines de ces maladies dont on ne connaît pas bien l'origine sont signalées en effet depuis longtemps. A l'article « Frisée » du *Dictionnaire d'Agriculture*, 1822, sont indiqués les curieux faits suivants : « Une partie des Pommes de terre provenant de pieds frisés mise en une lessive de cendres donna naissance à fort peu de pieds frisés, tandis que les autres le furent tous ».

« Un cultivateur anglais eut deux rangées de Pommes de terre dont tous les pieds étaient attaqués par la Frisée. Il les laissa en terre, ne croyant pas qu'elles méritassent d'être récoltées. L'année suivante, aucun des nouveaux pieds produits n'eut cette maladie. Il en conclut que c'est au défaut de maturité des tubercules que cette maladie est due, et il pourrait avoir raison ».

5. — *Greffes d'Aubergine sur Tomate.*

J'ai bien des fois greffé l'Aubergine sur la Tomate; (fig. 1 et 2, pl. LXXVII ; fig. bot, 602 et 603), mais les fruits obtenus, qu'ils aient été modifiés ou non, ne m'ont jamais fourni de graines fertiles, en plein air, à Rennes.

A. Julie, ayant essayé ces sortes de greffes à Millery (Rhône), dans un climat plus chaud, n'observa sur les épibiotes rien qui, au premier abord, pût les différencier des témoins cultivés comparativement par lui dans son jardin.

Sur mes conseils, il récolta la graine des Aubergines greffées sur Tomate à fruits côtelés et celle des Aubergines autonomes et les sema séparément sous châssis au printemps suivant. Dans les deux cas, les graines germèrent et donnèrent naissance à des Aubergines qui, semblables d'abord, se différencièrent ensuite par la nature des aiguillons. Tandis que chez les plantes issues des témoins les aiguillons étaient pointus et assez durs, chez quelques descendants de l'Aubergine greffée, ils étaient transformés en émergences ou crêtes vertes foliacées. plus ou moins développées suivant les exemplaires. Le feuillage de ceux-ci était vert cendré.

L'épibioté, mieux irrigué par la Tomate que par ses propres racines, avait vécu en milieu plus humide que les témoins au moment de la formation des graines. Il paraît ainsi tout naturel que les graines de l'épibioté aient donné des descendants adaptés au milieu plus humide comme leur ancêtre et luttant contre cet état par le moyen habituel, c'est-à-dire par la transformation des épines en lames foliacées (augmentation de la surface vaporisante).

Ces faits ont été contrôlés sur place par MM. Viviani-Morel, Ray, Battanchon et Durand, ainsi que par moi-même.

Une partie des jeunes semis provenant des graines de l'épibioté avaient à ce moment conservé les caractères du type, montrant de cette façon que l'hérédité n'était pas totale mais n'avait porté que sur un certain nombre d'individus.

Plus tard, A. **Jurie** releva d'autres phénomènes. Sur un des pieds se forma un) fruit double formé de deux parties semblables (fig. 701); sur un autre, deux fruits, un petit et un gros, étaient soudés également (fig. 700). Enfin un troisième pied portait un fruit courbé, nettement côtelé comme les fruits de la Tomate **hypobiote** (fig. 702) (1).

Ces variations furent contrôlées par **Viviand-Morel**.

« On ne saurait nier, dit-il (2), l'influence exercée par le sujet Tomate sur le greffon Aubergine, influence dont les résultats se sont manifestés sur la descendance des Aubergines, ainsi qu'en font preuve les témoins (nous voulons dire les figures) versés au procès.

n L'un de ces témoins ne saurait nier complètement ses accointances avec la Tomate dont il a sucé la sève; il n'a pu cacher les côtes de sa mère nourricière, et les sillons profonds dont son fruit est marqué (fig. 702) décèlent une partie de son origine mixte. Quant aux deux autres témoins (fig. 701 et 702), ce sont de petits monstres qui doivent certainement leurs difformités à l'étrangère qui les a nourris. Les Tomates présentent en effet des juxtapositions totales ou partielles de fruits. »

A la même époque, A. **Jurie** avait entrepris l'étude de la descendance des pépins **modifiés** par la greffe (pl. **LXIII**, **LXIV**, **XLV** et **LXVI**). Le semis des pépins du 580 qui avaient le caractère du *Vitis vinifera* le plus marqué et de ceux qui avaient le caractère le plus saillant du *Vitis rupestris* (fig. 2, pl. **LXIV**) lui montra des différences intéressantes chez les jeunes germinations ainsi obtenues. La levée des pépins à caractères de Vigne française fut plus rapide que celle des pépins à caractère américain. Les jeunes plants, dans le premier cas, apparurent avec de larges

(1) Les monstruosités congénitales résultent des modifications exercées par la nutrition dans les capacités fonctionnelles de la plante à la suite du greffage qui peut faire varier les capacités fonctionnelles des gamètes et de leurs noyaux. Lors de la fécondation, il se fait des unions plus ou moins déséquilibrées et un dualisme causant des concentrations d'aliments dans des méristèmes donnés et l'on s'explique ainsi que les monstruosités soient plus fréquentes chez les plantes greffées, surtout si celles-ci sont des hybrides sexuels ou des êtres en état de variation potentielle (voir p. 916, vol. **III**, de cet ouvrage).

(2) **VIVIAND-MOREL**, *Influence de la greffe sur la postérité du greffon* (Lyon-Horticole, no 22, 30 novembre 1903).

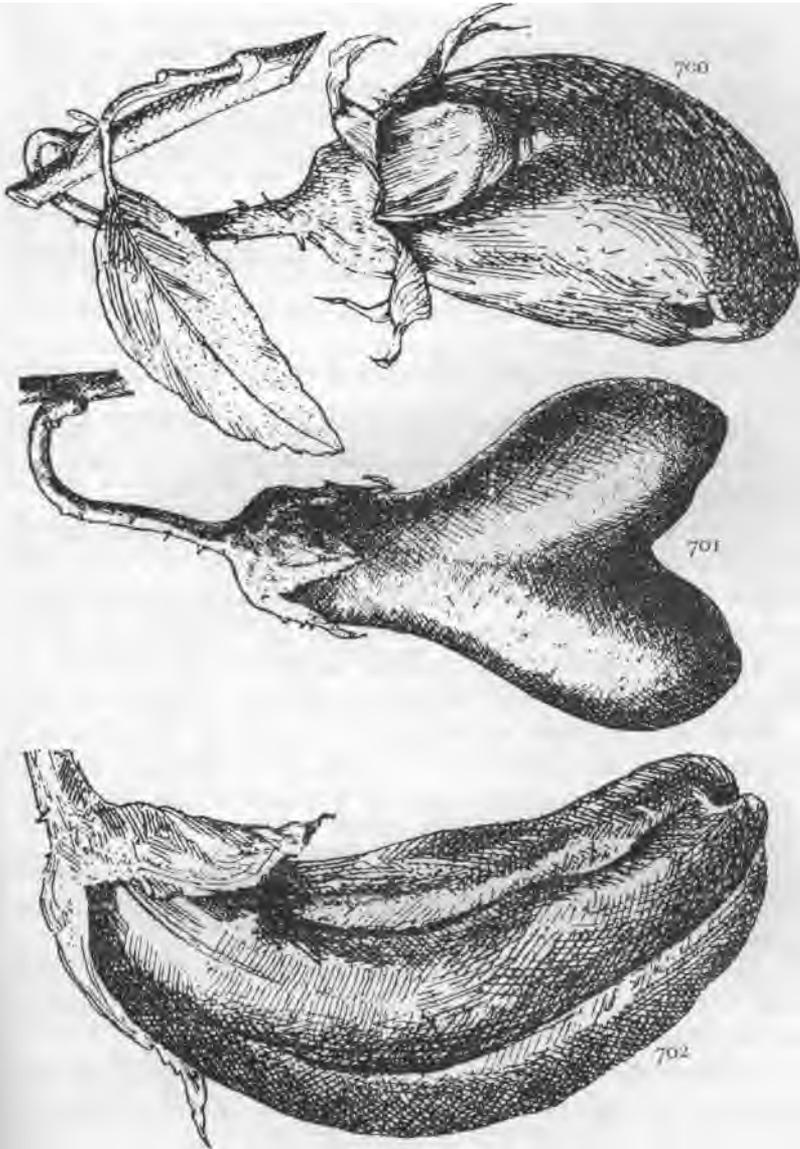


FIG. 700. Fruit double formé de deux parties inégales. — FIG. Tor. Fruit double formé de deux fruits soudés égaux. — FIG. 702. Fruit courbé ayant des côtes à la façon du fruit de la Tomate *hypobioté* sur laquelle était greffée l'Aubergine ayant fourni la graine.

cotylédons et des feuilles arrondies, étalées comme chez les *Vitis vinifera* purs. Les pépins à caractères américains furent plus longs à germer, le caractère tardif se manifestant dès le début de l'évolution. Les feuilles étaient repliées en gouttière au lieu d'être étalées. En un mot, il y avait des différences très accentuées dans la précocité, la taille et le port.

Malheureusement la mort empêcha A. Jurie de continuer ces expériences qui n'ont pas été reprises par d'autres, malgré leur importance.

6. — Production de fleurs panachées dans le *Pelargonium zonale*.

Dans le journal *Le jardin*, Fr. Gerbeaux a signalé en 1903 les résultats qu'il a obtenus en combinant le greffage et le semis chez le *Pelargonium zonale* (1).

Ayant greffé, il y a quelques années, un *Pelargonium Souvenir de Mirande* sur la variété *Panaché de Nancy* dont les fleurs sont d'une teinte saumon, parfaitement striées de blanc, et greffé également la seconde variété sur la première, Fr. Gerbeaux récolta les graines des ombelles ayant poussé au-dessus des bourrelets et au-dessous. Ces graines, semées en mélange, produisirent des variétés dont les fleurs montraient une disposition de coloris analogue à celle qui existe chez le *P. Souvenir de Mirande*, mais de plus étaient parfaitement striées et rubanées comme chez l'hybride *Panaché de Nancy*.

Les trois variétés à fleurs simples et striées mises au commerce au printemps 1902 par Fr. Gerbeaux furent dénommées et décrites ainsi qu'il suit :

Avènement, grand centre blanc pur entouré de violet clair ; cette zone violette est parfaitement rubanée et striée de rouge foncé ; la panachure est très constante ;

Souvenir de l'Exposition, grand centre et macules blanc pur entourés de rouge brique clair parfaitement strié et rubané ver-

(1) influence du sujet sur la greffe considérée au point de vue de la production des fleurs panachées dans le *Pelargonium zonale* (Lyon-Horticole, no 17, 15 septembre 1903).

millon vif et blanc; c'est en un mot la variété Souvenir de Mirande à fleurs striées;

Scintillant, rouge vermillon clair finement strié de blanc; le centre blanc pur semble rayonner jusqu'au bord des pétales.

« Comme chez toutes les plantes à fleurs panachées ou striées, a dit F. Gerbeaux, les caractères ne sont pas toujours bien réguliers ni bien constants; certains fleurons sont bien striés, quelques-uns le sont moins, de même que d'autres perdent tous les caractères de stries. Ce n'est évidemment qu'un début dans des assemblages de coloris tout nouveaux qui n'acquerront toute leur perfection que dans la suite, lorsque, à force de semer des graines récoltées sur des fleurons bien caractérisés, nous arriverons à obtenir des plantes parfaitement constantes, de même qu'on est arrivé à fixer la striure blanche sur fond saumon dans les belles variétés *Panaché de Nancy* (Gerb.), *Labyrinthe* (Gerb.), *Figaro* (Lem.), etc. Ces dernières, avec les variétés *New Lif*, *Double New Life* et *Eugénie Tabart* sont du reste les seuls types de *Pelargonium zonale* à fleurs striées que l'on connaisse jusqu'ici.

» Depuis plus de vingt ans que l'on a travaillé ces variétés. *tous les croisements obtenus n'ont donné aucun résultat distinct de ce qui existait*. Aussi je crois pouvoir dire que les individus obtenus par greffage et fécondation combinés seront la source de bien des plantes intéressantes et de coloris bien différents de ceux connus jusqu'alors, surtout lorsque des variétés à fleurs doubles seront obtenues dans ce genre.

» Ces expériences et ce résultat acquis prouvent nettement l'influence du greffon sur le sujet et vice versa. Ce n'est pas à dire que toutes les propriétés de l'un peuvent se communiquer à l'autre directement. Je crois plutôt à une influence sur les graines qui peuvent produire accidentellement un petit nombre d'individus accaparant certains caractères, certaines propriétés du greffon ou du porte-greffe, la striure en particulier.

Ces résultats obtenus par un professionnel de la culture du *Pelai onium zonale* viennent à l'appui des miens et montrent l'influence du greffage sur le coloris des fleurs.

7. Greffes de Haricots.

Pour étudier la descendance des Haricots greffés, j'ai utilisé la fois les procédés aboutissant à la formation d'une, *olodibiose* ou d'une *hémidibiose*.

J'ai choisi, comme il a été déjà indiqué (p. 725), le Haricot de Soissons à rames et le Noir de Belgique nain. J'ai récolté des graines de celui-ci sur des *olodibioses* dans lesquelles j'avais observé des variations de taille de l'appareil végétatif, des résistances, de dureté et de saveur de la gousse; ensuite celles d'*hémidibioses* dans lesquelles l'*épibioté* avait fourni des variations dans les caractères de la race (fleur et fruit).

De ces graines, je fis trois lots : le premier formé par les graines les plus grosses; le second, par les graines moyennes; le troisième, par les plus petites. Le tout fut semé comparativement avec des graines provenant de témoins venus dans des conditions de milieu identiques en dehors du greffage.

Tandis que chez ceux-ci les caractères de la race se maintenaient normalement, chez les pieds issus des graines des *épibiotés* Noir de Belgique ces caractères étaient devenus plus ou moins variables suivant les exemplaires. Les graines les plus petites avaient, dans cette première expérience, fourni la variation la plus accentuée.

La sélection fut continuée pour le 1^{er} et le 3^e lot pendant quatre années successives. A la 4^e sélection, le premier lot avait conservé les caractères de la race, tandis que par autofécondation et sélection, il s'était formé une race naine, moins fertile et inférieure à la race primitive.

En 1908, je fis à nouveau des cultures comparées de ces Haricots greffés, élevés en solutions nutritives (1) (voir p. 731). Je semai l'année suivante (1909) les cinq graines de Haricots Noirs de Belgique que j'avais récoltées sur l'*épibioté* ayant le mieux résisté à la chlorose et aux pucerons et dont j'avais préalablement assuré l'autofécondation.

(2) Lucien DANIEL, *Sur la greffe de quelques variétés de Haricots* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 6 juillet 1908).

Les cinq jeunes plantes obtenues présentèrent des différences de couleur, de vigueur et de précocité par rapport au type (1). J'assurai à nouveau l'autofécondation chez ces cinq Haricots sur lesquels je récoltai respectivement 108, 102, 136, 120 et 34 graines nouvelles, quand sur les témoins cultivés côte à côte il y avait une moyenne de 133 graines par pied. A l'œil nu, il était facile de voir que celles-ci étaient de plus grande taille que celles provenant des pieds greffés.

Une étude biométrique analogue à celle qui avait été faite déjà sur la Vigne par M. Seyot (2), puis par moi (3), me parut nécessaire pour préciser ces changements. Ayant assuré comme précédemment l'autofécondation chez les fleurs des cinq descendants du type greffé, je semais, en 1910, toutes les graines récoltées sur ces cinq pieds et j'obtins ainsi plusieurs milliers de graines qui me permirent de mesurer leurs dimensions (longueur, largeur et épaisseur, comparativement à celle des témoins.

Les chiffres obtenus permirent d'établir des courbes dont j'ai tiré les conclusions suivantes :

1° Les modifications observées dans la descendance des Haricots greffés, tout en présentant des variantes individuelles, se sont montrées suffisamment homogènes pour qu'on ne puisse les attribuer rationnellement à une autre cause que la greffe. Etant données les conditions de l'expérience, elles ne sauraient être accidentelles.

2° Les dominantes n'ont pas changé. 11 existe chez les témoins par rapport à la longueur, une disjonction en deux types qui se retrouve chez les descendants du Haricot greffé. Toutefois la proportion des dominantes est changée chez ceux-ci; tantôt la dominante la plus élevée est renforcée ou diminuée; tantôt elles deviennent sensiblement équivalentes.

3° Les courbes unomiales de la largeur et de l'épaisseur sont très aiguës chez les descendants des greffés. Il y a, sous ces rapports, fixation du type moyen.

(1) Lucien DANIEL, *La question phylloxérique, loc. cit.*, p. 601-604.

(2) P. SEYOT, *Etude biométrique des pépins d'un Vitis vinifera greffé et franc de pied* (Rev. Bret. de Bot., 1909).

(3) Lucien DANIEL, *loc. cit.*, p. 267-278.

4" Les dimensions des graines étaient plus petites chez les descendants du greffé que chez ceux des témoins. Cela ressort des différences entre les extrêmes qui sont plus élevées chez ces derniers, ainsi que des proportions relatives des grains supérieurs à la dominante. Les poids moyens, qui étaient de 0 gr. 25 à 0 gr. 30 chez les témoins, n'étaient que de 0 gr. 15 chez les descendants des greffés.

Ces constatations sont intéressantes théoriquement et pratiquement; il y a eu hérédité d'un caractère acquis par greffage, c'est-à-dire de la diminution de la taille et du poids des graines, diminution que j'avais constatée par une autre méthode dans des expériences antérieures.

Au lieu de recourir aux *olodibioses* exclusivement, j'ai employé le procédé qui permet de réaliser une *hémidibiose*. Cette sorte de greffes me donna une inflorescence modifiée, à fleurs panachées (1) sur laquelle je récoltai des graines ainsi que sur un autre *épibioté* n'ayant en apparence fourni aucune variation. Je cueillis également les graines d'un *épibioté* chez une *olodibiose* et celles d'un témoin.

J'en fis quatre lots correspondants qui furent semés comparativement et *autofécondés* (2). Les descendants du témoin et de l'*épibioté* dans l'*olodibiose* non modifié se ressemblaient beaucoup et ne fournirent aucune modification sensible en dehors de la taille plus variable, de la structure et du goût un peu moins fin des gousses chez les descendants de l'exemplaire greffé.

Avec les *hémidibioses*, l'*épibioté* à inflorescences normales donna des types qui restèrent en général de plus petite taille. La diminution de taille fut plus grande chez les descendants de l'*épibioté* à inflorescence modifiée mais il n'y eut pas de transmission de la panachure par semis.

L'année suivante, j'opérai de la même manière. Cette fois, sur quelques pieds, j'obtins des changements imprévus. Ces exemplaires devinrent *remontants*, c'est-à-dire donnèrent deux *fructi-*

(1) Cette inflorescence, au lieu de présenter 3 à 5 fleurs violettes comme les témoins Noirs de Belgique, portait 9 fleurs panachées de blanc sale et de violet et rappelait ainsi en partie celle de l'*hypobioté* Soissons.

(2) Lucien DANIEL, *Variations des races de Haricots sous l'influence du greffage* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 5 mars 1899).

fications successives, la première en juillet-août; la seconde, en octobre-novembre. Ces pieds, bien sélectionnés par la suite, ont donné une race fixée remontante, la première qui ait été obtenue chez le *Phaseolus vulgaris*.

Trois autres pieds possédaient des graines marbrées ; deux étaient nains ; le troisième atteignit 4 m. 50 de haut comme le Soissons hypobiote ; il portait des inflorescences à fleurs rouges et il était très tardif.

Je n'ai pas poussé plus loin les expériences qui m'avaient suffi pour voir que le greffage avait ramené, dans une race fixée de Haricot, la variation désordonnée qu'une sélection précédente avait fait disparaître.

A la suite du greffage du Haricot de Soissons gros, j'ai obtenu aussi un type vivace de cette race (i), qui s'est fixé depuis par semis et qui est remarquable par ses grosses racines tuberculeuses, allongées, ramifiées et riches en amidon (pl. XCV).

Cette fois, la symbiose avait fait réapparaître une propriété spécifique ancestrale disparue à la suite de l'acclimatation chez le *Phaseolus vulgaris*, tandis qu'elle s'est maintenue dans l'espèce voisine, le *Phaseolus multiflorus*. Aucun exemplaire de cette dernière n'était cultivé dans le, voisinage des jardins où je poursuivais mes recherches.

Enfin, des graines de ces Soissons vivaces m'ont donné exceptionnellement des tiges fasciées (fig. 1 et 2, pl. XCVI), montrant ainsi que la descendance des épibiotes avait été influencée aussi par rapport à la production des monstruosité. Le fait est intéressant, étant donné que la décapitation, au-dessus des cotylédons, de jeunes germinations du Soissons au moment du greffage est suivi assez souvent de l'apparition de fasciations, de torsions des tiges de remplacement et de ruptures de tissus (fig. A, pl. XII).

C. T. Popesco a décrit récemment (2) les changements causés par le greffage dans la tige, la feuille, les inflorescences, les fleurs,

(1) Lucien DANIEL, *Sur un Haricot vivace* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1911).

(2) C. T. POPESCO, *Nouvelles recherches sur la greffe de quelques Papi-lionacées* (Revue bretonne de Botanique, n°1, p. 2, 14, 1930).

les graines, le rythme de floraison et la durée de la **vie** chez plusieurs races de Haricots greffés. Il n'a pas encore publié ses recherches sur l'hérédité de ces modifications qu'il serait intéressant d'étudier.

Enfin il faut citer, dans le même ordre d'idées, les recherches de Richmond (i) sur la manière dont les nodosités bactériennes des Haricots se comportent après certains greffages.

J'avais montré que si ces nodosités ne se forment pas sur l'**hypobiote** vivant dans l'eau ou dans des solutions nutritives tant que toute la racine est plongée dans le liquide, elles apparaissent dès que des portions de racines se développent dans l'air humide. Il en est de même chez les **hypobiotes** poussant dans le sol.

Richmond, considérant que les nodosités bactériennes du *Phaseolus lunatus* sont différentes de celles du *Phaseolus vulgaris*, et qu'il est possible de greffer ces deux espèces l'une sur l'autre, la première sur la seconde et inversement, a recherché les réactions qui peuvent se produire à la suite de ces symbioses chez les Bactéries spécifiques qui engendrent les nodosités spéciales à chaque espèce.

Ayant greffé le *Phaseolus lunatus* sur le *Phaseolus vulgaris*, il constata qu'une culture pure de Bactéries retirées du premier ne produit pas de nodosités sur les racines du second, mais les racines de l'**hypobiote** sont stimulées; les plantes arrivent à maturité et paraissent capables de capter l'azote atmosphérique.

Quand l'inoculation se fait avec une culture pure de Bactéries provenant du *Phaseolus vulgaris*, il se forme des nodosités et la plante arrive à maturité. Les organismes bactériens du *Phaseolus vulgaris* sont capables de fournir au *Phaseolus lunatus* des composés azotés en échange des hydrates de carbone.

Il se produit des graines dans ces greffes réciproques, mais elles sont à tel point modifiées que les plantes qu'elles engendrent ne sont plus capables d'adaptation sélective vis-à-vis de l'organisme spécifique producteur de nodosités.

Ces résultats obtenus par la méthode qui a été appliquée à la

(z) RICHMOND, *Legume inoculation as influenced by stork and Scion* (Bot. Gaz., 1926).

greffe pour la première fois à mon Laboratoire, c'est-à-dire l'emploi des microorganismes, ont un double intérêt. Ils montrent, contrairement aux hypothèses de Guignard indiquées précédemment (p. 819 et suiv.), que le chimisme des *Phaseolus* est modifié à la suite du greffage et que cette opération retentit non seulement sur les symbiotes, mais aussi sur leur descendance, comme je l'ai montré dès 1894.

Ils ne peuvent surprendre ceux qui connaissent les remarquables facultés d'adaptation des Bactéries et la facilité avec laquelle elles fournissent des races à la suite des changements de milieu.

8. — *Greffes de Moutarde (Sinapis alba) sur Chou (Brassica oleracea) (i).*

En 1918, j'avais greffé la Moutarde blanche ordinaire et la Moutarde laciniée de Chine sur de jeunes Choux fourragers et Choux cabus. La reprise se fit très facilement et les épibiotes se développèrent avec une grande vigueur, bien qu'inégale suivant les exemplaires (fig. 293 et 294).

Au moment de la floraison des épibiotes, je ne remarquai aucune différence entre les épibiotes et les témoins cultivés côte à côte, toutes conditions égales d'ailleurs en dehors de la greffe. Comme j'avais déjà, dans d'autres greffes de Crucifères, remarqué que la graine pouvait s'influencer, bien que les caractères végétatifs et reproducteurs eussent gardé en apparence une intégralité complète, je recueillis séparément les graines des épibiotes et ceux des témoins correspondants.

Ces graines présentaient des différences assez frappantes comme taille et surtout comme couleur: La graine de Moutarde greffée sur Chou cabus (fig. 5, pl. LXXXVIII) était plus orangée que celle du témoin (fig. 4). De même la couleur de la Moutarde laciniée de Chine greffée sur Chott cabus (fig. 6) n'était pas identique à celle du témoin (fig. 7).

(1) Lucien DANIEL, *Hérédité transitoire à la suite de la greffe de Moutarde sur Chou* (Revue bretonne de Botanique, t. 1, 1919).

Je semai comparativement les graines de Moutarde blanche ordinaire, de la même espèce greffée sur Chou cabus et du Chou cabus témoin.

J'obtins des germinations qui sont représentées en couleurs dans la planche LXXXVIII. L'examen de ces figures montre dans la jeune plantule issue de l'épibioté (fig. 1) un mélange des caractères des jeunes semis de la Moutarde (fig. 2) et de ceux du Chou (fig. 3). Ce mélange de caractères était plus frappant encore sur l'ensemble des semis en pleine terre; il portait sur la forme, la couleur, la villosité et les proportions relatives de la racine et de la tige.

Je m'attendais à voir se former des variétés nouvelles à l'âge adulte. Je fus très surpris de voir les jeunes plantes issues des graines de l'épibioté reprendre peu à peu les caractères du type et ressembler de plus en plus à celles qui provenaient de la Moutarde témoin.

L'hérédité sexuée avait été transitoire, de courte durée et rappelait la façon dont les Vignes de Haut-Gardère, citées à la page 955 de cet ouvrage, perdaient progressivement, au fur et à mesure de leur développement, les caractères du cépage américain sur lequel elles étaient greffées.

Ces faits montrent que, même quand les symbiotes ne présentent aucune trace sensible d'influence réciproque, la graine peut se trouver parfois influencée à des degrés divers et donner lieu à des variations par semis.

La durée relative de cette influence dépend à la fois des espèces associées et des milieux où le caprice du greffeur les a placées volontairement ou involontairement.

Il serait intéressant d'étudier, ce que je n'ai pas eu le temps de faire, le degré de fréquence relative et l'étendue de ces variations par graines chez les plantes greffées qui conservent plus ou moins longtemps, en apparence, les caractères des associés, autrement dit chez celles qui proviennent de ces greffages que j'ai appelés *neutres* et qui étaient autrefois considérés comme absolument *fixes*.

9. -- Greffes de Douce-Amère (*Solanum Dulcamara*)
sur Belladone (*Atropa Belladona*).

Les greffes de Douce-Amère sur racines de Belladone, précédemment étudiées (p. 781-786) (i), donnent des variations plus ou moins considérables suivant l'âge des racines et les exemplaires. Les tiges de l'épibioté deviennent très lignifiées et épaisses à leur base; elles se ramifient de bonne heure (fig. i, pl. XIV) et ne tardent pas à se coucher sur le sol où elles rampent en s'allongeant démesurément. Les rameaux rampants donnent rapidement des racines adventives qui compromettent la greffe, car l'affranchissement se produit aussitôt si l'on néglige de les supprimer à temps.

En prenant toutes précautions en temps utile, la vie en commun se maintient et dure assez longtemps. L'épibioté fleurit et fructifie. Les fruits sont tantôt plus gros, tantôt plus petits que chez le témoin, suivant que les tiges ont été maintenues nombreuses ou supprimées en partie à des époques variables.

Les graines, bien formées, tombèrent sur le sol et quatre germèrent au printemps qui suivit l'année du greffage. L'un des jeunes pieds donna des tiges érigées à la façon de la plante qui avait fourni les épibiotés; deux autres furent totalement rampants et leurs tiges s'étendirent fort loin du collet comme chez la Douce-Amère greffée sur la Belladone; le quatrième pied était intermédiaire, comme direction de la tige, entre le type couché et le type dressé.

Le caractère rampant, dû à la disparition totale du géotropisme négatif de la tige s'est donc transmis héréditairement à quelques-uns des descendants de la Douce-Amère greffée, mais cette hérédité a varié comme intensité relative chez les exemplaires.

On sait que certains végétaux pleureurs, toujours multipliés par greffage, donnent quelquefois par semis des types à branches retombantes. La manière dont s'est comportée la descendance de la Douce-Amère greffée permet de comprendre l'apparition de ces formes dans le semis des graines des arbres pleureurs greffés.

(1) JEAN RIPERT, *OC. cil.*; L. DANIEL et PÔTEL, *loc. cil.*