

BIBLIOTHÈQUE AGRONOMIQUE BELGE

MANUEL
DE
L'AMÉLIORATION
DES PLANTES CULTIVÉES

TOME

L'AMÉLIORATION DU FROMENT
(Cytologie, Morphologie, Physiologie, Génétique, **Phylogénie**)

PAR

V. LATHOUWERS

*Docteur en Sciences,
Ex-chez de travaux à la Station officielle de Recherches pour l'Amélioration des Plantes,
Professeur à l'Institut Agronomique de l'Etat, à Gembloux.*



PARIS
LIBRAIRIE AGRICOLE
DE LA MAISON RUSTIQUE

GEMBLoux
JULES DUCULOT
ÉDITEUR

1942

Encyclopédie Agronomique et Vétérinaire

ELEMENTS DE PATHOLOGIE VÉGÉTALE

Les principales maladies cryptogamiques et physiologiques
des plantes cultivées en Belgique

par Em. MARCHAL

Professeur d l'Institut agronomique de l'État, d Gembloux.

1 volume in-8°, XX-476 pp., 198 fig., cart. 77,50 ; br. 60,00

ELEMENTS DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

Les bases scientifiques de la Phytotechnie

par Em. MARCHAL

Professeur d l'Institut agronomique de l'État d Gembloux.

1 volume in-8°, XVI-220 pp., 235 fig., cart. ; br. En réimpression

MANUEL DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

par V. LATHOUWERS

Docteur is Sciences. Professeur d l'Institut agronomique de l'État d Gembloux

Tome I : L'Amélioration générale

33,00

Tome II : L'Amélioration du Froment

150,00

LE SOL ET LES ENGRAIS

par C. SCHREIBER

Ancien Professeur de l'Institut agronomique de l'État d Gembloux.

Première partie : Le Sol

.... cart. br.

Deuxième partie : Les Engrais

..... cart. br.

En réimpression

TRAITE DE SYLVICULTURE

par A. POSKIN

Professeur d l'Institut agronomique de l'État d Gembloux.

1 volume in-8°, 520 pp., 179 fig.,

cart., 82,50 ; br. 65,00

LE CHÈNE PÉDONCULÉ ET LE CHÈNE ROUVRE

Leur culture en Belgique

par A. POSKIN

Professeur d l'Institut agronomique de l'État, d Gembloux.

1 vol. 283 p., 54 fig., 1 carte en couleurs,

cart., 72,50 ; br., 55,00

LE SOL AGRICOLE ET FORESTIER

Traité d'Agrologie

par R. MEURICE

Professeur d l'Institut agronomique de l'État, d Gembloux.

1 volume in-8°, illustré,

cart. 48,00 ; br. 33,00

LE DESSOUCHEMENT

Les Dessoucheuses — Les Déracineuses — Les Explosifs

par G. BOUCKAERT et A. POSKIN

Professeurs d l'Institut agronomique de l'État d Gembloux.

1 volume in-8°, 143 p., 97 fig.,

cart. 32,00, br., 19,50



L'AMÉLIORATION DU FROMENT

BIBLIOTHÈQUE AGRONOMIQUE BELGE

MANUEL
DE
L'AMÉLIORATION
DES PLANTES CULTIVÉES

TOME II

L'AMÉLIORATION DU FROMENT

(Cytologie, Morphologie, Physiologie, Génétique, **Phylogénie**)

PAR

V. LATHOUWERS

Docteur en Sciences,

*Ex-chef de travaux à la Station officielle de Recherches pour l'Amélioration des Plantes,
Professeur à l'Institut Agronomique de l'Etat, à Gembloux.*



PARIS
LIBRAIRIE AGRICOLE
DE LA MAISON RUSTIQUE

GEMBOUX (Belg.)
JULES DUCULOT
ÉDITEUR

1942

Avant-propos du Comité Directeur de la Bibliothèque Agronomique Belge:

On a souvent reproché, et non sans quelque raison, à l'enseignement agronomique supérieur de ne profiter qu'à de rares privilégiés et de ne pas assez faire sentir ses effets bienfaisants dans les milieux les plus directement intéressés.

Certes, les diplômés de nos Instituts constituent, tant par leur parole et leurs écrits que par leur exemple, les vulgarisateurs attitrés des progrès consacrés par cet enseignement. Mais on peut encore assurer, à l'œuvre de recherche et de documentation synthétiques des spécialistes du haut enseignement agronomique, une plus large et plus directe diffusion, par la publication d'ouvrages qui en constituent, en quelque sorte, l'extension extra-universitaire.

Tel est le but que nous nous sommes assigné en mettant, à la disposition du public agronomique éclairé, des manuels présentant l'état actuel de nos connaissances dans les diverses branches de la *Phytotechnie*, de la Zootechnie et des sciences qui en constituent les auxiliaires.

Dans tous les pays du monde et spécialement dans ceux qui, comme le nôtre, ont le plus directement souffert des effets désastreux de la Grande Guerre, on se préoccupe très activement de l'intensification de la productivité de la terre.

Ce ne peut être que par la mise en œuvre d'une technique de plus en plus parfaite, de plus en plus directement inspirée des résultats de la recherche scientifique, que l'on y parviendra.

Puisse l'initiative que nous prenons aujourd'hui apporter sa contribution au grand œuvre du progrès de l'Agronomie.

Gembloux, le 1^{er} juin 1924.

LE COMITÉ DIRECTEUR :

BOUCKAERT, G. † JOURNÉE, C. LATHOUWERS, V.

† DELOS, A. MARCQ, G. MEURICE, R.

MARCHAL, E. POSKIN, A.

Préface de l'Auteur.

En 1924 parut, en un volume, la première édition du *Manuel de l'Amélioration des Plantes cultivées* ; elle inaugurait la collection « Bibliothèque agronomique belge », qui venait d'être créée à l'initiative de quelques professeurs de l'Institut Agronomique de l'État, à Gembloux. Grâce à la faveur dont cet essai fut accueilli par le public agricole, une réédition s'imposa dès 1927 ; l'ampleur extraordinaire qu'avait prise entretemps la Génétique appliquée, rendit nécessaire la répartition de la matière en deux tomes, dont le premier, consacré à l'*Amélioration générale*, parut au début de l'année 1929.

Dans la préface du premier volume de cette deuxième édition, l'auteur s'exprimait comme suit : « Le tome II, comprenant l'*amélioration spéciale* des plantes agricoles, ..., est en préparation et paraîtra pendant le premier semestre de 1929 ». Mais, au cours de la rédaction du manuscrit, la nécessité s'affirma, absolue, de scinder, en plusieurs tomes, l'énorme matière que comportait l'amélioration spéciale et de limiter le deuxième tome à l'étude de l'*amélioration des céréales autogames*, le froment, l'orge et l'avoine. La constatation que, des multiples revues consacrées à la Génétique pure et appliquée à l'amélioration des plantes, par un fascicule ne sortait de presse, au cours de la dernière décade, sans qu'il comportât un ou plusieurs travaux relatifs au *Froment*, est venu, une fois de plus, bouleverser les plans de l'auteur, qui s'est vu dans la nécessité de consacrer ce deuxième tome à l'étude exclusive de l'amélioration de cette céréale.

D'autre part, l'extension considérable donnée, dès 1929, à la charge d'enseignement de l'auteur, sa nomination, en 1930, à la Chaire de Botanique et de Génétique, de l'Institut Agronomique, sa mission, en 1932, aux diverses stations de recherches de l'Institut national pour l'étude agronomique au Congo Belge, ont considérablement retardé la parution du présent volume. L'auteur s'en excuse, très sincèrement, auprès de ses éditeurs, ainsi qu'auprès des lecteurs du premier tome, qui attendaient, depuis plusieurs années, la suite de l'ouvrage. On connaît toutefois le proverbe : « A quelque chose, malheur est bon ! » ;

ce retard a permis à l'auteur, au cours d'« *addenda* », qui comportent plus de 200 pages, d'être résolument *up to date* et de présenter au lecteur les théories les plus actuelles, les résultats des recherches les plus récentes, sur la physiologie, la cytologie et la classification du Froment.

A l'occasion de cette préface, l'auteur adresse à son éditeur, M. J. **Duculot**, ses profonds remerciements pour la bien grande patience avec laquelle celui-ci a attendu la fin du manuscrit ; malgré les énormes difficultés actuelles de l'édition, surtout au point de vue du papier, M. **Duculot** a pu encore concentrer tous ses efforts en vue d'une présentation très convenable de l'ouvrage. L'auteur ose émettre l'espoir de voir le public réserver à celui-ci un accueil qui compensera en une certaine mesure, les sacrifices que l'éditeur a dû ainsi s'imposer.

Gembloux, le 13 décembre 1942.

INDEX SYSTÉMATIQUE DES MATIÈRES

§ I. - Les directives de l'amélioration et le comportement héréditaire des principaux caractères chez le Froment.

I, LE RENDEMENT		
	(Voir aussi, p. 228).	
2. LA COMPACTITÉ OU DENSITÉ (D) DE L'ÉPI. LA LONGUEUR DES ENTRE-NOEUDS DU RACHIS		2
	Influence du type de l'épi sur le rendement 8. - Comportement génétique du caractère « Compacité de l'épi » 8. - (Voir aussi, p. 111 et 233).	
3. LE TALLEMENT		II
	(Voir aussi, p. 233).	
4. LA RÉSISTANCE A L'HIVER		12
	Causes de destruction, par l'hiver, des variétés et lignées de froment 13. - Essais en laboratoire. Chambres frigorifiques 15. — Facteurs internes de la résistance au froid 17. - Technique de l'amélioration au point de vue spécial de la résistance au froid 20. — Comportement génétique du caractère « Résistance ou sensibilité au froid » 21. — (Voir aussi, p. 236).	
FROMENTS D'HIVER, FROMENTS DE PRINTEMPS, FROMENTS « ALTERNATIFS »		22
	Distinction précoce entre ces diverses formes 23. - Comportement génétique du type « d'hiver » et du type « de printemps » 25. - (Voir aussi, p. 248).	
5. LA COLORATION DES FEUILLES ET LEUR PORT		29.
	(Voir aussi, p. 259).	
6. LA LONGUEUR DE LA PAILLE, LE NANISME. PAILLE PLEINE OU CREUSE 30		
	(Voir aussi, p. 259).	
7. LA RÉSISTANCE A LA VERSE		32
	(Voir aussi, p. 259).	
8. LA RÉSISTANCE AUX MALADIES		33
	La Carie 33. - Existence de biotypes de Carie 34. - Comportement génétique de la résistance-sensibilité 34. — Le Charbon 35. - Les Rouilles 35. - Rouille noire 36. -	

Biotypes de la Rouille noire 37. - Échelle des degrés d'infection 39. — Technique des infections expérimentales 46. - Inoculation en serre 46. — Expérimentation en plein champ 48. - *Rouille jaune* 49. - *Rouille brune* 50. - Comportement génétique du caractère « Résistance ou sensibilité » aux rouilles 50. - Technique de la création de lignées de froment résistantes aux rouilles 53. - (Voir aussi pp. 129 et 260).

9. LA RÉSISTANCE A LA SÉCHERESSE	54
Comportement génétique du caractère « résistance à la sécheresse » 58. - (Voir aussi, p. 300).	
10. LA RÉSISTANCE A L'ACTION DES SOLS TROP SALINS	58
<u>II. LA</u> PRÉCOCITÉ DE MATURATION	59
Comportement génétique du caractère « Précocité » 60. — (Voir aussi, p. 301).	
12. LA COLORATION DE L'ÉPI	60
Comportement génétique du caractère « Coloration des épis » 61. - (Voir aussi, pp. 129 et 303,)	
13. LA PRÉSENCE OU L'ABSENCE DE BARBES	
Comportement génétique du caractère « Présence ou absence d'arêtes » 62. — (Voir aussi, pp. 115 et 305).	
14. LA PRÉSENCE OU L'ABSENCE D'UN REVÊTEMENT VELOUTÉ SUR LES ENVELOPPES FLORALES	63
Comportement génétique de caractère «Présence ou absence d'un revêtement velouté » 63. - (Voir aussi p. 128).	
15. LE DEGRÉ DE FERMETURE DES ENVELOPPES AUTOUR DES GRAINES. L'ÉGRENAGE SPONTANÉ	64
(Voir aussi, p. 110).	
16. LA PRÉSENCE D'ÉPILLET'S STÉRILES	65
17. LA COLORATION DU GRAIN	65
Comportement génétique du caractère « Couleur des graines » 66. - (Voir aussi, p. 306).	
18. LA QUANTITÉ ET LA QUALITÉ DU GLUTEN. LE COMPORTEMENT DU GRAIN A LA MOUTURE. SA VALEUR BOULANGÈRE	67
Teneur en gluten 69. - Valeur boulangère 70. — Spécificité du caractère « Qualité du gluten » 72. - Détermination du comportement d'un froment à la mouture et à la panification 73. - Essai de mouture 73. - Essai de panification 75. — Déterminatin des diverses caractéristiques du pain 76. - Extensimètre Chopin 78. - Création de variétés productives, de haute valeur boulangère 82. - (Voir aussi p. 308).	
19. FORMES TÉRATOLOGIQUES	84

§ II. - Classifications, groupements, centres d'origine, cytologie et phylogénie du Froment.

I. CLASSIFICATIONS 86

T. aegilopoides 87. - *T. monococcum* 87. - *T. Timopheevi* (En note). - *T. dicoccum* 88. - *T. orientale* 89. - *T. durum* 89. — *T. persicum* (En note). - *T. polonicum* 90. - *T. turgidum* 91. — *T. pyramidale* 92. - *T. vulgare* 92. - *T. vulg.* groupe *ligulatum* 93. - *T. vulg. gr. eligulatum* 95. - *T. compactum* 95. - *T. sphaerococcum* 97. — *T. spelta* 97. (Voir aussi p. 361).

2. GROUPEMENTS ET CENTRES D'ORIGINE 102

Théorie des « Séries homologues » de VAVILOV 105.

3. CROISEMENTS INTERSPÉCIFIQUES ET INTERGÉNÉRIQUES CITEZ « TRITICUM » 106

Répertoire des principales recherches sur les hybrides de *Triticum* 106.

Hybrides **interspécifiques** 110. — Croisements entre les groupes du *dicoccum* et du *spelta* *izz.* - Transmission héréditaire de certains caractères *iii.* - Longueur des entrenœuds du rachis (D ou compacité) *iii.* - Présence ou absence d'arêtes 115. - Caractères des enveloppes florales 116. - Degré de fermeture des *glumelles* et la fragilité du rachis. Formes *speltoïdes* 119. - Présence ou absence d'un revêtement cireux sur les feuilles 127. - Ramification des épis dans le groupe *dicoccum* 128. - Pubescence des enveloppes florales 128. - Coloration des enveloppes florales 129. - Résistance aux rouilles 129. - Localisation des caractères distinctifs *vulgare* dans les **extrachromosomes** *vulgare* 132. - Fertilité et stérilité des hybrides **pentaploïdes** 133. - Anomalies dans la division des cellules-mères chez les hybrides **pentaploïdes**. Variabilité dans les nombres chromosomiques 133. - Élimination ou non-fonctionnement de gamètes. Combinaisons chromosomiques stériles 137. Groupes d'accroissement et de diminution de KIHARA ¹39. — Influence sur le degré de stérilité d'albumens **chromosomiquement** mal équilibrés 140. — Non-fécondation d'oosphères viables 144. - Degré de parenté entre les géniteurs 145. - L'influence du milieu 145. — Croisements entre le groupe du *monococcum* et les groupes du *dicoccum* et du *spelta* 145. - Transmission héréditaire de certains caractères 146. - La cytologie des hybrides triploïdes. Leur degré de stérilité 146. - (Voir aussi p. 380).

Hybrides **intergénériques** 150. - *Croisements Froment x Seigle* 150. - Caractères morphologiques des F₁ 155. **Morphologie** des F₂, F₃ 157. - La cytologie des cellules sexuelles 158. - *Croisements Aegilops x Froment, Seigle* 162. - **Hybrides interspécifiques d'Aegilops** 166. - Hybrides

intergénériques *Aegilops* X Froment 166. - Leur morphologie 168. - Leur fertilité 168. - Cytologie des cinèses réductionnelles 170. - Apparition de types spéciaux 172. - Croisements réciproques 173. - Hybrides intergénériques *Aegilops* X Seigle 173. - (Voir aussi, p. 393).

Quelques théories cytologiques 176. - Amphidiploïdie 176 (Voir aussi p. 415). - Le processus réductionnel et l'hérédité. Théorie de SAPEHIN 182. - La formation de grains de pollen géants 184. - Théorie de BLEIER sur la cryptogonomérie et le parogénoplaste 186. - Théories de BLEIER sur les appariements dans les cinèses réductionnelles 187.

Intérêt pratique des croisements chez Triticum 188. — *Aegilops* x Froment 188. - *Aegilops* x Seigle 189. - Froment X Seigle 189. - Froment X Froment 189.

4. LES DEGRÉS DE PARENTÉ ENTRE ESPÈCES DE *Triticum*, *Aegilops* ET *Secale* 190.
 Parenté des formes cultivées avec les formes sauvages et des formes cultivées entre elles 193.
5. ORIGINE DES FROMENTS 195.
 Froments diploïdes 197. — Froments tétraploïdes vêtus 197 - Froments tétraploïdes nus 198. - Froments hexaploïdes zoo. - Hypothèse *dicoccum* 200. - Hypothèse *Aegilops* 201. - Hypothèse *Secale* 202. - Hypothèses concernant l'origine hybride de *Trit. spelta* 203. - La théorie génomatique de *Triticum* 205.

[II. - Mutations chez le Froment.

- I. MUTATIONS N SPELTOIDES 207
 Génétique des spelloïdes 207. - Cytologie des spelloïdes 215. - Apparition de compactoïdes 217. - Chimères spelloïdes 220. - (Voir aussi p. 429).
2. MUTATIONS PAR IRRADIATION 220
 (Voir aussi p. 430).

§ IV. — Xénies chez le Froment.

- XÉNIES 222

§ V. - Biologie florale, autogamie et allogamie, technique des hybridations.

- I. BIOLOGIE FLORALE DU FROMENT 223
2. AUTOGAMIE ET ALLOGAMIE 224
3. TECHNIQUE DES HYBRIDATIONS 225
 (Voir aussi p. 433).

ADDENDA

- Les directives de l'amélioration et le comportement héréditaire des principaux caractères chez le Froment.

I. LE RENDEMENT	228
Observations sur des populations à écartement de semis, fixe 228. - Observations sur des populations à écartement variable 230. - Observations sur des populations en plein champ 235.	
1. LA COMPACITÉ (D) DE L'ÉPI DE FROMENT. — LA LONGUEUR DES ENTRE- NŒUDS DU RACHIS	233
Comportement génétique du caractère « Compacité de l'épi » 233.	
3. LE TALLEMENT	233
4. LA RÉSISTANCE A L'HIVER	236
Dommages causés par la gelée 236. - Causes de destruction des plantules de froment par le froid 237. - Méthodes de détermination de la résistance au froid 238. - Méthodes directes 238. - Méthodes par refroidissement artificiel, installations, techniques 238. - Méthodes indirectes. Facteurs internes influençant la résistance au froid 243. - Facteurs externes influençant cette résistance 245. - Création de variétés résistantes au froid 247. - Comportement génétique du caractère « Résistance au froid » 247.	
4bis. FROMENTS D'HIVER, FROMENTS DE PRINTEMPS ET FROMENTS ALTERNATIFS. — JAROVISATION	248
Comportement génétique des types d'« hiver » et « printemps » 250. - La Jarovisation 250. - Technique de la jarovisation 250. - La jarovisation et la biologie 252. - Utilité pratique de la jarovisation pour la grande culture 257. - La jarovisation et la distinction en typés hiver et de printemps 258.	
5. LA COLORATION DES FEUILLES	259
6. LA LONGUEUR DU CHAUME. NANISME	259
7. LA RÉSISTANCE A LA VERSE	259
8. LA RÉSISTANCE AUX MALADIES	260
La résistance aux Rouilles 361. - <i>Races physiologiques</i> 265. - Technique de la recherche des biotypes et des <i>essais comparatifs</i> concernant la résistance des sortes à ces biotypes 264. - <i>Technique des essais en serre</i> 264. - Assortiments de a tests » 264. - Échelle des degrés d'infection 264. - Culture des plantes-hôtes 265. - Obtention du matériel	

«spores » 265. - Inoculation 266. -- Incubation 267. - Conditions du milieu 267. - Durée de l'essai 268. - *Technique des essais sur champs* 268. - Infection des parcelles 268. - Échelle des degrés d'attaque 271. - Matériel d'infection 272. — *Facteurs modificateurs des réactions vis-à-vis des rouilles* 272. - Facteurs physiologiques 272. - Facteurs chimiques 273. - Influence du milieu 274. — Influence du stade de développement de l'hôte 278. - Type *triticea* 280. - Type *graminis* 281. - *Comportement héréditaire du caractère «résistance-sensibilité»* 281. - *Créations de lignées résistantes aux rouilles* 284. — Choix des géniteurs 284. - Quelques essais récents 286. - Conclusions générales 286.

La résistance à la Carie 288. — Essais comparatifs de résistance 288. - Technique des infections 288. - Appréciation du taux de l'infection 289. - Biotypes 290. - Comportement héréditaire 292. — Variétés résistantes 293.

La résistance au Charbon 294. - Technique des infections 294. - Races physiologiques 295. - Comportement héréditaire 296. — Variétés résistantes 297.

La résistance à diverses maladies 297. - *Erysiphe graminis tritici* 297. - Charbon des chaumes 299. - « *Black chaff* » 299. - Nécrose foliaire 299.

9. LA RÉSISTANCE A LA SÉCHERESSE	300
10. LA RÉSISTANCE A LA GRÊLE	300
II. LA PRÉCOCITÉ	301
12. LE POUVOIR OSMOTIQUE	301
13. LE DEGRÉ DE CONCENTRATION DU SUC CELLULAIRE	303
14. LA COLORATION DE L'ÉPI	303
15. LA PRÉSENCE OU L'ABSENCE DE BARBES	305
16. LA STÉRILITÉ DES ÉPILLETES	305
Comportement génétique 305.	
17. LA COLORATION DU GRAIN	306
Comportement génétique 306.	
18. MATURITÉ PHYSIOLOGIQUE. - GERMINATION. — GERMINATION EN GERBES	306
19. LE COMPORTEMENT A LA MOUTURE ET A LA CUISSON. LA VALEUR BOULANGÈRE	308
<i>Définition de la bonne valeur boulangère</i> 308. - <i>Quelques facteurs de la valeur boulangère</i> 309. - La teneur en gluten 309. - La qualité du gluten 310. - L'amidon dans la farine 311. - La teneur en maltose 311. - Le pH de la pâte 312. - L'addition de produits chimiques 312. - Le poids et le volume du pain 313. - <i>La détermination de la quantité et de la qualité de la farine. Valeur meunière et valeur boulangère. Méthodes directes</i> 314. - Essai de mouture 314. - Essai	

de cuisson 315. — Désavantages de la méthode directe de l'essai de cuisson 316. — *Méthodes indirectes* 317. — La méthode CHOPIN 318. — Le farinographe BRABENDER 324. — Le fermentographe BRABENDER 328. — Le (« Recording dough mixer ») 330. — Le pâtographe et le zymographe VARMY 332. — Méthode PELSSENKE, par détermination du « temps de fermentation » 333. — Méthode d'ENGELKE ou de Gottingue 339. — Méthode de BERLINER-KOOPMAN 341. — Méthode de Muencheberg ou de ROSENSTIEL 342. — Méthode par viscosimétrie 342. — Quelle méthode indirecte choisir ? 343. — *Corrélations* 347. — *La valeur boulangère et le milieu* 350. — *Comportement héréditaire* 353. — *Création de lignées de bonne valeur boulangère* 355. — Généralités 355. — Quelques essais récents 356. — *Conclusions générales* 360.

3 II. - Classifications, groupements, centres d'origine, cytologie et phylogénie du froment.

I. CLASSIFICATIONS, GROUPEMENTS, CENTRES D'ORIGINE 361

Froments sauvages d'Arménie et de la Transcaucasie 361. — *Triticum armeniacum* 363. — *T. monococcum* 364. — Formes sans ligules 364. — *T. Macha* 366. — Forme nouvelle de *T. vulgare*, du type *inflatum* 366. — Formes de *T. vulgare* à épis ramifiés 367. — Froments abyssins et sahariens 367. La collection mondiale russe 368. — Monographies nationales 368. — *Bases de différenciation et de classification* 369. — Caractères de la jeune plantule 369. — Caractères foliaires de la plante adulte 371. — Caractères de l'épi et du grain 372.

2. CYTOLOGIE, PHYLOGÉNIE 376

Croisements à l'intérieur des trois groupes cytologiques 376. — *Groupe du monococcum* 376. — *Groupe du dicoccum* 377. — *T. Timopheevi* 378. — *Groupe du spelta* 379.

Croisements **interspécifiques** entre les divers groupes 380. — Hybrides triploïdes 380. — Hybrides pentaploïdes 381. — Les hybrides pentaploïdes et l'hérédité 391. — Intérêt pratique des croisements **interspécifiques** de froment 392.

Croisements **intergénériques** 393. — *Triticum* \times *Haynaldia* 393. — *Triticum* \times *Secale* 393. — Comportement génétique de certains caractères 397. — Intérêt pratique 399. — *Secale* \times *Haynaldia* 400. — *Aegilops* \times *Aegilops* 400. — Hybrides diploïdes d'*Aegilops* 500. — Hybrides triploïdes 402. — Hybrides tétraploïdes 402. — Hybrides pentaploïdes 403. — *Aegilops* \times *Triticum* 403. — Intérêt pratique 405. — *Aegilops* \times *Haynaldia* 406. — *Aegilops* \times *Secale* 406. — *Triticum* \times *Agropyrum* 407. — Constitution génomatique (lu genre *Agropyrum* 409. — Intérêt pratique 412.

Froments haploïdes 413. — Haploïdes dans le groupe *monococcum* 413. — Haploïdes dans le groupe *dicoccum* 413. — Haploïdes dans le groupe *spelta* 414. — Haploïdes dans la descendance d'un croisement *Aegilops* \times *Triticum* 415.

Hybrides amphidiploïdes 415. — Morphologie, fertilité, cytologie de quelques **amphidiploïdes** 416. - Classification des **amphidiploïdes** 422. - Théories concernant l'origine des **amphidiploïdes** 425. - Intérêt pratique 427.
Plantes jumelles 428.

§ III. - **Mutations chez le Froment.**

Mutations **speltoïdes** et **compactoïdes** 429. - Mutations par irradiations 430. - Mutations par chocs de température 431. - Mutations d'origine diverse 432.

§ IV. - **Biologie florale, technique des croisements.**

BIOLOGIE FLORALE, TECHNIQUE DES CROISEMENTS	433
BIBLIOGRAPHIE DE L'AMÉLIORATION DU FROMENT	435
Littérature générale 435. - Rendement, type de l'épi, densité, tallage 437. - Résistance à l'hiver 439. - Froments d'hiver et de printemps, froments alternatifs. Jarovisation (Vernalisation, Printanisation) 445. - Coloration des feuilles 450. - Le chaume, sa longueur. Nanisme. Résistance à la verse 450. - La résistance aux maladies 451. - Résistance à la sécheresse 468. - Résistance à l'action des sols salins 470 . - Résistance à la grêle 470. - Précocité 470. - Pouvoir osmotique 471. - Degré de concentration du suc cellulaire 472. - Coloration de l'épi 472. - Présence ou absence d'arêtes 473. - Épis lisses et duveteux. Nœuds pubescents 473. - Égrenage spontané 473. - Stérilité des épillets 474. — Coloration du grain 474. - Maturité physiologique. Germination. Germination en gerbes 474. - Quantité et qualité du gluten. Comportement du grain à la mouture. Valeur boulangère 475. - Formes anormales, tératologiques 497. - Classifications 498. - Groupements dans le genre <i>Triticum</i> . Centres d'origine. Aires géographiques. Phylogénie 507. - La cytologie de <i>Triticum</i> . Croisements interspécifiques chez <i>Triticum</i> 508. - Mutations chez <i>Triticum</i> . Speltoïdes . Chimères 521. - Croisements intergénériques . A. Froment X Seigle 525. - B. Aegilops × <i>Aegilops</i> , <i>Aegilops</i> × <i>Triticum</i> , <i>Aegilops</i> × <i>Secale</i> 530. - C. Froment x <i>Agropyrum</i> 535. - Biologie florale. Allogamie occasionnelle. Technique des hybridations 538. - Xénies chez le Froment 539.	
TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES	54 ¹
TABLE ALPHABÉTIQUE DES NOMS D'AUTEURS, CITÉS DANS LE CORPS DE L'OUVRAGE	55 ²
TABLE ALPHABÉTIQUE DES NOMS D'AUTEURS, CITÉS DANS LA LISTE BIBLIOGRAPHIQUE	561
QUELQUES ADRESSES DE BIOLOGISTES, QUI ONT PRIS LE FROMENT COMME SUJET D'EXPÉRIMENTATION OU DE RECHERCHES	57 ²
ERRATA	577'

PREMIÈRE PARTIE

L'AMÉLIORATION DES CÉRÉALES

SECTION I.

L'AMÉLIORATION DES CÉRÉALES A AUTOGAMIE PRÉPONDÉRANTE

L'AMÉLIORATION DU FROMENT

Nous envisagerons ici, en premier ordre, l'amélioration du Froment ordinaire (*Triticum vulgare*), comme étant celui dont la culture possède la plus grande aire d'extension; d'ailleurs, la plupart des détails d'ordre biologique, physiologique ou technique qui suivent, se rapportent à toutes les espèces cultivées du genre *Triticum*.

§ I — LES DIRECTIVES DE L'AMÉLIORATION ET LE **COMPORTEMENT** HÉRÉDITAIRE DES PRINCIPAUX CARACTÈRES CHEZ LE FROMENT

Qui dit « sélection », dit « choix »: choix, dans une population non améliorée, de plantes-mères points de départ d'autant de **pédigrés** ou choix d'individus dans des générations issues de croisements (F2, F3, F4...). Un tel choix doit, nécessairement, être fondé sur certaines directives, que nous examinons ci-dessous.

I. LE RENDEMENT.

Une des principales directives de l'amélioration, à laquelle aboutissent finalement la plupart des autres, est le *rendement*; chez le froment, on n'envisage pas tant la récolte en *paille* — celle-ci, en effet, chez cette céréale, n'est que d'une importance tout à fait relative et des chaumes trop longs

prédisposent même facilement à la verse —, mais le rendement en *grain*, base mondiale de la panification. Celui-ci est en corrélation directe avec *certaines* activités d'ordre physiologique et aussi avec un ensemble de caractères extérieurs, morphologiques, plus ou moins dépendants les uns des autres.

Les facteurs directs du rendement sont, outre le *tallement*, le *nombre moyen de graines par épi* et leur *poids*, celui-ci étant déterminé comparativement, lors de l'analyse des récoltes, par le *poids de 100* ou *de 1000 graines* (1) et par le *poids du volume* (2).

Ces données sont, à leur tour, fonctions de la *durée de végétation*, du *type de l'épi*, de sa *compacité*, de la *résistance aux maladies*, *au froid*, *à la verse*.

On a enregistré un très grand nombre de corrélations entre les divers facteurs du rendement : quelques-unes ne sont que de *symplesies* (3) (telle la corrélation inverse entre la compacité de l'épi et le poids des graines). Ce qui a diminué beaucoup l'intérêt que jadis on a attaché à ces corrélations, c'est le fait qu'à côté de la plupart d'entre elles, on a dûment constaté des exceptions très importantes.

Certes, il est hautement intéressant de déterminer, outre les caractères physiologiques d'ordre pratique, certains facteurs du rendement tels que le poids des 1000 graines et celui de l'hectolitre; mais rien ne vaudra, à ce point de vue, la détermination directe du rendement lui-même par pesées exactes des récoltes, lors d'essais comparatifs techniquement irréprochables (4).

Deux composantes importantes du rendement sont le *type de l'épi* — déterminé par sa *compacité* — et le *tallement*.

2. LA COMPACITÉ OU DENSITÉ (D) DE L'ÉPI. — LA LONGUEUR DES **ENTREŒUDS** DU RACHIS.

Nous avons vu ailleurs (5) ce que l'on entend par la *compacité* ou *densité* d'un épi : celle-ci est donnée par la formule $D = \frac{N \times 10}{L}$, dans laquelle N représente le nombre d'épillets et L, la longueur du rachis ou axe de l'épi. Cette notion peut être remplacée par celle de la *longueur moyenne des entre-œuds du rachis*, caractère nécessairement corrélatif avec la compacité; cette longueur moyenne sera égale $\frac{L}{N-1}$ (**KAJANUS**) (s3) (6).

(1) Voir Tome I, p. 96.

(2) Voir Tome I, p. 98. — Voici, à titre documentaire, d'après **FRUWIRTH**, quelques chiffres concernant le poids de 1000 graines et le poids spécifique, chez le froment : Poids (les 1000 graines: Limites, 15-70 g.; bonnes variétés, 25-40 g.; très bonnes, au-dessus de 35 g. — Poids du litre: Limites, 710-820 g.; bonnes variétés, 730-770 g.; très bonnes, au-dessus de 770 g.

(3) Voir Tome I, p. 210.

(4) Voir Tome I, p. 163 et suivantes.

(5) Voir Tome I, p. 91 et suiv.

(6) *Le nombre entre parenthèses, qui suit les noms propres cités dans le texte, renvoie à la liste bibliographique qu'on trouvera après chaque chapitre.*

D'après **BOSHNAKIAN** (11) la longueur moyenne des **entrenœuds** de l'épi de froment varie entre 1.2 et 8 mm.; elle ne dépasse guère 5 mm. chez *T. vulgare*. Il range parmi les froments *denses*, ceux dont la distance entre les épillets est de 1.2 à 2.5 mm. et parmi les *lâches*, ceux dont la longueur moyenne des **entrenœuds** varie entre 3 et 5 mm.

RIEDNER (23) et **PERCIVAL** (10) proposent les classes suivantes :

TYPES	Long. des entrenœuds du rachis. (Riedner)	Compacité (Percival)
Formes très denses (<i>T. compactum</i>)	< 2.4 mm.	> 34
Formes denses (<i>T. vulgare capitatum</i>)	2.4 — 3.2 mm.	28 — 34
Formes moyennement denses (<i>T. vulg. densum</i>)	3.2 — 3.8 mm.	22 — 28
Formes lâches (<i>T. vulg. sublaxum</i>)	3.8 — 5.0 mm.	< 22
Formes très lâches (<i>T. vulg. laxum</i>) (1)	> 5 mm.	

La compacité, nous l'avons vu précédemment, est un caractère **variétal** (et non pas individuel, comme le dit très bien **MIEGE** (15), fluctuant à l'intérieur d'une variété (sorte, petite espèce, lignée) autour d'une moyenne souvent assez stable. Cette constance est, dans certaines régions, suffisamment grande, pour qu'on utilise D comme facteur d'identification; dans d'autres, au contraire, la variabilité de ce caractère, à l'intérieur des lignées et d'année en année, est telle qu'il puisse difficilement servir de base à une classification.

Y a-t-il une relation entre la densité et la *forme*, le *type* de l'épi ? Pas nécessairement; cependant, plus les articles (**entrenœuds**) du rachis deviennent courts, plus l'angle formé par les épillets et l'axe sur lequel ceux-ci sont implantés devient grand et plus l'épi sera large.

LANGÉ (14), se basant sur le fait, très fréquent, que les articles du rachis diminuent ou augmentent en longueur de la base au sommet, d'après un rapport très typique pour les diverses lignées, définit la forme de l'épi en ajoutant aux notions de la longueur du rachis et de la compacité des épillets, le rapport :

$$\frac{\text{nombre d'épillets de la moitié supérieure de l'épi}}{\text{nombre d'épillets de la moitié inférieure}}$$

Chez les épis carrés, réguliers, à côtés parallèles, le quotient se rapproche de l'unité (articles du rachis de même longueur), alors que chez les « masses », il est très grand (compacité plus grande en haut) et chez les formes effilées, lâches, plus petit que 1.

La **modificabilité** du type de l'épi, essentiellement sous la dépendance de l'allure climaterique de l'année (2), a été étudiée par **CHRISTIANSEN**; pour

(1) Certaines variétés locales, dites « de pays ».

(2) Tout le monde connaît l'allongement relatif des **entrenœuds** des épis chez les **plantes cariées**.

mesurer l'intensité de cette variabilité, celui-ci utilise le rapport ci-dessus, dont il représente la valeur par V. Les bonnes années à froment, cette valeur est **grande**, même chez les formes les moins compactes, les mauvaises années, elle est plutôt petite. (Voir le tableau ci-dessous). L'allongement des entre-**nœuds** pendant les années favorables, et leur raccourcissement pendant les années défavorables, sont relativement plus grands à *la moitié inférieure du rachis*.

C'est principalement au cours du premier développement de la plante, lors de la poussée en tige, au moment où se forme le jeune épi, que la température de l'air et du sol, la plus ou moins grande quantité des précipitations **atmosphériques**, exercent leurs influences sur la longueur des entre-nœuds. Voici d'ailleurs quelques données de Christiansen à ce sujet :

ANNÉE	VALEUR DE V		
	Epis en massue	Epis à côtés parallèles	Epis lâches
1920	1.30	1.17	0.91
1921	1.68	1.54	1.05
1922	1.30	1.27	0.94
1923	1.13	1.05	0.87
1924	1.39	1.20	1.05
1925	1.46	1,30	0.97

Cette **modificabilité** est surtout forte dans les formes « en massue », à cause du grand raccourcissement des articles du rachis, à la partie supérieure de l'épi; elle est, au contraire, faible chez les épis **4** petite densité. Au cours des années à conditions climatiques quelque peu extrêmes, V varie, cependant, dans le même sens, chez toutes les formes. Remarquons, par exemple, la forte augmentation de la valeur de V en 1921 (bonne année de froment) et sa décroissance en 1923 (année défavorable).

Il me semble qu'au point de vue de la compacité (et de la forme), l'on pourrait distinguer **quatre** types fondamentaux de *T. vulgare* :

Un premier type (fig. 1. a), réunissant les formes « locales », à **petite densité** (D ne dépassant guère 23), à épi long, **très effilé** au sommet, à épillets plus ou moins **opprimés** contre l'axe, ceux de la base étant très souvent **stériles** sur un longueur assez grande.

Un deuxième type (fig. 1, b et c), à épis dont la longueur se rapproche de celle du précédent, mais à extrémité **moins effilée et à épillets plus rapprochés** (D moyenne de 25) et, surtout, **plus larges**. Plusieurs formes **améliorées** par les de **Vilmorin** appartiennent à ce type : chez elles, les caractères ci-dessus indiqués sont souvent associés à d'autres détails morphologiques et physiologiques : arêtes courtes aux épillets supérieurs, revêtement cireux, bleuté, des tissus tégumentaires des feuilles et du chaume, brièveté de la tige,

précocité (Exemples : Hybrides Bordier et du Trésor (D. moy. 23), Bon Fermier, Hâtif inversable, des Alliés (D. moy. 25);

Un troisième type (fig. 1. d) comprenant des formes compactes, à D moyenne de 32, généralement tardives, à épis à section sensiblement carrée, à extrémité obtuse (Ex.: *Wilhelmina* ou Double Stand Up, Grenadier, Soleil, *Pansar*, Blanc inversable, etc.).

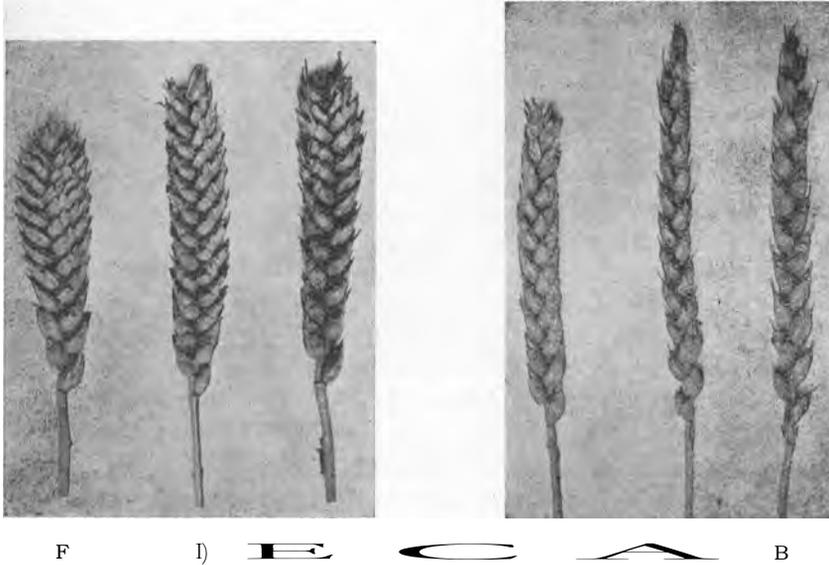


Fig. 1. — Divers types d'épis de froment : a. Type lâche, long, effilé, dit « local ». — b. Type un peu plus dense, plus large (*Var.* Bordier). — c. Type plus compact, plus court, à extrémité plus obtuse (*Var.* Bon Fermier). — d. Type compact, régulier, à section carrée, à sommet obtus. — e. Type *Squarehead* ou en massue, allongé. — f. *Squarehead* ou massue typique.

Enfin, un quatrième type comportant des formes à compacité très élevée, dépassant 35 et chez lesquelles, le long d'un rachis très court, à des paliers très rapprochés, s'insèrent un grand nombre d'épillet ; ce sont les formes que les systématiciens rangent actuellement parmi les *T. compactum* (« Hérisson » des Français; « Igel et *Binkelweizen* » des Allemands; « *Club-wheat* » des Anglais) et qui ne se distinguent d'ailleurs essentiellement des *vulgare* que par ce raccourcissement extrême de l'épi très compact.

Ce qui détermine davantage la *forme de l'épi*, plus que la compacité, c'est la répartition *régulière* ou *inéga*le de cette compacité le long du rachis. Chez la plupart des types silhouettés ci-dessus, la longueur des *entrenœuds* de l'axe de l'épi est régulière ou quasi régulière de la base au sommet. Je dis « presque » régulière; en effet, les *entrenœuds* de la partie supérieure de l'épi sont généralement un peu plus courts, même chez les formes qu'on peut encore appeler « régulières ». Mais, chez certains froments, la différence entre la *longueur* des *entrenœuds* apicaux et celle des *entrenœuds* de la base s'accuse d'une façon bien plus prononcée, donnant lieu à la formation des types dits

« *Squarehead* » ou « *en massue* » (1) (*T. vulgare capitatum*). — « *Kolben* ou *Dickkopfwaiszen* » des Allemands — (Fig. 1, e et f).

Ces formes en « massue » ont été étudiées surtout par BOSHNAKIAN (11-12). Le degré de l'état « *Squarehead* » ou de « *Squareheadedness* », se mesure par le rapport de la longueur moyenne des *entrenœuds* du tiers central du rachis à la longueur moyenne des *entrenœuds* du tiers terminal, ou, ce qui revient au même, par le quotient obtenu en divisant le nombre des *entrenœuds* du tiers terminal par celui des *entrenœuds* du tiers central (P. ex. 9.5 : 5.6 = 1.69).

BOSHNAKIAN admet que pour une forme typique « *Squarehead* » ou « massue », ce quotient doit être au moins égal à 1.33.

Divers aspects caractérisent ce type : 1°) Raccourcissement général des *entrenœuds* terminaux du rachis. — 2°) Forme renflée, en massue, au sommet. — 3°) Divergence et étalement des épillets supérieurs, à cause de leur base d'insertion très étroite ; vus de profil, ces épillets constituent, à gauche et à droite du rachis devenu visible, des ailes aplaties. — 4°) Torsion ou ondulation de la partie terminale du chaume.

Ce qui constitue donc essentiellement le type « en massue », c'est la répartition irrégulière de la longueur des *entrenœuds* le long du rachis d'un même épi ; on peut donc rencontrer ces formes « *capitata* » ou *Squarehead* chez chacun des quatre types ci-dessus définis, chaque fois que la compacité devient irrégulière.

Ce type *Squarehead* est certainement héréditaire et, comme tel, lié à la présence d'un ou de plusieurs facteurs génétiques ; l'influence du milieu peut cependant s'exercer et, cela, souvent dans une mesure très appréciable. Nous avons dit plus haut que même chez les formes à densité régulièrement répartie le long du rachis, on observe très souvent un léger raccourcissement des *entrenœuds* du tiers supérieur de l'épi. Ce raccourcissement peut s'accroître dans des cas de *surnutrition*, par apport d'éléments azotés surtout (bordures !) ou par éclaircissage prononcé de l'emblavure par un hiver rigoureux, provoquant simultanément un *tallement* élevé (fig. 2). Ces dernières modifications ne sont pas héréditaires : cultivées en années normales, ces variantes reviennent, pendant les générations ultérieures, au type régulier.

Faisons remarquer que ces formes « *Squarehead* » ou « *Massue* » n'ont rien de commun avec la variété *Squarehead* qui, d'après Percival, fut découverte vers 1868, au Yorkshire, dans un champ de froment Victoria. Introduite, vers 1875, au Danemark, elle se répandit, par l'Allemagne, dans toute l'Europe occidentale. Ce *Squarehead* en Epi carré, se range dans notre troisième type : son épi blanc, mutique, à section carrée, à densité régulière de 32 (longueur moyenne de l'épi, 8,5 cm.), possède un grain rouge. Plusieurs autres variétés en sont dérivées, auxquelles on a aussi donné le nom de *Squarehead* ; citons entre autres, les *Squarehead* de Beseler, de Criewen, de Strube, de Svalöf. Quelques-unes de ces formes dérivées de l'ancien

(1) VAVILOV fait des « *Squarehead* » asiatiques des produits de croisement entre *T. vulgare* et *T. com* quant aux formes européennes « en massue », il pense que *T. turgidum* a aussi une part dans leur origine.

Squarehead anglais se différencie nettement de la variété initiale, surtout au point de vue du type de l'épi, qui, chez certaines, est une vraie « massue », donc, un vrai « **Squarehead** », dans l'acception actuelle de ce mot.



D a b c

Fig. 2. — Modifications profondes provoquées dans le type des épis, chez une lignée pure de froment, par suite d'exagération du tallage : *a*. Type d'épi étroit, allongé, presque régulier. — *b*. Type plus large, à extrémité obtuse, un peu « en massue ». — *c*. Massue typique. — *d*. Massue très allongée (Remarquez la *torsion* de la partie inférieure du rachis).

KAJANUS (s) a étudié, chez les diverses espèces du froment cultivé, la façon dont se comportaient, dans les croisements, les deux facteurs de la densité d'un épi : la longueur des **entrenœuds** (Lo) et le nombre d'épillets (N).

1. *Vulgare X spelta* (Epeautre) : chez les individus « Epeautre », Lo fut plus grande et N plus petit que chez les *vulgare* correspondants. Les individus hybrides furent intermédiaires et montrèrent une tendance à se rapprocher des *Spelta* par leur Lo et des *vulgare* par le N.

2. *Compactum X spelta* : ce croisement produit des formes *compactum*, *spelta*, *vulgare* et *compacto-spelta*. Contrairement aux *spelta*, les *compactum* montrèrent une Lo plus petite que les *vulgare* et un N plus grand. Les *compacto-spelta* ressemblèrent, quant à Lo et N, aux *vulgare* correspondants, parce que l'influence du facteur *spelta* annihilait l'influence opposée des *compactum* et vice-versa.

3. *Vulgare X turgidum* (poulards) : cette hybridation donnera lieu à la formation de types *turgidum*, *durum*, *vulgare* et *speltoïdes*. Lo fut très petite chez quelques *turgidum* (= type « *contractum* ») et plutôt petite chez les autres *poulards*, ainsi que chez les *durum* ; elle fut plus grande chez les *vulgare* et encore plus grande chez les *speltoïdes*. Le comportement de N fut inverse de celui de Lo.

4. *Vulgare X dicoccum* (amidonnier) : produit des formes *vulgare* (parmi lesquelles des types très aplatis et denses = « *compressum* »), des *dicoccum* et des *spelta*. Lo est généralement petite chez les amidonniers (quelquefois plus grande chez les



« *subdicocum* »), plus grande chez les *spelta* et intermédiaire chez les *vulgare*. N. est plutôt grand chez les amidonniers, petit chez les *vulgare* et encore plus petit chez les formes **Epeautre**.

Quelle peut être l'influence du *type* de l'épi sur le *rendement* ?

S'il est vrai que le rendement **en grain** est toujours peu élevé chez certains types « locaux », de compacité **peu** élevée, vieilles races autochtones, bien adaptées à des conditions de milieu souvent défavorables, il en est de même, à l'autre extrémité de l'échelle des densités, des variétés à épillets très serrés, des « Hérissons » méditerranéens, où la présence d'un grand nombre d'étages d'épillets le long d'un rachis très court amène une réduction très sensible de la grosseur et du poids des graines.

C'est chez les sortes à *densité moyenne* qu'on trouve les races à rendements élevés, en donnant cependant à cette densité des limites assez étendues. Si, parmi les sortes à compacité *régulière*, on compare celles qui ont une densité assez élevée (Wilhelmine, etc.) à celles qui ont des épis à paliers d'insertion des épillets assez distancés (Hybride du Trésor, etc.), on pourra observer que les premières accusent, généralement, un plus grand nombre de graines par épi, mais qu'en revanche les secondes, dont les graines sont plus grosses et plus pesantes, donnent au triage un déchet beaucoup moins élevé en petit grain. Généralement, ce n'est donc pas ici le rendement qui est en discussion; mais ce sont les caractères dits « biologiques » (résistance à l'hiver, à la sécheresse, à l'échaudage, aux rouilles, à la carie, à la verse, précocité) qui doivent diriger le choix de telle ou telle de ces variétés, de préférence à une autre et cela d'après les caractéristiques locales de sol et de climat.

Quant aux formes à répartition *irrégulière* de la densité le long de l'axe de l'épi, il fut un temps où, en Allemagne surtout, on en préconisait beaucoup la culture; depuis quelques années, on est revenu de cet engouement pour les formes « *en massue* ». En effet, l'exagération, chez celles-ci, d'une part de l'écartement des épillets à la partie inférieure et, d'autre part, de leur rapprochement au sommet de l'épi amène respectivement, à la base, une trop grande diminution du nombre de graines par unité de longueur d'axe, insuffisamment compensée par l'accroissement en grosseur et en poids, et, au sommet, une diminution considérable du poids des graines sans compensation suffisante du nombre. A cause de cette grande irrégularité, les formes en massue très prononcée sont, *généralement*, à écarter de la culture. Certaines cependant, comme l'Hybride précoce de **Rimpau**, à cause surtout de qualités physiologiques importantes, la précocité et la résistance au froid, en l'occurrence, ont trouvé, avec raison, une grande aire de dispersion.

Comportement génétique du caractère « Compacité de l'épi ». — Cet important caractère extérieur de l'épi de froment attira déjà l'attention des premiers génétistes, de ceux qui, après la redécouverte des lois de Mendel, s'efforcèrent d'étendre celles-ci à nos plantes économiques. C'est ainsi que **BIFFEN** (95), en 1905, et surtout **NILSSON-EHLE** (7-9) (1908-1911) étudièrent

ce caractère au point de vue de son comportement héréditaire; il faut ajouter à ces noms ceux de STRAMPELLI (10'), le créateur de la Station italienne de Rieti, et de VON RUMKER (10"), un des pionniers de l'amélioration des plantes en Allemagne. Ayant croisé un froment très dense (*T. compactum*) avec une variété lâche, à épi long, STRAMPELLI trouva, à la F1, une dominance plus ou moins complète du caractère « *compactum* » et, à la F2, une disjonction monohybride typique, de 1 *compactum* : 2 plus ou moins intermédiaires : 1 long. V. RUMKER fit la même constatation après un croisement entre un « *compactum* » et une forme *Squarehead* (1).

NILSSON-EHLE, lui aussi, enregistra la dominance, complète ou presque complète, de la compacité dans les croisements où intervenait *T. compactum*. Il admit l'existence d'un facteur C, facteur de raccourcissement des entrenœuds, (caractère « *compactum* ») et d'un ou plusieurs facteurs d'allongement de ces entrenœuds (L, L1, L2....), le facteur C dominant le facteur L.

Un croisement CL (*compactum*) X cl (*Squarehead*) (1) donnera donc, à la F2, la disjonction 9 CL : 3 Cl : 3' cL : 1 cl, soit 12 *compactum* : 3 froments de pays : 1 *Squarehead* (2).

Le fait que le facteur C peut être accompagné ou non par le facteur L, entraîne la possibilité de l'existence de deux catégories de formes « *compactum* » : CL1L2 — C11l2, qui, extérieurement semblables, se manifesteront dès qu'elles entreront dans des combinaisons hybrides, soit avec des froments de pays, soit avec des *Squarehead* :

CL1L2 (*compactum*) X cL1L2 (froment de pays) = (F2) 3 comp. : 1 fr. de pays.

C11l2 (*compactum*) X cL1L2 (froment de pays) = (F2) 12 comp. : 3 fr. de pays : 1 *Squarehead*.

CL1L2 (*compactum*) X c11l2 (*Squarehead*) = (F2) 12 comp. : 3 fr. de pays : 1 *Squarehead*.

C11l2 (*compactum*) X c11l2 (*Squarehead*) = (F2) 3 comp. : 1 *Squarehead*.

Signalons ici que le croisement entre deux lignées, toutes deux à épis longs, peu compacts, mais de constitution génétique différente, peut donner lieu à la formation de lignées nouvelles à épis du type *Squarehead*, plutôt compacts :

L112 X 11L2 = (F2)	9 L1L2 (épis plus longs que ceux des géniteurs).
épis longs épis longs	3 L112 (épis de même longueur que ceux du premier géniteur).
	3 11L2 (épis de même longueur que ceux du deuxième géniteur).
	1 1112 (épis denses, courts).

(1) Le mot « *Squarehead* » semble être pris ici plutôt dans l'ancienne acception du terme : épi assez dense, de compacité régulière sur toute la longueur de l'axe et non pas comme une forme « massue », de compacité plus grande au tiers supérieur du rachis.

(2) Voir les diverses formules des disjonctions mono-et polyhybrides dans le Tome 1, pp. 112-129.

En un mot, c'est sur les résultats de ses premiers essais portant, entre autres, sur le comportement héréditaire du caractère « Longueur de l'*entre-nœud* », que NILSSON-EHLE a basé sa théorie *plurifactorielle*, source des disjonctions *transgressives* (1),

Plus récemment, BOSHNAKIAN (II-12) a soumis à une étude approfondie le comportement héréditaire du caractère « *Squarehead* » ou « *épi en massue* ». Cet état de « massue » caractérise souvent la première génération hybride d'un croisement entre les deux géniteurs « *non-squarehead* » et, dans ce cas, si la deuxième génération (F2) se rapproche plutôt du type moyen des géniteurs, à la F3 apparaissent des formes compactes au sommet et des formes à *entrenœuds* raccourcis à la base. BOSHNAKIAN a observé que les « *Epeautres* », contrairement aux « *Speltoïdes* » (Voir plus loin), ne produisent jamais des épis du type « massue », mais qu'en revanche certains croisements « *vulgare X spelta* » donnent, à la F2, beaucoup de ces formes spéciales, alors que d'autres de ces mêmes croisements n'en donnent aucune.

Ajoutons que de multiples influences de milieu — nous l'avons vu déjà — peuvent compliquer singulièrement la formule des disjonctions dans lesquelles interviennent des formes dites « en massue ».

En ce qui concerne l'hérédité du caractère « compacité », qui a été étudiée aussi par BOSHNAKIAN, celui-ci a observé, à la F1, la dominance de ce caractère lors de croisements dans lesquels intervenait un *T. compactum* ; quant aux F2, il a noté la présence de plusieurs formules de disjonction :

a) 12 : 4 (*Facteurs modificateurs*) (2) :

Ex. : CCdd X ccDD → 12 (CD + Cd) + 4 (cD + cd).

Compactum vulgare dense comp. de diverses densités vulg. diverses densités

b) 15 : 1 (*Facteurs additionnels*) (3) :

Ex. : C1C1c2c2 X c1c1C2C2 → 15 (C1C2 + C1c2 + c1C2) + 1 c1c2

2 comp. de densité x comp. de densités diverses vulg. peu dense

c) 13 : 3 (*Facteur d'inhibition*) (4) :

Ex. CCII X ccii → 13 (CI + cI + ci) + 3 Ci

Epis lâches Epis lâches Epis lâches Epis
à cause de à cause de « compactum

ARCISZEWSKI (10⁵) admet un facteur M dont la présence provoque l'apparition du caractère « *Squarehead-massue* », par raccourcissement des *entrenœuds* supérieurs de l'épi; combiné avec les divers facteurs d'allongement, L, il régit la formation de toute une série d'épis lâches plus ou moins « massues ».

Retenons de tout ceci que la compacité ou la grande densité se montre

(1) Voir Tome I du présent ouvrage, pp. 127-129.

(2) Voir Tome I, p. 122.

(3) Idem, p. 126.

(4) Idem, p. 123.

comme un caractère dominant, dans tous les croisements où intervient *T. compactum*. Il n'en est plus de même quand un des géniteurs est un *vulgaire* dense, *Squarehead*, ou tout autre forme, l'autre géniteur étant un *vulgaire* lâche, à petite compacité; *dans ce cas, qui est quasi la règle, c'est, au contraire, la petite compacité qui est dominante à la F1.*

3. LE TALLEMENT.

Le **tallement** est-il un caractère héréditaire ou est-il surtout sous la **dépendance** de facteurs locaux (richesse du sol, grosseur de la graine, époque, distance et profondeur du semis, allure climatérique,...)? Existe-t-il des variétés qui, toutes conditions égales, tallent davantage que d'autres ? La réponse à cette dernière question doit être affirmative : il existe certainement des variétés à tallage élevé, comme il y en a qui tallent peu. Cependant, les influences locales sont ici tellement puissantes, qu'elles diminuent considérablement l'importance qu'il conviendrait d'attacher à cette directive, dans l'amélioration du froment. Concluons-en néanmoins qu'on ne peut dénier toute valeur à un caractère qui, dans certaines limites, est certainement un caractère **variétal**.

Quoiqu'il en soit, s'il est vrai qu'on doive écarter les lignées à **tallement** absolument insuffisant, il n'en est pas moins vrai qu'il ne faille pas tendre à obtenir des sortes à **tallement exagéré**, donc à *poids élevé de graines par plante* (Ex. : plusieurs sortes locales) ; le but du sélectionneur doit être l'obtention de chaumes puissants, résistants, à *poids élevé de graines par épi*. (Ex. : la plupart des variétés sélectionnées). L'exagération du nombre de talles (nombre d'épis par plante), provoque la formation de repousses qui testent vertes ou qui auront des épis mal formés, ne mûrissant pas, d'où irrégularité dans le développement, dans la maturité et dans l'aspect des graines. C'est l'idée de RAUM et de **LANGÉ** : un **tallement** pas trop élevé des céréales est, généralement, désirable ; c'était déjà l'idée de **SCHRIBAUX** (1900) : les sortes les plus fertiles sont celles qui tallent le moins. Il est vrai que la sélection et certaines conditions naturelles ont créé des exceptions.

RAUM (19) s'est demandé à partir de quelle densité de semis, on peut parler d'une participation du tallage au rendement ? De divers essais, il conclut qu'à des distances de semis de 20 cm., entre les lignes, et de 1, 2, 3 cm. entre les plantes, dans la ligne, — cette dernière distance correspondant à un semis de 112.5 kg. à l'Ha., pour un poids de 1000 graines de 45 g. — les divers degrés de **tallement** n'influent pas encore le rendement et que ce n'est qu'à partir d'une distance de 20 cm. X 4 cm. que le tallage commence à manifester ses effets : en semis clair, des variétés à poids de graines par épi plutôt peu élevé peuvent, néanmoins, dans ces conditions, venir en tête du classement d'après le rendement, du moment qu'elles possèdent une faculté de tallage élevée.

RATHLEF (17), en Saxe, a conclu de divers essais que la meilleure utilisation de l'unité de surface du sol s'obtient quand la densité de l'emblavure est sursaturée, c'est-à-dire quand un semis très dense, allant de pair avec une

alimentation riche, amène une très forte diminution du tallage, au point que la majorité des plantes ne forment qu'une seule tige. Mais une telle densité d'emblavure semble incompatible, dans nos régions de l'Europe occidentale fortes précipitations, avec la résistance à la verse.

Ce qui, au point de vue des observations comparatives entre diverses lignées, est peut-être plus important que le degré de **tallement** est *l'aspect de la plantule* pendant la période de tallage. L'on distingue aisément deux types extrêmes de jeunes plantes, avant la poussée en tiges : le type *érigé* et le type *aplati contre terre*, ainsi qu'un type intermédiaire. Il existe, comme on le sait, une corrélation étroite entre la résistance à l'hiver et le deuxième type ci-dessus : chez les variétés rustiques, la jeune plante talle beaucoup et ses feuilles, le plus souvent étroites, sont aplaties contre le sol, en une espèce de rosette ; cet aspect si caractéristique est très bien connu de ceux qui s'occupent de sélection.

Ajoutons que **GOVOROV** (35) a constaté, chez des plantules de froment exposées, lors du premier stade de leur développement, à du froid artificiel, une situation profonde du noeud de tallage.

4) LA RÉSISTANCE A L'HIVER.

Pour toutes les régions des pays plus ou moins septentrionaux, y compris toute la Belgique et le Nord de la France, ainsi que pour les régions montagneuses de certains pays tempérés, la résistance au froid est certainement la directive la plus importante. Nous venons d'en avoir la preuve très concluante durant l'hiver dernier (1928-1929), où, dans plusieurs pays, des gelées très fortes, avoisinant — **20°**, ont fait sentir leurs effets désastreux sur des plantules non protégées par de la neige, causant ainsi à l'Agriculture des dommages énormes.

Pour le sélectionneur, le créateur de formes nouvelles par croisement, de tels hivers rigoureux sont les bienvenus ; ils se chargent, en effet, de **l'élimination** naturelle de toutes les lignées dont la résistance au froid laisse à désirer, amenant ainsi aussi une simplification spontanée des F2 en disjonction et cela, sans qu'on doive recourir à la technique compliquée des essais en **laboratoire**, avec production de froid artificiel.

Le *degré de résistance au froid* est un caractère nettement **variétal**, héréditaire, quel que soit le mécanisme qui entre en fonction : résistance des tissus à l'action directe de la gelée, résistance à l'action néfaste des dégels successifs, résistance des plantules au déchaussement, à l'arrachage, à la dessiccation.

Les grandes différences **variétales** qui peuvent exister au point de vue de la résistance aux gelées, sont très bien illustrées par les faits observés à **Svalôf**, l'occasion de l'hiver très rigoureux de 1921-22 :

	Degré de résistance au froid. (1)
Lignée 0990 <i>b</i> (Soleil II X Pansar)	9.0
Lignée 0984 <i>b</i> (Soleil II X Pansar)	8.3
Sorte de pays, duveteux	8.3
Soleil II	8.0
Lignée 0860 <i>d</i> (de Fylgia)	7.8
Lignée 0987 <i>b2</i> (Soleil II X Pansar)	7.3
Lignée 0982 <i>a</i> (Soleil II X Pansar)	7.0
Standard	6.8
Lignée 0987 <i>b1</i> (Soleil II X Pansar)	6.5
Chevalier	6.3
Pansar II	5.9
Pansar III	5.8
Lignée 0985 <i>b2</i> (Soleil II X Pansar)	5.8
Lignée 0986 <i>b</i> (Soleil II X Pansar)	5.3
Extra-Squarehead	5.0
Lignée 01032 (Soleil II X Wilhelmine)	4.8
Petit froment	3.8
Wilhelmine	2.5

L'étude des facteurs physiologiques qui influent sur la résistance au froid a été poussée très loin, ces dernières années, par divers expérimentateurs, surtout par **AKERMAN** (24-30), à **Svalöf** (Suède), ainsi que dans les stations de recherches américaines, surtout à celle de Saint-Paul (Minnesota) (**HAVES** et **AAMODT** (36), **MARTIN** (40) et canadiennes (**NEWTON** (42-46) à l'Université d'Alberta, Canada).

Quelles sont les causes de la destruction, par l'hiver, des variétés et lignées de froment susceptibles au froid ?

1. La majorité des observateurs, **AKERMAN** en tête, est d'avis que la *gelée* (— 10 à — 25° C), en provoquant dans les tissus la formation d'une trop grande quantité de glace, peut être dangereuse *per se*. Son action nuisible provient surtout du fait qu'elle produit dans les tissus vivants des modifications tellement profondes que, lors du dégel, les cellules sont incapables de reprendre leurs fonctions vitales et meurent. On ne s'aperçoit guère du dommage aussi longtemps que les petits glaçons sont présents dans les tissus ; mais, aussitôt le dégel arrivé, les parties endommagées montrent une couleur vert foncé, puis deviennent plus ou moins transparents.

La destruction des tissus et des plantules, dans une même lignée, se montre progressive : elle dépend non pas seulement du minimum atteint, mais aussi **de** la durée de la période de gelée.

(1) 10 = Résistance absolue; 1 = Toutes les plantes ont été tuées.

ROEMER (10^b) (1) signale cependant qu'une diminution *brusque* de la température peut tuer un nombre plus considérable de plantes, même par un froid non excessif, qu'une gelée à allure lentement ascendante.

2. *Les alternances de gelée et de dégel* activent et achèvent la destruction des jeunes plantes.

3. *La présence de neige*, en régularisant la température, contribue à diminuer les dommages causés par les gelées, même très fortes. Après l'hiver si rigoureux de 1928-1929, les récoltes ont été sérieusement déficitaires **dans** la Hesbaye belge, où le sol nu fut exposé, pendant près d'un mois et demi, à des froids avoisinant — 20° C., alors que, grâce à un épais tapis de neige, les **rendements** furent quasi normaux dans le pays de Tournai et dans le département français avoisinant.

3. *La dessiccation des plantules*. — Même à des températures en-dessous du point de congélation, les feuilles transpirent, perdent de l'eau, surtout par temps de grand vent ; dès lors, les racines, étant incapables de pomper de l'eau dans le sol gelé, les plantules se flétrissent.

D'après une communication verbale de M. HITTIER, le distingué Secrétaire Général de l'Académie d'Agriculture de France, on aurait observé dans ce pays, pendant l'hiver 1928-1929, une réduction anormale du système racinaire, chez les blés, fait qui aurait hâté encore la destruction de certaines variétés.

4. *Le déchaussement*. — Au printemps, quand les jours ensoleillés succèdent à des nuits froides, des plantules, à la suite de changements de volume, peuvent être soulevées hors de terre, soulèvement qui peut entraîner la rupture des racines.

5. *La présence d'eau stagnante ou de glace*.

6. *Une énergie germinative défectueuse*, amenant la formation de plantules souffreteuses, une *période défavorable de semis*, tantôt hâtive, tantôt tardive, diverses autres circonstances encore, peuvent activer la destruction partielle ou totale des jeunes plantes.

De longues observations faites à Svalôf par NILSSON-EHLE (47) et par AKERMAN, il résulterait que, à l'encontre des idées généralement admises, de toutes ces causes, c'est la première surtout, c'est-à-dire l'influence directe du froid ou mieux, les changements profonds provoqués par le froid à l'intérieur des cellules qui serait prépondérante lors de la destruction des sortes sensibles au froid. Ils ont observé que cette destruction, totale ou partielle, suivait toujours des températures très basses (— 10° à — 20° C), succédant brusquement à un temps assez doux, sans être précédé de chutes de neige. Ils admettent cependant la possibilité de l'influence, tout à fait *secondaire*, des autres causes et confirment, à ce propos, l'observation de HITTIER en attribuant, dans ces circonstances, ces différences de résistance des lignées au froid à des développements inégaux des systèmes racinaires.

Tout en adhérant absolument aux idées d'AKERMAN, qu'il me soit permis

(1) Directeur de la Station d'Amélioration des Plantes de Halle-sur-Saale (Allemagne).

de citer un fait personnel montrant l'importance capitale que, dans certaines circonstances, peuvent acquérir ces causes dites « secondaires » : en l'automne de l'année 1925, j'avais introduit dans la série des élites de notre Jardin d'Amélioration, à Gembloux, de nombreuses lignées américaines réputées aux États-Unis pour leur très grande résistance aux froids très rigoureux de là-bas ; or, pas une seule de ces lignées sélectionnées n'a résisté, en Belgique, à l'hiver de 1925-26, relativement doux, mais très humide. Ici, ce furent la présence d'une trop grande quantité d'humidité dans le sol, le déchaussement et peut-être aussi l'asphyxie des racines, qui durent être considérés comme responsables de ces éliminations *totales*. Rappelons que le climat continental des régions du blé aux États-Unis y amène, normalement, des hivers très rudes, mais secs.

D'autre part, AKERMAN fait observer, avec raison, que dans le cas d'hivers plutôt secs, il n'est pas étonnant que des plantules affaiblies ou blessées par des attaques directes du froid, pendant un hiver sans neige, subissent plus fortement que d'autres, au printemps, des dommages par dessiccation.

* *

Afin de pouvoir déterminer la résistance au froid des nombreuses lignées en observation comparative dans un jardin d'amélioration, il faut — dans

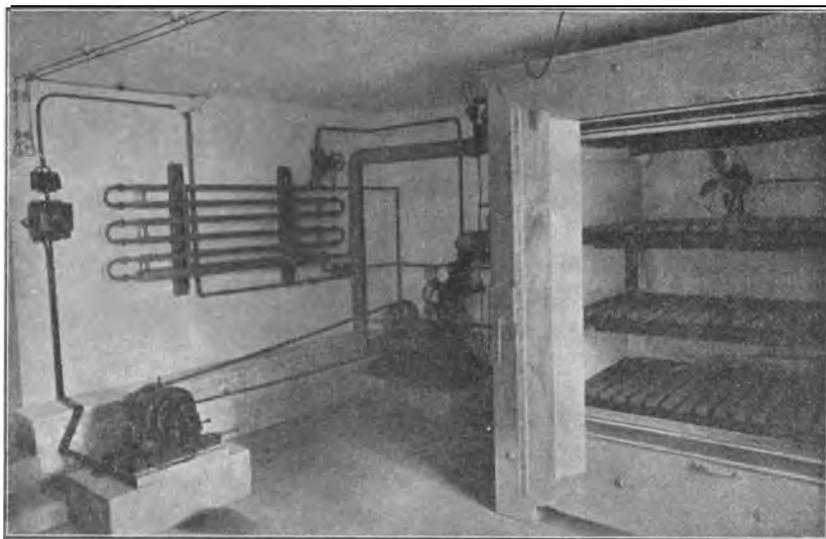


Fig. 3. — Installations (1) pour la production artificielle de basses températures, à Svalöf (Suède). — (Photographie communiquée par M. le Professeur A. AKERMAN).

(1) Cette installation a été construite en 1923. Le froid est produit par la méthode ordinaire de l'évaporation de l'ammoniaque (à gauche et au milieu de la figure) ; à droite, on voit la « chambre à froid », à double paroi, à trois compartiments et munie d'un ventilateur pour régularisation de la température. Divers thermomètres doivent compléter l'installation.

certaines régions à climat maritime — attendre, à de longs intervalles souvent, l'hiver propice, rigoureux, sans neige. Aussi s'est-on demandé si on ne pourrait utiliser, dans ce but, des *essais de laboratoire*. Des recherches préliminaires, exécutées, entre autres, en Suède, par AKERMAN (1919-1922), lui montrèrent qu'il y avait suffisamment de parallélisme entre les résultats obtenus en exposant les lignées à l'action du froid artificiel et ceux obtenus en plein champ. Aussi a-t-on construit, ces dernières années, à divers centres de recherches (Svalôf — Fig. 3 —, certaines stations des Etats-Unis, Versailles, etc.), des *chambres à froid*, dans lesquelles des machines à glace produisent des températures de plus en plus basses (0°C à -20°C), qu'on peut maintenir constantes ou faire alterner, à volonté, avec des températures plus élevées.

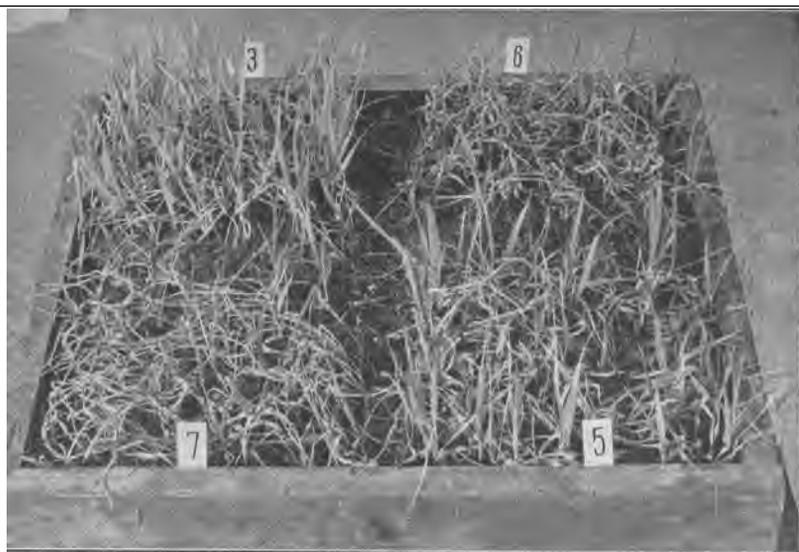


Fig. 4. — Résistances diverses au froid de quatre lignées de Froment, lors d'un essai de laboratoire à Svalôf (Suède). — (Photographie communiquée par M. le Professeur A. AKERMAN).

Le matériel en observation est constitué, le plus souvent, pour chaque lignée ou variété, de 50 à 100 plantes provenant de graines semées en caisses ou déterrées dans les parcelles des essais comparatifs et plantées en pots.

Les plantules simplement lavées, sont placées dans la chambre sur du buvard mouillé. Suivant la technique des essais comparatifs exposée au Tome I de cet ouvrage (p. 166), chaque variété ou lignée est répétée de *deux à cinq* fois et répartie en des endroits différents de la chambre.

La *fig. 4* montre, d'une manière frappante, la diversité de l'influence d'un froid de -12°C sur 4 variétés, semées dans une même caisse et exposées cette température lors d'un essai effectué au printemps de 1925 : comme dans les diverses séries comparatives en plein champ, l'ancien froment *Thule*, résistant au froid, a été dépassé largement, à ce point de vue, par

un froment « *de pays* » et par la nouvelle lignée 0841b (« *Svea II* ») issue d'un croisement Thule II X Froment velouté.

Les essais exécutés à **Svalöf**, dans la « chambre à froid », pendant cinq hivers, ont montré la concordance quasi *absolue* entre les résultats de ces essais de laboratoire et ceux obtenus en plein champ, au moins en ce qui concerne la *résistance directe au froid*, facteur qui est certainement et de loin prépondérant. Cette méthode rendra donc de grands services dans tous les pays où cette résistance joue un rôle important ; son application sera surtout **très** précieuse quand il s'agira de déterminer rapidement la résistance aux gelées dans du matériel provenant d'hybridations.

Le tableau ci-dessous montre clairement la concordance observée, à **Svalöf**, entre les recherches au laboratoire et les essais en plein champ :

Variété ou lignée	Groupes d'après les essais en plein champ (1)	Degré de résistance au laboratoire (2)
Froment duveteux de Suède	I	10
0842 (Thule II X duveteux)	II	10
Thule	IV	8
0984 (Soleil II X Pansar)	IV	8
0990 (Soleil II X Pansar)	IV	8
Soleil II	IV	9
Standard	IV	7
0860 d (de Fylgia)	IV	8
Birgitta	V	6
Couronne	V	5
Pansar II	V	5
Extra-Squarehead II	VI	4-3
Petit froment	VII	3-2
Froment de printemps « Perle »	IX	2
Froment de printemps de Halland	X	1-2

Quels sont les facteurs internes auxquels il faut attribuer cette résistance variétale au froid ?

1) Il est généralement admis, à ce jour, qu'il existe une corrélation étroite, positive entre la résistance au froid et la *teneur du suc cellulaire en sucre* (3).

Quant au rôle que joue le sucre dans cette défense de l'organisme contre le froid, l'avis d'AKERMAN et de CHANDLER (32) est qu'il retarde la formation de glaçons dans les tissus; il se pourrait, cependant, que ce rôle soit plus

(1) I = résistance complète ; X = Destruction entière.

(2) Essai du 26 janvier, à — 14°5 C; 10 = résistance absolue — 1 = destruction totale de toutes les plantules,

(3) Un fait curieux avait, depuis longtemps, frappé certains observateurs, à **Svalöf**, entre autres ; c'est que les rongeurs (lapins) s'attaquent de préférence aux lignées de graminées les plus résistantes à l'hiver, parce que plus sucrées.

complexe. C'est ainsi que NEWTON pense que le sucre empêche les protéines de se précipiter sous l'action de la gelée.

Le tableau suivant, extrait de l'important travail d'AKERMAN-LINDBERG (30), qui en contient plusieurs autres, tout aussi frappants, est une preuve manifeste de cette corrélation.

Variété	Groupes de résistance au froid.	Teneur relative (r) en sucre (100 = '9°5)
Froment velouté	I	100
Svea II	II	87
Thule II	IV	67
Standard	IV	66
Soleil II	IV	65
Pansar II	V	4 ⁸
Extra Squarehead II	VI	4
Smaa (« Petit » froment)	VII	4 ^r
Wilhelmine	VIII	39
Froment de printemps « Perle »	IX	29
Froment de printemps de Halland	X	22

Cette détermination des teneurs en sucre facilite aussi la comparaison des diverses lignées issues d'un croisement :

Lignées		1922-23-24 Degré moyen de résistance au froid (déterminations de laboratoire)	Teneur relative en sucre
Soleil II		7.2	100
Pansar II		5.4	80
Soleil II X Pansar II	0990 b	8.0	105
	0984 b	7.5	9 ⁸
	0987 b	6.3	95
	0986 b	5.3	87
Extra-Squarehead II		1922-23 4.3	100
Petit froment		3.3	93
Extra-Squarehead II Birgitta		6.1	109
X Petit froment 0860 d		7.5	123

2) On a constaté aussi une *corrélation directe entre le degré de résistance au froid et la « force de succion » des cellules.*

(1) Pour la *technique* assez compliquée de cette détermination des teneurs en sucre dans les feuilles des céréales, consulter l'important travail (en allemand) de HEINISCH (37), qui vient de paraître.

AKERMAN emploie la technique suivante : Des coupes minces de la partie inférieure des feuilles sont plongées, pendant une demi-heure, dans 10 cm³ de solutions **plasmolysantes** de saccharose de diverses concentrations. Le degré de plasmolyse est observé au microscope. (Voir tableau ci-dessous).

Variété	Groupe de résistance (I à Io)	Degré de plasmolyse (I-5) (dose saccharose 0.75 Mol.)
Froment duveteux	I	
Soleil II	IV	2
Froment de mars de Halland	X	4

NEWTON (44-4⁶) est d'avis que ce n'est pas la pression osmotique mais le « Pouvoir de turgescence » (*« Imbibition pressure »*) des feuilles fraîches au moment de la gelée, qui est opérante. Celui-ci se mesure par le volume de suc exprimé des feuilles, sous des pressions données. C'est ainsi que MARTIN, contrôlant les idées de Newton, ayant soumis, le 16 octobre, à une pression de 350 kg. par cm², les feuilles fraîches de deux variétés américaines de froment d'hiver, l'une très résistante au froid, l'autre moyennement résistante, et d'une variété de printemps, a obtenu les volumes suivants de suc exprimé :

Minhardi (très résistant) : 43 cm³ par 100 gr.

Kanred (de résistance moyenne) : 62 cm³ par 100 gr.

Marquis (très susceptible) : 73 cm³ par 100 gr.

3) MARTIN J.-H. (40), a mis sur pied, à la Station de Recherches de l'Institut agronomique de Saint-Paul (Minnesota), tout un ensemble de recherches concernant les phénomènes internes, qui, chez les céréales, entre autres, semblent en corrélation plus ou moins réelle avec leur résistance au froid : *teneur des tissus en eau, ,taux faible de la concentration osmotique du suc cellulaire, taux faible de la respiration aux basses températures*. Il enregistre une certaine relation, souvent même très prononcée, entre ces phénomènes et la résistance des variétés au froid : il est d'avis cependant qu'aucune de ces relations n'est générale, ni stable. Il pense, comme **AKERMAN**, que la meilleure technique à suivre est encore d'exposer les plantules à des températures contrôlées, soit en plein champ, soit surtout au laboratoire dans des « chambres à froid » et de juger les résultats.

4) *La résistance au froid et les caractères morphologiques*. — Toute une série de caractères morphologiques ont été considérés comme liés, d'une façon plus ou moins forte, avec le caractère « résistance au froid »; citons : *la coloration des pousses (présence d'anthocyanine), l'étalement contre terre des feuilles et des bases des tiges, lors du tallage, le haut degré de celui-ci, la réduction de la surface foliaire, la petitesse des stomates, le peu de compacité de l'épi, la présence de duvet et de barbes*.

Comme le dit très bien **GOVOROV** (35), s'il est vrai que très souvent cette

corrélation existe, il n'en est pas moins vrai qu'elle est loin d'être générale; c'est ainsi que nous connaissons des variétés à épi compact, lisse, mutique, à tallage normal (*Champion, Hybride précoce de Rimpau*), qui ont très bien résisté au très rude hiver 1928-29 et des froments et des avoines de printemps, sans aucune résistance à l'hiver, qui ont montré un tallement « étalé » très prononcés.

GOVOROV signale, d'autre part, une certaine relation entre la résistance au froid et le fait que le nœud de tallage est situé plus profondément chez des plantules qui, pendant leur germination, ont été exposées à des basses températures.

ROEMER (10²), dans un travail très intéressant paru tout récemment dans les « Communications de la Société allemande d'Agriculture (1) » soumet à discussion les divers procédés de détermination de la résistance au froid; il estime insuffisamment pratiques, les chambres frigorifiques (qui coûtent très cher), la plasmolyse et la détermination microchimique du sucre. Il n'a pas réussi, par la méthode d'Akerman, à déterminer les petites différences de résistance au froid dans un lot nombreux de lignées.

Parmi les diverses méthodes qui opèrent sur une certaine quantité du jus exprimé des feuilles des plantes en observation (2), Roemer note les suivantes :

1) Détermination de la matière sèche dissoute dans le jus; dans le cas où l'analyse porte sur des F2 ou des F3, il faut recourir à de multiples microessais, qui rendent la méthode difficile dans la pratique; 2) Détermination du point de congélation, par la méthode BECKMANN (Roemer signale que les écarts du point de congélation entre des lignées très différentes au point de vue de leur résistance au froid, sont trop petits); 3) Détermination du degré de viscosité du jus au moyen du viscosimètre d'OSTWALD, méthode rapide, facile, exacte, mais qui exige un jus d'une clarté absolue, ne renfermant pas la moindre particule solide; 4) Examen du jus au réfractomètre (Méthode de Halle, essayée par ROEMER, RUDORF et LUEG (48'), méthode que Roemer estime être la plus simple, la plus rapide, la moins coûteuse, tout en étant très exacte.

Technique de l'amélioration au point de vue spécial de la résistance au froid.

— En vue de créer des lignées adaptées aux climats rudes, parmi lesquels je citerai pour la Belgique, les hauts plateaux du Condroz et des Ardennes, la sélection généalogique et l'amélioration par hybridation auront tout spécialement recours à ces vieilles « races de pays », populations acclimatées, si précieuses par leur rusticité, soit pour y isoler des lignées plus productives, soit pour les utiliser en vue de croisements avec des sortes à rendement supérieur, judicieusement choisies.

Parmi les géniteurs étrangers qui pourraient infuser le caractère « résistance

(1) *Mitteilungen der D. L. G.*, 1929.

(2) Deux à trois feuilles de 100 plantes par lignée sont soumises à une pression de 70-80 atmosphères, à une température relativement basse; si possible, on prélève deux échantillons par lignées, sur chacun desquels on effectue deux ou trois déterminations.

au froid », citons : la Souche 22 de la Station de *Colmar* (Blé de *Rouffach*, blé d'*Altkirch*), les blés *suisses* de M. Martinet (Mont Calme **XX**, *Bretonnières*, etc.), certaines variétés *américaines* (*Minhardi*, *Minturki*, tous deux de la Station de Saint-Paul du Minnesota, issus d'un croisement Odessa-Turkey) et *scandinaves* (Chevalier, *Svea II*, *Thule II*).

Il est de toute évidence que les essais comparatifs devront se faire dans la région même où les lignées seront cultivées et cela pendant plusieurs années, afin d'étudier la façon dont elles se comporteront aussi bien lors des hivers très rigoureux que lors des mauvaises saisons normales.

Les meilleures méthodes de travail, à partir de la F₂, sont l'emploi de la *méthode Crépin* (Voir Tome I, p. 151) et celle de la *multiplication massale*, pendant six à sept années, de la population formée par cette deuxième génération hybride (Tome I, pp. 151-152); au cours de cette multiplication, l'élimination spontanée des hétérozygotes et celle des lignées trop susceptibles au froid amèneront finalement la constitution d'une petite population de quelques lignées à peu près constantes, fixées et douées toutes d'un même degré élevé de rusticité. La purification peut, dès lors, être continuée par le choix d'un certain nombre de plantes-mères, points de départ de nouvelles sélections individuelles.

La Station où l'on s'occupera de ces essais, qu'elle soit indépendante ou qu'elle soit la succursale d'une Station centrale, devra être située dans la légion même d'utilisation.

Comportement génétique du caractère « Résistance ou susceptibilité au froid ».

La constitution factorielle de ce caractère est très complexe; et cette complexité même est d'un haut intérêt pour le sélectionneur, en ce sens qu'elle donne lieu, très souvent, à des disjonctions dites *transgressives* (Voir Tome I, p. 128), c'est-à-dire où apparaissent un petit nombre de lignées à degré de résistance dépassant celui du géniteur le plus rustique, le plus grand nombre des plantes de la F₂ étant, à ce point de vue, intermédiaires entre les deux géniteurs.

Nous en avons déjà vu un exemple typique dans un croisement effectué à *Svalöf*, par *NILSSON-EHLE* :

		Degré de résistance	
		Lignées	au froid
		0990 b	9.0
		0984 b	8.3
		09 ⁸⁷ b ₂	7.3
Soleil II X Pansar II → F ₂		0982 a	7.0
(Rés. = 8.0) Rés. = 5.9		0987 b	6.5
		0985 b ₂	5.8
		L 0986 b	5.3

(Voir également les tableaux montrant la concordance entre le degré de résistance au froid et la teneur en sucre).

HAYES et AAMODT (36), à la Station du Minnesota, obtinrent d'un croisement *Marquis* (froment de printemps, très susceptible au froid) X *Minturki* et *Minhardi* (deux variétés très résistantes au froid), une F1 dont toutes les plantes, issues de graines semées en automne, périrent, alors que l'hiver ne fut pas particulièrement rigoureux; la résistance au froid est donc un caractère nettement *récessif*. Les générations ultérieures (F2-3-4) montrèrent une disjonction *intermédiaire*, aucune des nouvelles lignées issues du croisement ne dépassant le géniteur résistant. C'est d'ailleurs un cas très normal quand on croise des parents très différents au point de vue du caractère physiologique envisagé (Voir Tome I, pp. 127-128).

4. FROMENTS D'HIVER, FROMENTS DE PRINTEMPS (1), FROMENTS DITS « ALTERNATIFS » (2).

Bien des conceptions peu claires ou même erronées règnent encore trop souvent au sujet de la signification exacte de ces divers termes. Définissons donc, avant tout, ce que l'on doit entendre par ces catégories de froment.

Un *froment d'hiver* est celui qui, semé au printemps, en plein champ, ne mûrit pas son grain, encore qu'il y a des degrés divers dans cette inaptitude; c'est ainsi que certains froments d'hiver, la période normale de la récolte venue, n'auront pas même dépassé le stade de rosette et n'auront poussé aucun chaume, d'autres montreront quelques tiges vertes, sans épis ou à épis encore verts.

Les *froments de printemps* se sèment normalement au printemps et mûrissent leur graine dans les limites ordinaires de la période de moisson. Ils sont très susceptibles vis-à-vis du froid.

On appelle *froments alternatifs* ceux qui peuvent être semés indifféremment en automne ou au printemps; ajoutons néanmoins que les variétés de cette catégorie se montrent moins résistantes vis-à-vis du froid que les froments d'hiver typiques.

Ces diverses tendances sont *héréditaires*; toutes les tentatives de transformation de *lignées pures* de froments d'hiver typiques en froments de printemps typiques par des artifices de culture ont échoué : on n'y réussit qu'en brisant, par des croisements appropriés, la constellation factorielle déterminant ces tendances.

Avant d'analyser les facteurs génétiques qui peuvent intervenir dans la fixation de ces types végétatifs, voyons quels sont les *facteurs physiologiques* qui peuvent faire sentir, ici, leur influence.

GASSNER avait pensé que le phénomène de la non-épiaison des formes typiques d'hiver semées au printemps, découlait d'une exigence spéciale de basses températures que possèdent ces froments : son avis était que leur épiaison peut être induite en soumettant leurs graines au moment de leur germination au printemps, à un froid artificiel.

(1) Ou froments de « mars ».

(2) Ou de « deux saisons » ou « non-saisonniers » (LEWICKI).

MURINOV n'admet pas cette influence généralement favorable du froid; d'après lui, semées tôt en serre, les céréales d'hiver parviennent facilement au stade d'épiaage.

MAXIMOV et **POJARKOVA** (71) ont voulu élucider ce problème. Leurs conclusions sont que, dans de bonnes conditions de milieu, par exemple lors d'un semis **printanier** précoce en serre, les froments d'hiver font normalement leur épiaison. Une basse température, avoisinant 0° C, n'est nullement *indispensable* au moment de la germination, mais elle *accélère* néanmoins l'apparition des épis : chez des froments d'hiver ayant germé au printemps, vers 2-5° C, les épis se sont montrés 2 à 5 semaines plus tôt que chez ces mêmes froments ayant germé à 15-20° C. En cas de semis très tardifs, alors que des plantes semées à température normale ne dépasseront pas le stade buissonnant, la basse température à laquelle on les sèmera, provoquera, au contraire, l'apparition quasi normale de leurs épis. Mais si les semis s'effectuent très tôt, en serre, vers décembre-janvier, la température, au moment du semis, n'a plus exercé d'influence sur la date d'épiaison.

Si c'est la date du semis qui est surtout importante au point de vue de l'épiaage et si la température n'intervient que peu dans ce phénomène, on en arrive, d'après **MAXIMOV**, à supposer qu'un facteur très important est *la durée de l'éclairage diurne*, celui-ci étant le plus long au moment de l'époque normale de l'épiaage.

D'autre part, les formes d'hiver ont une tendance *végétative* très développée, antagoniste à la tendance *reproductive*, qu'elle supprime aisément, alors que, chez les formes de printemps, c'est, dans une certaine mesure, le contraire qui est réalisé. Celles-ci forment leurs épis dans des conditions de milieu très variables, contrairement aux types d'hiver qui demandent une **combinaison** définie qui, normalement, se réalise à la fin du printemps et au début de l'été.

COOPER (62), à ce propos, observe avec raison que, dans le cas des semis printaniers de formes d'hiver, au moment où leur longue période végétative est terminée, la quantité de lumière diurne est devenue insuffisante pour provoquer la sortie des épis. Aussi, un éclairage artificiel complémentaire peut-il encore amener l'épiaison, quoique ses effets se font surtout sentir, en serre, pendant la période hivernale, à tel point que, aux Etats-Unis, on obtient couramment, pour les besoins de l'expérimentation, deux générations par an de froments de printemps, une génération hivernale en serre (avec éclairage complémentaire) et une génération normale en plein champ.

Distinction précoce entre les formes d'hiver et de printemps, et les formes alternatives. — Cette distinction, au moyen de caractères biologiques, a fait l'objet de multiples recherches : elle serait d'un haut intérêt à la fois pour le contrôle et pour l'amélioration, par hybridation principalement.

Déjà **KULESOV**, en 1923, et **MAXIMOV**, en 1925, avaient, chacun, établi une méthode de différenciation, le premier, d'après la pubescence de la première feuille de la jeune plantule de froment, le second, d'après la façon dont celui-ci se comportait sous un éclairage artificiel. **HAVAS GÉZA** (66), en 1926, avait

appliqué la méthode de Kulesov aux froments hongrois, où cette méthode rapide et sûre se vérifia entièrement ; d'après lui, les froments de printemps hongrois ont, tous, leur limbe et leur gaine densément couverts de poils courts, soyeux, alors que chez les froments d'hiver, ces mêmes organes sont entièrement glabres ou, en tout cas, beaucoup moins poilus; quant à la ligule, elle est, chez les formes d'hiver, toujours ciliée, tandis que, si, au printemps, en été et à l'automne, la ligule des froments de printemps est couverte de quelques rares cils, elle est toujours glabre, en hiver.

Ces méthodes ont été soigneusement contrôlées tout récemment encore par Chmelar et Mostovoj (6e), à la Station de Recherches agricoles de la Moravie (Section des Essais de Semences) à Brunn.

Ayant appliqué la méthode Kulesov — dont il modifia la technique (1) — Chmelar et son collaborateur, opérant sur les trois céréales d'hiver, ont constaté : 1) que le caractère « présence de poils (cils) » ne peut être pris comme un critérium des formes printanières; 2) que, chez les formes d'hiver, il y a, quant à la pubescence, de plus grandes différences entre la face supérieure et inférieure du limbe que chez les formes de printemps; 3) que l'amplitude de la variation de ce caractère est plus petite chez les froments alternatifs que chez les formes d'hiver et de printemps, et, enfin, 4) qu'il existe des variétés qui possèdent des cils particulièrement longs sur le limbe, la gaine et les oreillettes.

Quant à la méthode Maximov, Chmelar en a également simplifié la technique (2) : en l'appliquant, il a établi que les formes de printemps exigent,

(1) Les graines sont mises à gonfler, pendant 18 heures, dans de l'eau de conduite, puis sont déposées sur du papier à filtrer, leur surface ventrale vers le dessous, dans l'appareil à germination de Liebenberg, où on les laisse se développer pendant environ 14 jours, à 18-20° C. — Quand les oreillettes de la première feuille sont sorties de 1 à 1 1/2 cm. hors du coléoptyle, la feuille qui, à ce moment, a atteint environ 8-10 cm., est coupée et observée au microscope binoculaire, à un grossissement de 50, sous lumière réfléchie. La direction à donner à la feuille, lors de l'observation, a son importance : elle doit être tournée la gaine vers la source lumineuse, la pointe du limbe vers l'observateur; on la couvre d'une grande lamelle, à laquelle on imprime un mouvement circulaire de va-et-vient, afin de faire mieux apparaître les poils. Leur dénombrement se fait au moyen d'un micromètre-oculaire.

(2) Après un trempage de 18 h. dans de l'eau de conduite, les graines sont enfouies à une profondeur de 2 cm. dans des pots à fleurs de 16 X 13 X 11 cm.; remplis de terre de jardin passée au tamis. Dès que la germination s'est effectuée à la lumière du laboratoire, on transporte les pots sur des tablettes en fer montées sur des supports dans des espèces de cages-armoires obscures et on les éclaire immédiatement au moyen de lampes à incandescence Osram-Nitra de 200 w. chacune, installées à une distance de 55-60 cm. de l'extrémité des plantes (les tablettes devront donc être mobiles). Deux de ces lampes suffisent pour une surface de 3750 cm² (12 pots couvrant une surface de 75 X 50 cm.). Dès la sortie de la première feuille hors du coléoptyle, on ramène le nombre de plantules à cinq par pot : plus tard, on leur met de légers tuteurs et on arrose au moyen d'un pulvérisateur. Des assiettes remplies d'eau entretiennent l'humidité; de l'air pénètre par une ouverture (jalousie) faite à la partie inférieure de la porte, de façon à exclure la lumière, et est éloigné par un ventilateur électrique. La température est maintenue entre 25° et 27.5° C. Les parois de cette chambre obscure sont revêtus de papier blanc, pour maintenir la température et pour assurer une meilleure circulation d'air.

pour assurer leur développement, une plus grande intensité d'éclairage électrique que les variétés d'hiver, les froments alternatifs occupant une position intermédiaire. D'ailleurs, des variétés différentes **choisies** dans un même type, hivernal ou printanier, se comportent différemment vis-à-vis d'une même intensité lumineuse.

Les diverses formes montrèrent des différences nettes quant au rythme du développement foliaire et aussi concernant le développement en hauteur des plantes ; en trois semaines, la hauteur des formes de printemps avait doublé, alors que l'allongement des formes d'hiver était insignifiant.

Des essais à *la lumière du jour*, faits en même temps que ceux à la lumière artificielle, ont montré que les formes « alternatives » tallent plus rapidement et plus fortement, à la lumière naturelle, que les formes d'hiver et de **printemps**.

Enfin, les expériences de **Chmelar** et **Mostovoj** ont établi, — fait important, par exemple en vue de la détermination, au laboratoire, du degré de *précocité* des céréales — le parallélisme existant entre le rythme du développement des variétés sous éclairage artificiel et celui du développement des plantes dans les essais en plein champ.

Tout récemment encore, des essais très détaillés portant sur 12 variétés alternatives, exécutés par UFER (74), à **Hohenheim** (Wurtemberg), ont confirmé les conclusions de **Chmelar** en ce qui concerne l'impossibilité d'utiliser le caractère de la pubescence des plantules pour la **différenciation** entre les formes d'hiver et les formes de printemps, du moins pour les variétés allemandes, croissant dans des conditions climatiques très variées.

Comportement génétique du « type d'hiver » et du type « de printemps ». — Les premiers observateurs qui ont étudié des croisements de froments d'hiver par des formes de printemps nous renseignent, à la F1, une dominance du type « hiver », avec, à la F2, des disjonctions normales d'un monohybride (**SPILLMAN**, VON **TSCHERMAK**).

Tous les expérimentateurs qui ont effectué ces mêmes croisements, pendant ces dernières années, ont constaté, au contraire, une dominance très nette du type « printemps ».

C'est ainsi que **VAVILOV** (75), d'une F de caractère « printemps », obtint une F2 composée de 500 plantes du type « printemps » et de 52 du type « hiver ». La disjonction calculée d'après le rapport 15 : 1 (1) serait de 517 : 35. **Vavilov** explique la différence entre le nombre calculé de récessifs (35) et le nombre observé (52) par le fait que tous les types « hiver », hétérozygotes, n'ont pas mûri. A la F3, des 500 individus du type « printemps », 234 se sont montrés homozygotes et 266, hétérozygotes (soit, approximativement, le rapport 1 : 1) ; ces derniers ont donné 9551 formes de printemps et 2191 formes d'hiver, soit, approximativement, le rapport modifié d'un **dihybride** 13:3 (1).

(1) Voir Tome I, pp. 122 et 123.

Vavilov pense que la formule disjonctive 13 : 3 devient 15 : 1, quand les conditions de croissance sont favorables.

COOPER (62), à la Station d'Amélioration des plantes de la « Cornell University », Ithaca (Etats-Unis), ayant croisé *Marquis* (froment de printemps typique), avec trois variétés d'hiver : *Dawson's Golden Chaff*, *Kanred* et *Fulcaster*, a obtenu d'une F1, où le type « printemps » s'est montré nettement dominant, une F2 composée de 13 « printemps » : 3 « hiver ». Cooper admet un facteur S (« hiver ») associé à un facteur dominant d'inhibition (I), dont la présence empêche l'extériorisation du type « hiver », de façon à permettre l'apparition des phénotypes suivants : SI, **si** et si (formes de printemps, soit par la présence du facteur d'inhibition, soit par absence du facteur « hiver ») et Si, seule forme d'hiver possible.

Le croisement **SSii** (« Hiver ») × **ssII** (*Marquis*), donnera une F1 « printemps » (**SsIi**) et une F2 composée de (9 SI : 3 **si** : 1 si) : 3 Si, soit de 13 « printemps » : 3 « hiver », parmi lesquels 7 formes homozygotes de printemps (1 **SSII**, 2 **SsII** (1), 1 **ssII**, 2 **ssIi** (2), 1 **ssii**), 1 forme homozygote d'hiver (**SSii**) et 8 types hétérozygotes (2 **SSiI**, qui, à la F3, se disjoindront en 3 : 1 et 2 **Sii** qui se disjoindront, à la génération suivante, d'après la formule 1 : 3).

Ayant croisé ces mêmes froments d'hiver avec une autre variété de printemps, le « *Minnesota 167* », Cooper a obtenu, à la F2, la ségrégation plus simple d'un monohybride 3 : 1. La formule génétique de ce froment de printemps est donc autre que celle de *Marquis* : il possède le facteur « hiver » S, mais accompagné par le facteur d'inhibition I ; la génération parentale peut donc s'écrire **SSii** (type « froment d'hiver ») × **SSII** (« *Minnesota 167* »), formule qui, à cause de l'identité des facteurs S chez les deux géniteurs, nous donnera la disjonction monohybride typique.

Faisons encore remarquer que le croisement de deux froments de printemps de constitution **génétypique** différente, par exemple **SSII** × **ssii**, donnera lieu à la formation d'un nouveau froment d'hiver typique (**SSii**).

Les hybridations effectuées par GAINES et SINGLETON (65) à la Station **expérimentale** agricole de Washington, confirmèrent les observations de Vavilov et de Cooper (dominance des formes « printemps », action de facteurs multiples à la F2) ; il en fut de même de celles exécutées à la Station de Saint-Paul du Minnesota, par AAMODT (6e) et par HAYES et AAMODT.

De belles recherches sur la nature génétique des froments d'hiver et de printemps ont été entreprises ces dernières années, à l'Institut **national d'Economie Rurale** à Pulawy (Pologne), par LEWICKI (69-70), qui a voulu élucider la question, restée litigieuse avant lui, des froments *alternatifs*.

Lewicki a donc croisé entre eux, des froments d'hiver et de printemps et les graines de chaque Fi — le type « Hiver » s'étant toujours montré récessif — ont été semées, moitié en automne, moitié au printemps.

(1) Les formes **SsII**, quoique étant hétérozygotes en Ss, doivent être considérées pratiquement, comme homozygotes, puisqu'elles ne peuvent donner, à la génération suivante, que la disjonction : 1 **SSII**, 2 **SsII**, 1 **ssII**, toutes formes de « printemps » a.

(2) Même observation que ci-dessus: **ssIi** 1 **ssII**, 2 **ssIi**, 1 **ssii**.

Semis de printemps. — Les F2 ont montré la présence de trois ou, plutôt, de quatre groupes différents :

1) Des variétés de printemps, à petit tallage et à rapide poussée en tige. Ce groupe comprenait de vraies formes de *printemps*, et des formes *alternatives*.

2) Des variétés *d'hiver*, à jets rampants, sans tiges.

3) Des formes nouvelles, *intermédiaires* (complètement distinctes des *alternatives*), à tallage abondant, à poussée lente, montrant quelques tiges et même des épis, mais ceux-ci étant stériles.

Ces diverses formes appaurent dans la proportion suivante :

854 ayant mûri leurs épis.

576 d'un type nouveau, intermédiaire, n'étant ni d'hiver, ni de printemps, ni alternatives.

79 d'hiver.

1509

Lewicki, pour expliquer l'apparition de ces types et leur proportion, propose l'interaction de trois facteurs : J, facteur permettant à la plante de dépasser le stade de « rosette », K, facteur amenant la plante à l'épiage, Z, facteur de résistance à l'hiver, interaction amenant la possibilité des phénotypes (1) suivants : **jjkkZZ** (« Hiver ») et **JJKKss** (« Printemps »), dont le croisement provoque la formation des types ci-dessous :

36 **JK** (formant leurs épis, en semis printanier) \ominus **JKz** (« printemps »).
27 **JKZ** (« alternatifs »).

24 **Jk** ou **jK** (nouvelles formes *intermédiaires*), avec ou sans Z.

4 **jk** (« Hiver »), avec ou sans Z.

d'après la formule (2) d'un trihybride : (27 : 9) : (9 : 9 : 3 : 3) ; (3 ; 1).

Semis d'automne. — Nous venons de voir qu'à l'occasion des semis de printemps sont éliminés, par absence de graines, les produits de la disjonction qui ne renferment pas les deux facteurs d'épiage (J et K) ou de fertilité. En culture d'hiver, le froid élimine immédiatement les formes renfermant les facteurs **zz**, associés à **JK**, donc les vraies formes de *printemps*, et, s'il devient plus rigoureux, les phénotypes renfermant Z, mais associé à **JK** (facteurs « printemps »), c'est-à-dire les froments *alternatifs*; ce n'est que beaucoup plus tard que disparaissent les nouvelles formes *intermédiaires*, **JkZ** ou **jKZ**, qui renferment donc le facteur de résistance au froid, associé à un seul facteur « printemps ».

Il existe donc trois génotypes homozygotes Si type « hiver » : **jjkkZZ** (le vrai), **JJkkZZ** et **jjKKZZ** (intermédiaires); ces deux derniers, beaucoup plus résistants au froid que les froments alternatifs, peuvent persister très long-

(1) Voir Tome I, p. 115.

(2) Voir Tome I, pp. É18 et suiv.

temps en culture à côté des formes pures d'hiver : leur vraie origine n'apparaîtra que dans un semis de printemps, où ils ne formeront que partiellement leurs épis.

Nous avons vu plus haut que les vraies formes d'hiver se distinguent, généralement, par un port spécial, étalé, rampant, des jeunes plantes, en automne et durant l'hiver. Ce port rampant est en corrélation avec l'absence d'épis, en semis printanier. Les formes *intermédiaires* que nous venons d'étudier font exception : elles ont le port caractéristique des froments d'hiver et, nonobstant, semées au printemps, elles fournissent une épiaison partielle; d'autre part, les formes pures de printemps, très susceptibles au froid, et les vrais froments alternatifs résistant, eux, à l'hiver, ne rampent pas.

KOCNAR et SMERDA (67) ont établi dans leurs expériences de croisement entre froments d'hiver et de printemps, que, les épiaisons ne sont pas seulement déterminées par la constitution génétique des diverses formes en présence, mais aussi, pour une grande part, par *l'époque des semis*. Ceux-ci furent espacés sur une période de 17 jours (24 et 27 mars, 1, 6 et 10 avril), les observations des épiaisons furent faites 11 fois, entre le 4 et le 30 juin, ainsi que le 2 juillet, la récolte s'effectua le 27 et le 29 juillet. Six groupes furent alors formés : *a)* Touffes, sans poussée en tige; *b)* touffes, avec tiges, sans épi à la récolte ; *c)* touffes avec des épis encore verts, ou en fleurs; *d)* touffes avec des épis au premier stade de maturation; *e)* touffes à épis bien mûrs; *f)* touffes avec des épis, dont les graines ne germaient pas.

Les auteurs ont déterminé, pour chaque croisement, le rapport $\frac{a}{b+c+d+e}$, *a* représentant seul le vrai type hivernal, *b* étant rangé parmi les autres groupes, parce que le développement de chaumes, même sans épis, montre déjà une tendance vers le type printanier. Ils ont établi que ce rapport varie d'après les dates de semis, en ce sens qu'il diminue au fur et à mesure que le semis aura été plus tardif; mais la quantité dont ce rapport diminue varie d'après le croisement envisagé : c'est ainsi, pour ne citer que deux exemples, que chez un croisement (Croisement I), la décroissance fut rapide, alors que chez une autre hybridation (Croisement V), le rapport se maintint constant aux diverses dates d'observation, comme le montre le tableau ci-dessous :

Dates		Rapport	Dates		Rapport.
Croisement I	24 mars	1 : 11	Croisement V	24 mars	I : 3.1
	27 —	1 : 12		27 —	I : 3.8
	1 avril	1 : 9		1 avril	I : 3.2
	6	1 : 6		6 —	I : 3.5
	10	I : 6		10 —	1 : 3.6

Enfin, NEORAL (72) observa, à la suite du croisement d'une variété de printemps par une variété d'hiver, une F1 constituée par un froment alternatif, et à la F2, une ségrégation plus compliquée que ne le dit TSCHERMAK, due à la présence de complexes de facteurs cumulatifs. En *recoisant* le froment alter-

natif avec l'un ou l'autre géniteur, il établit la présence de *deux* groupes d'alternatifs : les *vrais* alternatifs et les *faux*, ces derniers étant, génétiquement, des formes printanières, mais résistantes à l'hiver (analogues donc aux phénotypes JkZ ou jKZ de LEWICKI).

5. LA COLORATION DES FEUILLES ET LEUR PORT.

C'est WESTERMEIER (76) qui a, le premier, attiré tout spécialement l'attention sur cette directive de la sélection : l'intensité plus ou moins grande du vert foliaire chez les céréales, directive qui doit avoir une certaine importance puisque c'est la chlorophylle qui détermine l'énergie végétative.

Dans les essais comparatifs, établis pour étudier ce point spécial, **Westermeier**, en vue de déterminer les divers degrés d'intensité du vert, fit usage de l'atlas des couleurs d'Ostwald. Chez les vingt-neuf variétés étudiées, deux tons fondamentaux furent ainsi caractérisés : un vert franc et un vert un peu jaunâtre, chacun étant susceptible de tonalités plus fines, d'après les quantités de blanc et de noir y incorporées. Le microscope peut d'ailleurs intervenir en vue de déceler des nuances encore plus délicates.

Il fit encore intervenir le rapport *surface cellulaire : surface totale des grains chlorophylliens contenus dans la cellule*. Chez le vert très sombre, ce rapport se rapproche de 1 : 1 ; c'est ainsi que pour son vert foliaire le plus clair, **Westermeier** trouva, comme valeur de ce rapport, 3.29 : 1 et pour son vert le plus foncé 1.66 : 1.

D'après **Westermeier**, les diverses tonalités du vert foliaire exerceraient, sur la végétation, une influence marquante : chez *Triticum vulgare*, la croissance serait d'autant plus lente au début que le vert est plus foncé ; mais une fois la montée en chaume commencée, ce seraient les variétés à feuilles foncées qui s'allongent le plus rapidement et cela, jusqu'à l'arrêt de la croissance. **Comparativement** aux feuilles d'un vert jaunâtre, ce sont les variétés à feuilles d'un vert franc qui ont, généralement, la croissance la plus rapide : elles paraissent mieux utiliser l'énergie solaire.

Plus aussi la coloration serait foncée, moins le feuillage serait abondant, relativement à la longueur des chaumes, la plante épargnant sa surface foliaire en fonçant la couleur des limbes et vice-versa. D'autre part, **Westermeier** croit avoir établi l'existence d'une corrélation positive entre la coloration vert foncé et la longueur de la tige. Je pense, d'après nos observations, que cette corrélation est loin d'être générale.

Quant au poids des graines par épi, leur teneur en azote, en cendres, en substance sèche, il semblerait, d'après **Westermeier**, que ces caractères augmentent au fur et à mesure que la coloration foliaire devient plus foncée.

Quoiqu'il en soit, la diversité des tonalités du vert foliaire chez les céréales, caractère **variétal**, frappe nécessairement tous ceux qui s'occupent de sélection : elle saute aux yeux dans les **microessais** et les **grands essais comparatifs**, surtout quand voisinent deux variétés très différentes sous ce rapport, cas qui se présentait, cette année, à notre Station, où, dans les essais comparatifs, se trouvaient, à plusieurs reprises, côte à côte le *Vilmorin* 23, avec ses feuilles

d'un vert sombre, et le *Millioen*, qui se distingue de loin par la coloration vert jaune de son feuillage.

Un autre caractère héréditaire et différenciant nettement certaines variétés les unes des autres est le *port des feuilles* et leurs *dimensions*. Feuilles larges ou étroites, assez courtes ou longuement effilées, à limbe plan ou plus ou moins ondulé, en tire-bouchon, feuilles *érigées* (dont le limbe forme avec le chaume un angle aigu) ou plus ou moins *perpendiculaires à la tige*, feuilles à extrémité droite ou largement *recourbée* vers le sol, voilà autant de caractéristiques utilisables pour l'identification des sortes.

6. LA LONGUEUR DE LA PAILLE, LE NANISME. — PAILLE PLEINE OU CREUSE.

La hauteur de la plante, caractère fluctuant à l'intérieur d'une sorte, est cependant, d'autre part, un caractère *variétal*. A côté des races à paille très longue (certaines variétés allemandes, polonaises, entre autres), souvent très peu résistante à la verse, et à chaume de longueur normale, on trouve des variétés à paille courte (certains hybrides de *Vilmorin*, certaines sortes italiennes, japonaises, etc.) et même des formes *naines*.

Il est certain que les chaumes seront d'autant plus raides qu'ils seront plus courts ; comme la paille de froment n'a pas, généralement, comme celle du seigle, une valeur spéciale, et que, d'autre part, la verse, surtout précoce, est un accident fréquent, qui peut diminuer considérablement les rendements, rout en rendant très difficile la moisson, on comprendra que la réduction de la longueur du chaume peut être une des directives importantes de l'amélioration. En vue de créer des formes nouvelles à tiges raccourcies, on pourrait utiliser comme géniteurs certaines variétés italiennes ou japonaises, qui ont, en outre, le grand avantage d'être très précoces.

Un autre caractère, qui pourrait avoir une certaine influence sur la résistance à la verse est le caractère « paille pleine, demi-pleine, creuse ». Chez *T. vulgare*, la très grande majorité des variétés ont la paille creuse de la base au sommet : il en existe cependant chez qui le chaume est totalement ou partiellement rempli de malle, au moins dans sa partie basale ou apicale.

Comportement génétique des principales caractéristiques des chaumes.

Déjà en 1911, NILSSON-EHLE (g) avait observé dans des générations succédant à des croisements entre lignées à chaumes de longueur différente, des variations *transgressives* (1), résultats de l'interaction de plusieurs facteurs. Ces conclusions de Nilsson-Ehle furent confirmées par FREEMAN (2).

PH. DE VILMORIN (82), étudiant les descendance de quelques plantes *naines* apparues dans un *T. compactum*, trouva que le caractère « nanisme » était *infixable*. ses formes naines, toujours hétérozygotes, donnant constamment de nouveaux types nains, instables, et des formes normales, à paille longue, homozygotes, et cela dans des rapports fluctuant entre 2 : 1 et 3 : 1.

Ayant observé que les plantes naines ne donnaient que peu de graines, il fut

(1) Voir Tome I, p. 128,

amené à admettre un facteur « léthal », annihilant le développement des formes naines homozygotes (0 : 2 : 1 au lieu de 1 : 2 : 1).

NEETHLING (80), ayant croisé deux formes normales de *T. vulgare*, observa, dans des F3 provenant de plantes F2 à paille plus courte, la présence de quelques individus nains, et cela, approximativement, d'après le rapport monohybride 3 norm. : 1 nain; il fit ressortir, lui aussi, le peu de fertilité de ces formes qui, d'après lui, devaient leur origine à des *aberrations dans le nombre chromosomique* (1).

C'est aussi l'avis de THOMPSON (1922) et de KIHARA (1924), qui, à la suite de divers croisements, ont trouvé des formes naines *infixables* à 40 chromosomes (au lieu de 42), à fertilité très réduite (« combinaisons stériles » de Kihara, à 20 chromosomes bivalents, non accompagnés de monovalents). WINGE (1924), signale, chez certaines plantes naines, la présence d'un chromosome « baladeur ».

WALDRON (84), après un croisement Kota X Marquis, trouva une F1 à paille normale et une F2 composée de 229 individus normaux et 47 nains; aux diverses F3, il constata des disjonctions très diverses, se rapprochant des formules des mono-, des di- et des trihybrides. Quoique le nombre d'individus, à cette génération, fut trop peu élevé pour permettre de tirer des conclusions certaines, Waldron admet l'interaction de trois facteurs, d'un facteur N (paille normale) et de deux facteurs complémentaires A-D (paille plus ou moins naine), inhibés par N, interaction se compliquant d'une grande instabilité des facteurs, mutant souvent l'un vers l'autre.

Enfin, GOULDEN (78), à la Station expérimentale de Saint-Paul (Minnesota), après des croisements *Marquis X Kota* et *Marquis X Chul*, observa, à la F2, l'apparition de nains, d'après le rapport 13 plantes normales : 3 plantes naines. Il admet l'interaction de deux facteurs : D (facteur de :nanisme) et I (facteur d'inhibition) (2).

$$\begin{array}{ccccccc}
 \text{IIDD} & \times & \text{iidd} & \rightarrow & (\text{Fr}) \text{IiDd} & (\text{F2}) & \left. \begin{array}{l} 13 \text{ normaux} \\ (\text{ID-Id-id}) \\ 3 \text{ nains} \\ (\text{iD}) \end{array} \right\} \\
 & & & & \text{normal} & & \\
 \text{Kota) } & & \text{Marquis} & & & & \\
 \text{Chul} & \text{normaux} & \text{normal} & & & &
 \end{array}$$

La présence, chez les variétés Kota et Chul, du facteur I, l'absence de ce même facteur chez la variété Marquis sont démontrées par le *réro-croisement* (le « *back-crossing* » des Américains) du récessif homozygote (*nain homozygote*) avec chacun des géniteurs :

(1) Des variantes *naines* apparues brusquement dans des générations hybrides de *Triticum* sent en observation au Jardin d'Amélioration de notre Station à Gembloux.

(2) La même constatation fut faite par CLARK J. A. et HOOKER J. R. (176) après un croisement *Marquis X Hard Federation*.

Nain homozygote X Kota (F1) tous individus à chaume normal.
 id. X Chul — (F1) id. id.
 id. X Marquis = (F1) tous individus nains ou intermédiaires.

Ces résultats s'expliquent, respectivement, par les formules génétiques ci-dessous :

$$\begin{array}{l} \text{iiDD} \quad \text{X} \quad \text{IIDD} \quad = \quad \text{IiDD} \\ (\text{nain homozyg.}) \quad (\text{Kota-Chul}) \quad (\text{chaume normal}) \\ \text{iiDD} \quad \text{X} \quad \text{iidd} \quad = \quad \text{iiDd} \\ (\text{nain homozyg.}) \quad (\text{Marquis}) \quad (\text{nain}) \end{array}$$

Ces **rétrocroisements** ont dû être effectués dans le sens ci-dessus (géniteur mâle : Kota, Chul ou Marquis), à cause de la petite quantité de pollen fournie par les plantes naines homozygotes.

Au point de vue cytologique, les plantes naines issues du croisement Kota X Marquis montrèrent le nombre normal de chromosomes, alors que, après le croisement Chul X Marquis, on constata très souvent lors des **cinèses réductionnelles**, la présence de chromosomes « baladeurs ».

KAJANUS (6), pense que le petit nombre d'individus nains obtenus par la plupart des observateurs est dû à la vitalité diminuée des gamètes récessives; on constate, en effet, généralement, un degré élevé de stérilité.

Quant au caractère « *chaume creux ou plein* », **BIFFEN, ENGLEADOW, STOLL, KAJANUS** ont constaté la dominance du chaume creux et, à la F2, la disjonction normale d'un monohybride; **KIHARA (7g)** et **VON TSCHERMAK**, au contraire, ont observé, à la F1, la formation de tiges pleines ou demi-pleines et, à la F2-3, celle de séries continues, effets de l'interaction de plusieurs facteurs.

7. LA RÉSISTANCE A LA VERSE.

La verse est un accident qui est sous la dépendance d'un ensemble très complexe de facteurs divers, qui, précédemment déjà, ont été l'objet d'une discussion critique. Il est incontestable, néanmoins, que la résistance à la verse est en raison directe de la résistance du chaume à la rupture; et il n'est pas moins vrai de dire que cette dernière dépend de la structure anatomique de la tige. Or, il paraît certain que cette structure est une caractéristique de lignée, c'est-à-dire que certaines descendances peuvent avoir une structure anatomique héréditaire telle, que l'augmentation du nombre de fibres, ensembles rigides de soutènement du chaume, accroît, dans des limites assez **notables**, leur résistance.

C'est au sélectionneur à isoler ces lignées à l'intérieur de populations intéressantes ou à les créer par des croisements judicieux; certes, en ceci, le microscope peut être d'un grand secours, mais il n'en est pas moins vrai que, **tout** comme pour les autres caractères d'ordre physiologique, ce sera l'observation directe en plein champ des descendances, en comparaison, qui sera le meilleur critérium pour leur choix ou leur élimination.

8. LA RÉSISTANCE AUX MALADIES (1).

Les maladies que nous envisageons ici, au point de vue spécial de la création de lignées immunes ou très résistantes, sont la *carie*, les *rouilles* et le *charbon*. En ce qui concerne les *piétins*, nous manquons encore de données définitives concernant le caractère héréditaire de leur parasitisme et l'influence, peut-être prédominante, du milieu.

LA CARIE (*Tilletia tritici*) (2).

La susceptibilité particulière de certaines lignées vis-à-vis des attaques du « noir », est connue; cette susceptibilité — et cette résistance — sont des caractères nettement *variétaux* : l'isolation de lignées méritantes par sélection individuelle et, surtout, la création de lignées immunes ou très résistantes. par croisement, sont -Jonc des méthodes de lutte qui s'imposent.

Le fait de la périodicité, plus ou moins éloignée, d' « années de carie » et la facilité avec laquelle on applique le traitement fongicide (sulfatage-chaulage de la semence ou, mieux, poudrage de celle-ci au carbonate basique de cuivre) diminuent — à tort — l'importance qu'on devrait attacher à la résistance contre cette maladie, en tant que directive de l'amélioration du froment.

Des essais comparatifs de résistance avaient été institués, dès 1918, par GAINES (106 à rio) à la ferme centrale d'expérimentation du Département de l'Agriculture des Etats-Unis, à Arlington (Washington D. C.). En vue de réunir les conditions les plus favorables à l'infection, la semence de chaque variété en observation fut inoculée, immédiatement avant le semis, par pralinage avec des spores fraîches, représentant de 1 à 5 % du poids des graines. Ces spores provenaient d'un mélange d'épis cariés appartenant à plusieurs variétés et constituaient ainsi un *échantillon moyen* de toutes les caries de la région.

Les semis en lignes, avec espacement des plantes dans chaque ligne, s'effectuaient, pour les diverses variétés, dans le plus bref espace de temps possible, en un jour, éventuellement.

À la récolte, les plantes de chaque ligne étaient réparties entre *trois* lots : les plantes sans épis cariés, les plantes dont tous les épis étaient atteints et celles dont un certain nombre seulement d'épis étaient malades. On dénombrait chaque lot et, dans le dernier, on comptait les épis cariés et les non-cariés.

La *quantité de carie par ligne* (d) était finalement définie par l'expression $d = ab + c$, où

(1) Pour tout ce qui concerne la biologie et le traitement des maladies des plantes économiques, le lecteur en trouvera un exposé clair et précis dans l'ouvrage de M. le Professeur EM. MARCHAL, Directeur de la Station de Phytopathologie de l'Etat à Gembloux : « *Éléments de Pathologie végétale appliquée à l'Agriculture, à l'Horticulture et à la Sylviculture* », 2^e édition, 1927, J. Duculot, à Gembloux (Belgique) et Librairie Agricole de la Maison Rustique, à Paris, éditeurs.

(2) Allemand : « *Steinbrand* », « *Stinkbrand* ». — Anglais : « *Smut* », « *Stinking smut* », *Bunt* ».

- a* = % d'épis cariés dans les plantes partiellement atteintes, par ligne.
b = % de plantes partiellement cariées, par ligne.
c = % de plantes entièrement cariées, par ligne.

Une technique analogue fut suivie par BRIGGS (1926) (99), à la Ferme expérimentale de l'Université de Berkeley à Davis (Californie), lors de recherches sur le comportement génétique de la résistance à la carie. Les conditions étaient des plus favorables à l'infection, celle-ci se généralisant, pour les semis d'automne, presque chaque année et les variétés de printemps pouvant se semer avant l'hiver, vu l'absence totale de gelées. Les spores destinées au pralinage des semences étaient prélevées sur la variété très susceptible *White Federation* et l'infection était effectuée par agitation des graines, saupoudrées de spores, dans un vase à réaction. Semis en lignes de 4.50 m., distantes, entre elles, de 0.30 m., les plantes s'espçant de 0.05 mètre à 0.08 m. dans la ligne. Contrairement à la technique de GAINES, les plantes de chaque ligne n'étaient réparties, après récolte, qu'entre deux lots : les plantes non atteintes, les plantes cariées ou partiellement cariées; en vue de l'étude de la ségrégation du caractère « résistance ou susceptibilité », la plante devait être considérée comme une unité héréditaire indivisible.

Existence de races biologiques (biotypes) de Carie.

KNORR (119') opérant avec des caries de diverses provenances, a constaté qu'à des origines diverses correspondent, généralement, des différences, souvent grandes, de résistance. C'est ainsi qu'une variété *Vavilov IV*, moyennement susceptible, infectée par une carie suédoise (de *Landskrona*) eut 6.30 % des plantes malades, tandis que, infectée par une carie locale, le degré d'attaque fut de 38.80 %. L'existence, pour la carie, de *races biologiques* — dont nous parlons plus loin à propos des rouilles —, déjà démontrée par les chercheurs des Etats-Unis, est ainsi confirmée.

Comportement génétique de la résistance ou de la susceptibilité à la carie.

GAINES, à la suite de croisements entre la variété *Turkey* (très résistante) et les variétés *Alaska*, *Florence* (résistantes) et *Fortifold* (résistance diluée, intermédiaire), observa une *ségrégation transgressive*, c'est-à-dire l'apparition, à la F3 et aux générations suivantes, de familles plus résistantes (et plus susceptibles) que les géniteurs eux-mêmes, fait qui, comme nous l'avons vu précédemment, est, au point de vue de l'amélioration, d'une importance technique capitale. Il en fut de même après un croisement entre deux variétés de résistance intermédiaire (ou plutôt susceptibles): *Fortifold X Red Russian*.

Des résultats analogues furent obtenus par GAINES et SINGLETON (11)), après des semis d'automne et de printemps des diverses générations hybrides d'un croisement *Marquis* (assez susceptible à la carie, en semis d'automne, très résistant en semis de printemps) X *Turkey* (très résistant en semis d'automne, immun en semis de printemps).

BRIGGS (9g), après des croisements entre *Hussar* (variété très résistante) et

Hard Federation et *Baart* (variétés susceptibles), enregistra, à la **F1**, la dominance presque complète du caractère « résistance » et, aux générations suivantes, une ségrégation **bifactorielle**.

Au contraire, **KNORR** (119¹) et **GIESEKE** (110¹), dans leurs recherches toutes récentes faites au laboratoire du professeur **ROEMER**, à Halle-sur-Saale, ont constaté la *dominance*, à la **F1**, de la susceptibilité de diverses variétés de froment de mars et de froment d'hiver vis-à-vis de la carie. Un croisement (de **KNORR**) entre un froment d'hiver résistant et un froment de mars susceptible fournit quelques lignées de froment de printemps résistantes, les souches immunes étant homozygotes. Un croisement entre deux variétés de mars, toutes deux susceptibles à la carie, ne donna aucune lignée résistante; il en fut de même pour une hybridation : Froment moyennement susceptible X Variété susceptible, qui ne fournit que des descendance avec au moins 20 % de plantes attaquées. **GIESEKE**, opérant sur des froments d'hiver, observa, comme les chercheurs précédents, plusieurs cas de *disjonctions transgressives* : des plantes saines de la F2 donnant, à la F3, une descendance allant de la très grande résistance à la très grande susceptibilité et un croisement entre une variété résistante et une variété susceptible fournissant, aux F3-4, des plantes très résistantes, douées des mêmes qualités culturales que le géniteur susceptible.

LE CHARBON (*Ustilago tritici*) (1).

Le charbon n'a pas encore été l'objet de recherches d'ensemble; seuls **PICKENBROCK** (133²) et **ROEMER** (10²) se sont efforcés d'établir l'existence de races biologiques caractérisées. Ce dernier signale que du croisement « Grüne Dame » (immune vis-à-vis du charbon de Halle) X Rother **Schlanstedter** (immune vis-à-vis du charbon de **Peragis**) est issue la lignée 9493, qui s'est montrée immune à la fois aux deux races Halle et **Peragis** et très résistante au charbon « Uruguay », forme très virulente.

LES ROUILLES.

L'importance primordiale du caractère « résistance aux rouilles » a fait de celui-ci, dans certains pays et dans certaines régions, une importante directive de l'amélioration des froments. Il en est ainsi notamment, en France, en Europe centrale, aux Indes anglaises ; le problème se pose, avec une particulière acuité, dans certaines régions de l'Afrique centrale et orientale, entre autres au **Kénia** anglais, au Congo belge (**Ituri**, Kivu) et sur les hauts plateaux éthiopiens, partout où, dans ces zones équatoriales et tropicales, l'altitude permet la culture de cette précieuse céréale.

Parmi les rouilles attaquant le froment, toutes n'ont pas la même importance ; celle-ci varie d'après les régions. Si, chez nous, c'est *Puccinia glumarum*, la rouille jaune des feuilles et des glumes qui est, parfois, très dommageable, aux États-Unis et au Canada, c'est surtout *P. graminis*, la rouille noire des chaumes, qui exerce ses ravages dans les vastes régions des froments de

(1) Allemand : « *Flugbrand* », « *Staubbrand* ». — Anglais : « *Loose smut* ».

printemps (grandes plaines du Nord des Etats-Unis et du Sud canadien) (1); aussi voyons-nous, en Amérique, une pléiade de spécialistes de la phyto-pathologie et de l'amélioration des plantes mettre en commun leurs efforts en vue de l'étude de cette maladie et de la création de variétés immunes ou très résistantes.

Quant à *P. triticina*, la rouille brune des feuilles, si, en général, elle n'exerce pas de véritables ravages, elle peut cependant déprimer suffisamment les rendements — tout comme *P. glumarum* — pour envisager sérieusement la création de lignées résistantes.

DUCOMET et FOEX (102), ont proposé une méthode de détermination des rendements déficitaires dus aux rouilles. On prélève un certain nombre d'épis à une variété ou lignée rouillée et à une variété ou lignée non-rouillée, on compte, dans chaque lot, le nombre total d'épillets (E et E'), le nombre total de graines (N et N') et on détermine les poids totaux des graines (P et P'). On calcule alors n et n' (nombres de graines par 100 épillets). ainsi que p et p' (poids des 1000 graines):

$$\begin{aligned} n &= \frac{N}{E} \cdot 100 & n' &= \frac{N'}{E'} \cdot 100 \\ p &= \frac{P}{N} \cdot 1000 & p' &= \frac{P'}{N'} \cdot 1000 \end{aligned}$$

Si $n > n'$ et $p > p'$, c'est que la rouille a déterminé une diminution du nombre de graines et de leur poids.

On calcule R et R' (Poids des graines de 100 épillets):

$$R = 1000 \cdot n \qquad R' = \frac{P'}{1000} \cdot n'$$

Le déficit (D) du rendement sera égal à $R - R'$, et on peut le ramener à 100: $\frac{D \cdot 100}{n}$

ROUILLE NOIRE DES CHAUMES (*Puccinia graminis tritici*) (2).

Si, au point de vue de l'étude des méthodes de création de races résistantes aux diverses rouilles, j'envisage en premier lieu la rouille des chaumes qui, dans nos régions de l'Europe occidentale, n'est, généralement, que peu dangereuse, c'est parce que, comme nous l'avons déjà vu plus haut, elle a été longuement étudiée aux Etats-Unis au point de vue spécial qui nous occupe ici; d'ailleurs, la technique qui y a été suivie et les observations qui y ont été faites trouveront une large application lors de l'étude des autres rouilles.

(1) On a estimé les dommages causés au Canada, par la rouille noire, à des millions de dollars par an. De 1911 à 1920, sept années, sans trop de rouille, donnèrent un rendement moyen de 15.04 boisseaux de froment à l'acre, alors que les trois années d'épidémie (1916, 1919, 1920), n'accusèrent qu'un rendement moyen de 8.6 boisseaux, soit une diminution de 44 pour cent.

(2) All.: *Schwarzrost*; angl.: *Stem rust, black rust*.

Un centre de recherches des plus actifs est l'Institut agronomique annexé à l'Université de Saint-Paul (Minnesota), où **STAKMAN** (Directeur de la Station de Phytopathologie) et **HAYES** (Directeur de la Station d'Amélioration des Plantes), aidés par tout un état-major de chercheurs (**PIEMEISEL**, **LEVINE**, **GRIFEE**, **LEACH**, **KURTZWEIL**, **PARKER**, **MELCHERS**, ces deux derniers de la Station expérimentale du Kansas), combinèrent leurs efforts avec ceux du Département central de l'Agriculture à Washington D. C. (**AAMODT**, **ALLEN**). Des essais ont été commencés en Allemagne par **GASSNER** et **SCHEIBE**.

A la base des recherches se trouve la théorie des *racés biologiques* des divers *Puccinia*, théorie qui fut émise par **ERIKSON** (104) dès 1894, mais qui, depuis 1914, fut développée, approfondie par **STAKMAN** et son école (13^s à 147), en ce qui concerne notamment *P. graminis*.

Racés biologiques ou biotypes de Puccinia graminis tritici.

En 1922, **Stakman** et ses collaborateurs avaient déterminé 37 formes biologiques différentes de la Rouille noire, identifiées par leur action parasitaire, leur degré de virulence sur 12 races de froment (lignées pures) et localisées dans des régions et dans des stations diverses.

Voici les noms des variétés qui ont servi de sujets d'expérimentation : Engrain 2433 (*T. monococcum*), Amidonnier blanc de mars et **Khapli** (*T. dicoccum*), **Arnautka** 4072 et 6236 ou **Speltz Marz**, **Mindum**, **Kubanka** et **Acme** (*T. durum*), **Little Club** (*T. compactum*), **Marquis**, **Kanred** et **Kota** (*T. vulgare*).

Il me semble intéressant de donner ci-dessous la clef analytique, d'après **STAKMAN-LEVINE**, des 37 races biologiques de *P. graminis tritici*, que ces chercheurs avaient déterminés avant 1922. Ce nombre ne s'était accru, en 1925, que de deux formes nouvelles.

Clef analytique, d'après **Stakman-Levine** (1922), des races biologiques de *P. graminis*, dans le genre *Triticum* (R = résistant, S = susceptible, X = résistance indéterminée).

A. - L'infection est *homogène* chez les divers hôtes.

Marquis R

Kanred R

Kota R

Arnautka 4072 R

Kubanka R **2**

Kubanka S

Engrain 2433 R **27**

Engrain 2433 S **23**

Arnautka 4072 S

Mindum R **6**

Mindum S

Kubanka R **4**

Kubanka S

Engrain 2433 R **16**

Engrain 2433 S **14**

Kota S	
Mindum R	28
Mindum S	19
Kanred S	
Arnautka 4072 R	
Kubanka R	7
Kubanka S	33
Arnautka 4072 S	10
Marquis S	
Kanred R	
Kota R	24
Kota S	
Arnautka 4072 R	1
Arnautka 4072 S	
Mindum R	26
Mindum S	
Kubanka R	
Amidonnier blanc de mars R	5
Amidonnier blanc de mars S	8
Kubanka S	
Engrain 2433 R	21
Engrain 2433' S	
Amidonnier blanc de mars R	17
Amidonnier blanc de mars S	9
Kanred S	
Kota R	35
Kota S	
Arnautka 4072 R	
Mindum R	
Kubanka R	3
Kubanka S	
Acme R	20
Acme S	18
Mindum S	
Speltz marz R	25
Speltz marz S	22
Arnautka 4072 S	
Mindum R	12
Mindum S	
Kubanka R	13
Kubanka S	
Engrain 2433 R	34
Engrain 2433 S	
Amidonnier blanc de mars R	11
Amidonnier blanc de mars S	15

B. — L'infection est *hétérogène* vis-à-vis de *certaines* hôtes.

Marquis S

Kanred R

Kota S

Mindum : indéterminé (X)

Amidonnier blanc de mars R 29

Amidonnier blanc de mars S 30

Mindum S

Kubanka X 37

Kanred S

Kota R

Mindum X 31

Kota S

Mindum R

Kubanka X 36

Mindum X 32

Faisons remarquer que la variété *Little Club* s'est montrée susceptible vis-à-vis de toutes les races biologiques de Rouille noire et qu'au contraire *Khapli* (var. d'Amidonnier) s'est affirmée totalement immune.

Notons aussi la grande résistance de la plupart des variétés de froment Engrain (*T. monococcum*), Amidonnier (*T. dicoccum*), dur (*T. durum*) et Poulard (*T. turgidum*), contre les attaques de la majorité des races biologiques de la Rouille noire et, en général, de toutes les autres Rouilles. C'est donc parmi ces espèces qu'il convient de choisir les géniteurs à croiser avec les meilleures variétés de *T. vulgare*, en vue d'obtenir des lignées nouvelles du Froment ordinaire, qui soient résistantes aux attaques des divers *Puccinia*. C'est, comme nous le verrons plus loin, la meilleure méthode à suivre, malgré les difficultés sérieuses, inhérentes parfois à ces croisements interspécifiques.

Echelle des degrés d'infection.

Les divers degrés de résistance ou de susceptibilité des variétés (lignées) de Froment vis-à-vis de telle ou telle Rouille, de telle ou telle race physiologique, ont été établis par STAKMAN et son école (et appliqués, plus tard, par HUNGERFORD⁽¹¹⁷⁾ à *Puccinia glumarum*), d'après des essais d'inoculations en serre, dont on trouvera plus loin la technique détaillée; ces degrés de résistance s'échelonnent de 0 à 4, comme suit :

0 = *Immunité*. — Absence complète de pustules à *urédospores* ou parfois même de toute trace d'infection. — Le plus souvent cependant des portions de feuilles sont nécrosées ou décolorées (aires bien définies d'hypersensibilité) (1). (Fig. 5).

(1) a ■ La résistance aux rouilles procède généralement, non pas du fait que le milieu a négatif est incompatible avec le développement du champignon, mais, bien au contraire, du fait qu'il est extrêmement sensible à son action; il se produit ainsi rapidement, autour

1 = *Très grande résistance*. — Présence de rares petites pustules isolées, généralement **entourées** par des aires bien Bettes de nécrose ou de taches décolorées d'hypersensibilité. (Fig. 6) (1).

2 = *Résistance modérée*. — Pustules isolées, petites ou moyennes, éparpillées, peu abondantes. — Tissu foliaire souvent décoloré. — Pustules souvent entourées d'un halo nécrosé (Fig. 7).

3 = *Susceptibilité modérée*. — Pustules de grandeur normale **moyennement** abondantes, peu de **coalescences** entre les pustules **voisines**. — Aires chlorotiques possibles, mais pas de vraies taches d'hypersensibilité. (Fig. 8).

4 = *Forte susceptibilité*. — Grandes pustules très abondantes, souvent coalescentes, réparties uniformément sur toute la surface foliaire inoculée. — Pas de décoloration ou de taches d'hypersensibilité dans les premiers stades de l'infection. (Fig. 9).

Plus tard, STAKMAN a ajouté à cette échelle divers symboles, par exemple c = chlorose, n = nécrose, f = taches d'hypersensibilité. Par les signes — et -i-, simples ou doubles, il indique les fluctuations dans les intensités d'attaque : 3 + + (type 3 très prononcé), 3 — (type 3 plutôt faible) et par le symbole X, une infection hétérogène, d'allure assez indéfinie, où tous les types de pustules se rassemblent sur la même feuille, sans qu'il soit possible de les séparer par des essais de **réinoculations**.

Cette méthode d'estimation de STAKMAN a été adoptée aux Etats-Unis par tous ceux qui font des inoculations en serre sur jeunes plantules, soit en vue de l'étude des races biologiques de rouilles, soit afin de déterminer la résistance comparée des diverses lignées issues d'un croisement.

Quand, au contraire, il s'agit d'étudier la résistance comparée à la rouille noire des chaumes, par l'observation en, plein champ de plantes déjà développées, proches même de la maturité, on utilise de préférence une échelle « Standard », établie par les « agronomes » du Département central de l'Agriculture à Washington: CLARK, MARTIN, SMITH (101), MELCHERS et PARKER (131). (Voir fig. 11). Cette échelle comprend six intensités d'attaque (A à F), le degré maximum F (soit 100 %), correspondant à une surface de chaume, réellement couverte de pustules, de 37 %, les autres intensités A à E représentant, respectivement, 5, 10, 25, 40 et 65 %, ou une infection vraie d'environ 2, 4, 9, 15, et 24 %.

Pour la détermination, des intensités d'infection par les rouilles, au cours d'essais comparatifs en plein champ, DUCOMET et FOEX (102) proposent l'échelle de notes suivante :

Voir page 43.

« des points d'inoculation, une zone de parenchyme tuée qui s'oppose victorieusement à
• toute extension ultérieure du parasite, lequel, souvent, ne parvient même pas à sporuler :
« ce sont des taches d'hypersensibilité. » (MARCHAL E. — *Eléments de Pathologie végétale appliquée à l'Agriculture, à l'Horticulture et à la Sylviculture*).

(1) Un secteur vert entoure parfois le centre nécrosé et est lui-même suivi d'une nouvelle aire décolorée. (Voici fig. 10).

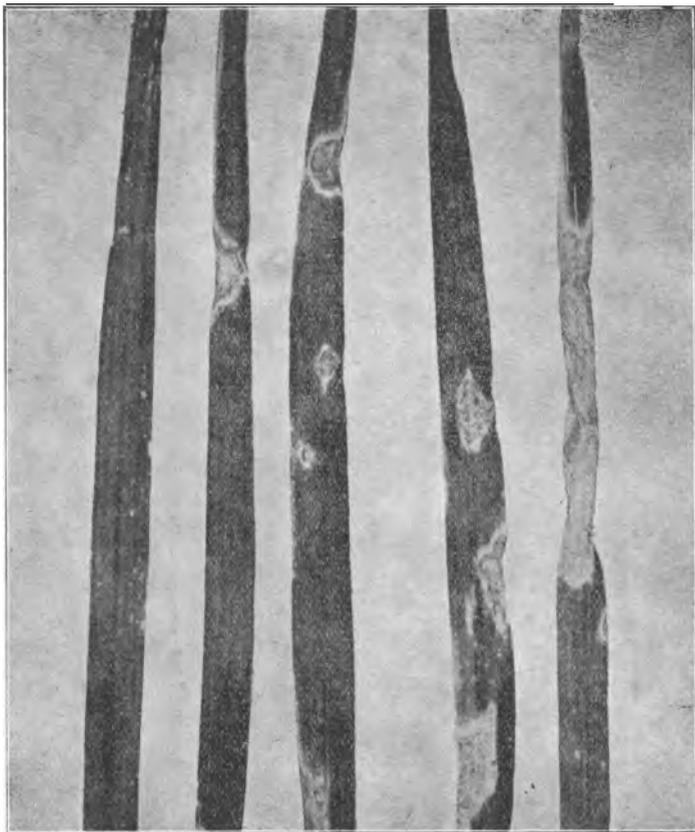


Fig. 5. — Parties de feuilles de froment montrant de larges aires nécrosées, mais pas de pustules (*Degré 0*). — (D'après HUNGERFORD et OWEN, dans *Journ. of Agric. Research*, 25).

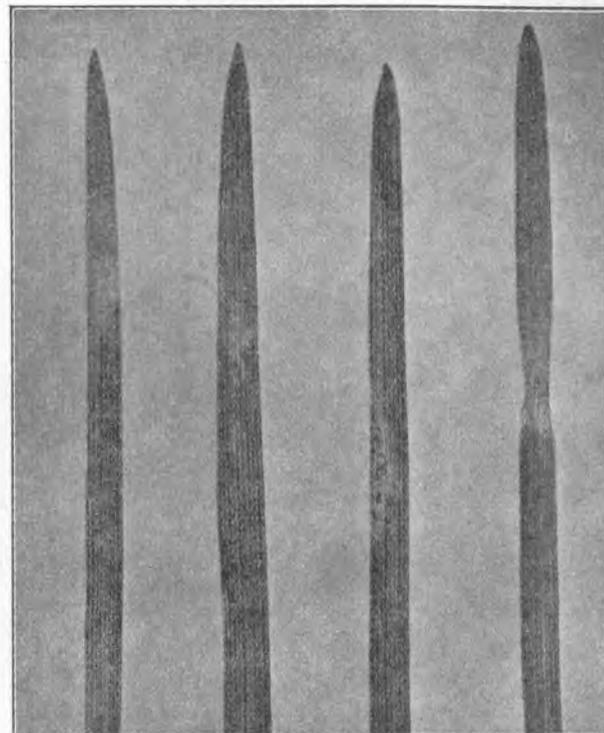


Fig. 6. — Feuilles de froment montrant quelques rares petites pustules entourées de tissus décoloré ou nécrosé (*Degré 1*). (D'après HUNGERFORD et OWEN, idem),

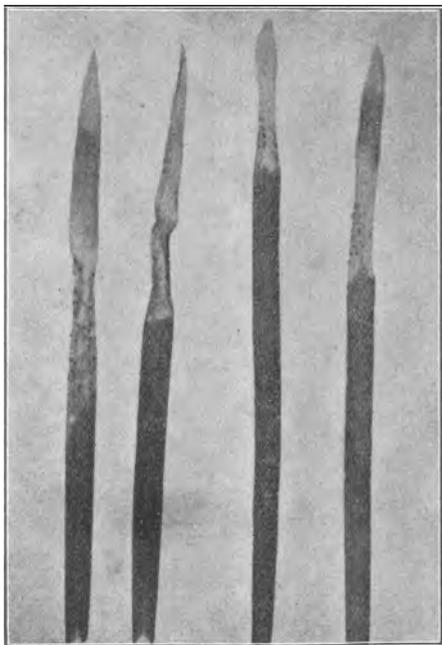


Fig. 7. — Feuilles de froment portant des pustules normales, dispersées et du tissu décoloré (*Degré 2*). (D'après HUNGERFORD et OWEN, idem).

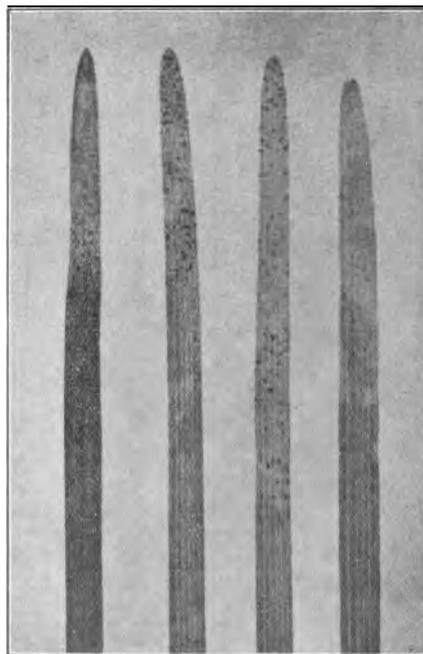


Fig. 8. — Pustules normales assez abondantes; tissu foliaire peu décoloré (*Degré 3*). (D'après HUNGERFORD et OWEN, idem).

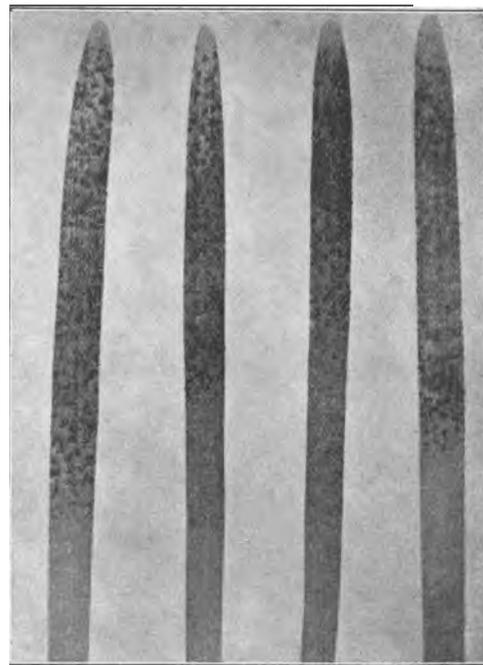


Fig. 9. — Abondantes pustules régulièrement dispersées sur tout le sommet des feuilles; pas de décoloration des tissus (*Degré 4*). (D'après HUNGERFORD et OWEN, idem).

Note	Degré de l'attaque	Surface couverte
0	Pas de rouille	nulle
1	Peu de rouille	1/10 à 1/4
2	Rouille légère	1/4 à 1/2
3	Beaucoup de rouille	1/2 à 3/4
4	Enormément de rouille	3/4 et plus

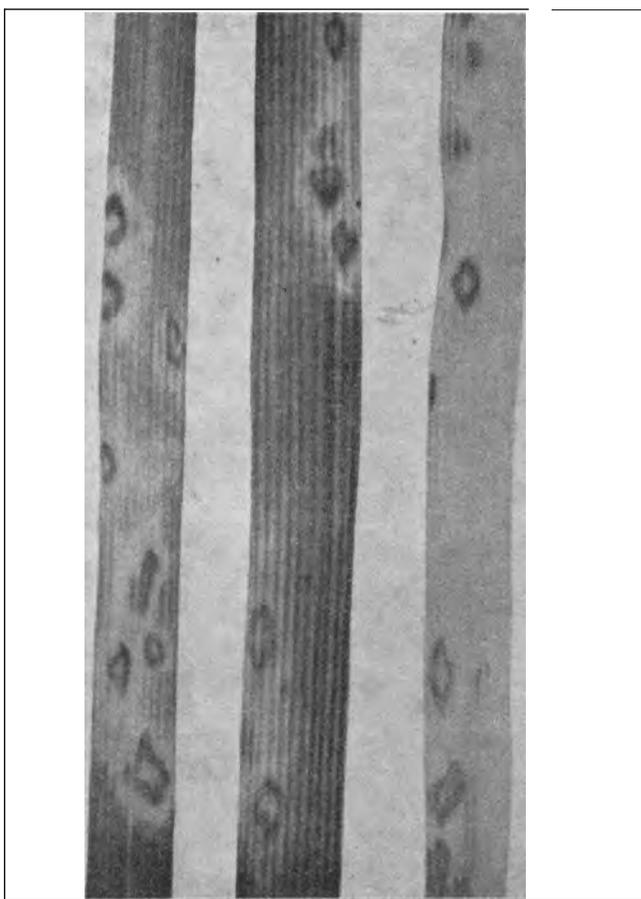


Fig. 10. — Forme 27 de la Rouille noire des chaumes, sur une variété d'Amidonier; centre nécrosé entouré d'un cercle de tissu vert. (D'après ALLEN, R. F. E., *Journ. of Agric. Research*, 32).

D'après ces spécialistes, les observations qui peuvent s'appliquer à toutes les espèces de rouilles, devraient s'étendre sur une période de trois ans et être le résultat d'une dizaine de pointages effectués à diverses périodes de la vie de la plante : depuis le gonflement du chaume (indiquant la présence de l'épi) jusqu'après la floraison. Les notes porteraient sur les divers organes de la

plante : limbe foliaire (examen de trois plantes par ligne, de quatre feuilles par plante et des 1^{er}, 2^e et 3^e tiers du limbe), gaine, chaume, épi et, éventuellement, graines.

Enfin, HUNGERFORD et OWEN (117), de la Station expérimentale de l'Oregon (E.-U.), font usage, dans leurs essais comparatifs de résistance à la rouille jaune (*Puccinia glumarum*), d'une méthode quelque peu analogue à celle de Ducomet-Foëx et qui, elle aussi, peut s'appliquer à toutes les rouilles. Ils expriment la résistance ou la susceptibilité comparée par la formule $a \times b$, où $a = \%$ de plantes attaquées et $b =$ le degré d'intensité de l'attaque (1 à 10), d'après la surface de la plante couverte de pustules, le maximum de susceptibilité étant par conséquent exprimé par 1000. Notons que ces observations sont faites au moment où la jeune plante a développé sa cinquième feuille et, une deuxième fois, au moment de l'épiaison complète.

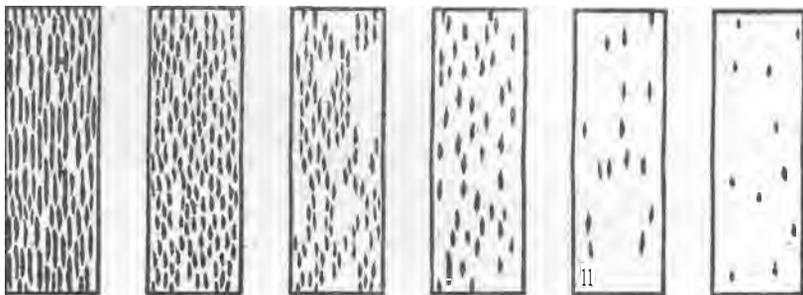


Fig. 11. — Echelle de six degrés d'attaque par la Rouille noire. (D'après MELCHERS et PARKER, Bull. 1046 du Dép. de l'Agric. des Etats-Unis).

On peut se demander à quoi sont dues ces réactions variétales vis-à-vis des lignées résistantes ou susceptibles des diverses races biologiques ou biotypes des rouilles en général, de *P. graminis* en particulier.

Les moyens de défense du Froment contre l'invasion mycélien sont multiples. HURSH (119) pense que ce sont les propriétés physico-chimiques du suc cellulaire, si différentes d'une variété à l'autre, qui jouent un grand rôle dans cette défense de l'organisme; c'est aussi l'avis de Ruth ALLEN (8g à 93) attribuant un rôle prépondérant à l'antagonisme chimique entre hôte et parasite : en un mot, les différences de réaction des variétés de froment vis-à-vis (les diverses formes biologiques de rouilles semblent être dues essentiellement

des phénomènes physiologiques. Faisons cependant remarquer que HURD (118), dans ses recherches sur *P. triticina*, a constaté l'absence de corrélation entre la concentration des ions H du suc cellulaire et la résistance ou la susceptibilité à la rouille.

Certains caractères morphologiques ou anatomiques peuvent cependant, d'après HURSH et ALLEN, intervenir dans une certaine mesure : le plus ou moins grand développement du tissu sclérenchymateux, ne laissant place qu'à d'étroites bandes ou à de petits îlots de collenchyme, où seul peut vivre le



Fig. 12. — Chambres humides utilisées lors des inoculations de jeunes plantules, en serre.
A = fin jet d'eau abaissant la température (D'après MELCHERS et PARER. *Bull. 1046*
du Dép. de l'Agric. des Etats-Unis).

mycélium (1), l'épaississement plus ou moins prononcé des membranes entre les cellules infectées, le revêtement pileux plus ou moins abondant des limbes foliaires, empêchant, lors d'une infection réduite, le mycélium d'atteindre les stomates, etc.

Technique des infections expérimentales.

Cette technique sera différente d'après qu'on expérimente *en serre* ou *en plein champ*. L'essai *en serre* s'impose si l'on veut étudier la réaction d'une variété ou d'une lignée vis-à-vis de telle ou de telle race physiologique ou, surtout, le comportement génétique de cette réaction chez des générations issues de croisements. L'essai *in situ* devient nécessaire du moment que l'on désire déterminer plus complètement et d'une façon plus approfondie la réaction *variétale* dans les conditions spéciales du milieu où la variété est appelée à vivre.

Ces deux séries d'essais, en serre et en plein champ, ne concordent pas toujours dans leurs résultats; c'est ainsi qu'une résistance *modérée* établie par un essai en serre doit le plus souvent être contrôlée par un essai sur place.

Inoculation en serre. — On peut infecter des plantules ou des épis. La technique de l'inoculation des *plantules* que j'exposerai ici en détail est celle qui fut employée par MELCHERS et PARKER (131), dès 1922, à la Station expérimentale du Kansas (Fig. 12) ; elle ne diffère que par quelques détails sans importance de celle suivie par STAKMAN et ses collaborateurs à la Station du Minnesota.

Chaque variété occupe une série de 15 pots à fleurs (de 7.5 cm.), à raison de 2 plantules par pot ; c'est la première feuille seule qui est inoculée avec des *urédospores* récoltées dans une boîte de Petri stérilisée et cela, par frottis, au moyen d'une aiguille aplatie, ou d'un petit scalpel, des limbes préalablement mouillés en les passant à plusieurs reprises entre les doigts trempés dans l'eau.

Les pots ainsi inoculés sont mis en incubation, pendant 48 heures, dans des « chambres humides » ; celles-ci peuvent être constituées par de simples « tubs », en fer recouverts d'une vitre et renfermant environ 1 cm. d'eau ; on utilise aussi des cylindres de la même matière, sans *fond*, d'un diamètre de 50 cm. et d'une hauteur de 35 cm. qu'on recouvre d'une vitre et qui reposent sur un lit de sable humide.

Ces récipients sont mis à l'ombre, à une température optimale de 18 à 21°C, une température de 25 à 35°C n'empêchant cependant pas la formation de pustules ; en cas d'une élévation exagérée de la température, les *récipients* peuvent être refroidis au moyen d'un jet d'eau (Voir fig. 12).

L'infection *en épi* se pratique sur des plantes développées en serre, au moment où l'épi est complètement dégagé de sa gaine (température nocturne de 10°C pouvant descendre à 2-4°C, température diurne ne *dépassant* pas 25°C) ; des inoculations répétées peuvent se faire sur la feuille supérieure, sur sa gaine, sur le pédoncule de l'épi, sur les glumes et même, éventuellement, sur les barbes (Fig. 13)

L'incubation se fait, *pendant* 48-72 heures, *dans de grandes* chambres humides,

(1) On sait qu'une riche fumure azotée provoque, les années à rouilles, une recrudescence locale de l'épidémie ; ne serait-ce pas en augmentant les masses *collenchymateuses* au détriment des tissus dont les cellules possèdent des membranes incrustées de lignine ?

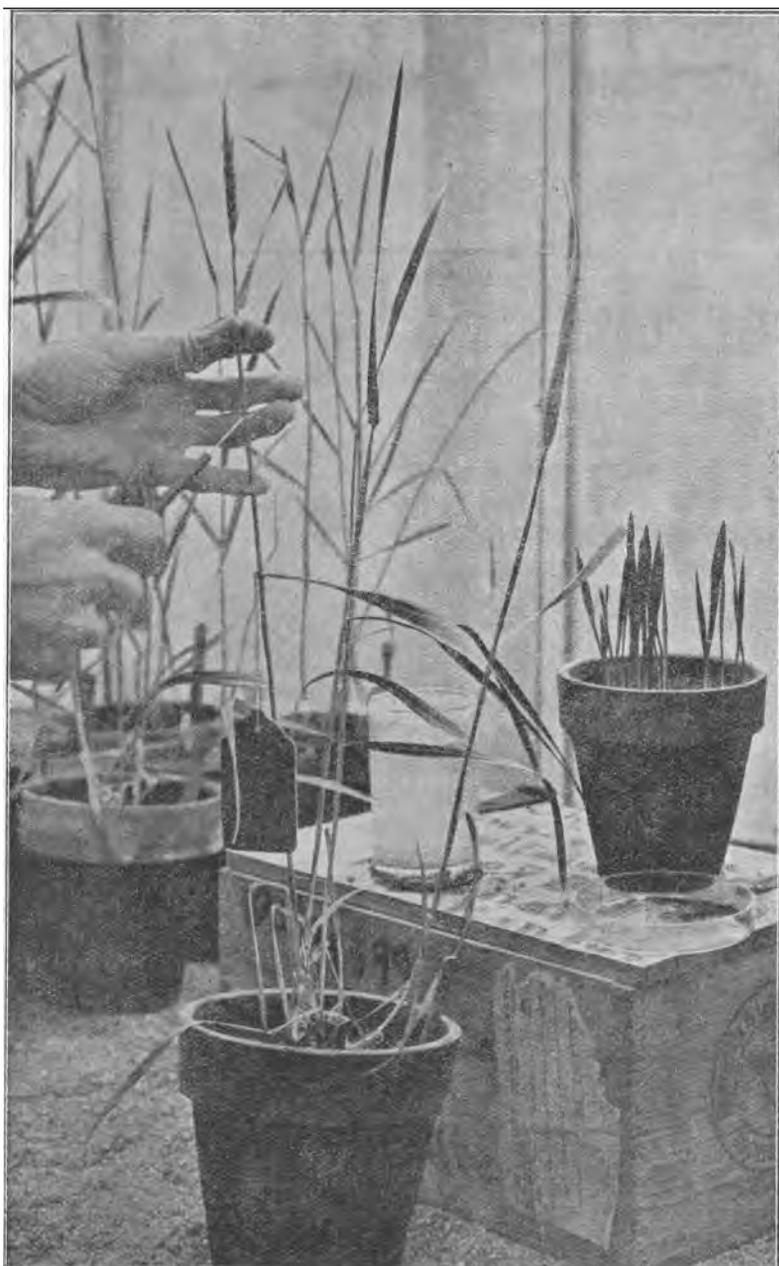


Fig. 13. — Technique de l'inoculation du froment en épiaison; à droite, plantules prêtes à être inoculées. (D'après **MELCHERS** et **PARKER**, *Bull. n° 1046 du Dép. de l'Agriculture des Etats-Unis*).

à parois en fer galvanisé, à plafond en verre, munies d'une porte et pouvant contenir une centaine de pots ; le fond en est recouvert d'une couche d'eau de 1-2 cm. ; en outre, des récipients plats remplis d'eau et suspendus au plafond, ainsi que de longues mèches humides, pendantes, maintiennent, dans la chambre, un air saturé de vapeur d'eau ; si la température devenait trop élevée, de l'eau ruisselant le long des parois la ramènerait à la normale.

Afin de ne pas être directement en contact avec l'eau recouvrant le fond, les pots qui renferment les plantes sont placés sur d'autres pots renversés.

HARRINGTON et AAMCDT (112) recommandent, dans leurs essais, de désinfecter à la vapeur la terre employée, de planter les graines à une profondeur uniforme, d'expérimenter avec une race de rouille à la fois, dans la même serre et dans des conditions toujours pareilles de lumière et d'eau.

Une nouvelle technique au point de vue de l'étude des infections de rouille, vient d'être expérimentée, à la Station centrale de Phytopathologie de Washington, par ZEHNER et HUMPHREY (1929) (156).

Il s'agit d'injections hypodermiques d'eau distillée tenant en suspension des urédospores de *P. triticina* ou de *P. graminis*. Les variétés de froment sous expérimentation ont été Hard Federation, Harvest Queen et Turkey; les injections furent faites, à la base des jeunes talles, au moyen d'une fine aiguille à injections hypodermiques. Une partie des plantules infectées fut placée dans une petite chambre d'incubation, les autres étant laissées en serre, sous conditions normales. Toutes les plantes injectées dans les deux lots développèrent d'abondantes pustules, alors que des lots de contrôle, infectés par les méthodes ordinaires (arrosage, mais sans frottement préalable) demeurèrent indemnes (Rouille brune) ou ne montrèrent que quelques rares pustules (R. noire).

L'expérience fut renouvelée plus tard sur des plantes en plein développement et cela, avec des résultats identiques : infection abondante chez les plantes injectées, absence totale de pustules chez les plantes arrosées avec de l'eau tenant en suspension les urédospores, même après mouillage préalable et passage des limbes entre les doigts.

Cette technique — qui avait déjà été appliquée auparavant à des recherches sur la carie — semble devoir prendre place dans l'étude des rouilles à côté des méthodes ordinaires d'infection; elle présente, entre autres avantages, celui de permettre, sans qu'on doive prendre des précautions spéciales, l'expérimentation simultanée avec des races biologiques différentes.

Expérimentation en plein champ. — Comme, dans beaucoup de régions des Etats-Unis, les grandes épidémies naturelles de rouilles sont plutôt rares, la nécessité d'établir des essais spéciaux s'impose. Dans ces essais, les variétés à examiner au point de vue de leur résistance ou de leur susceptibilité se suivent le long d'étroites bandes de terrain, en lignes de 1.50 m. à 2 m., avec intercalation d'un témoin très susceptible (la variété *Turkey*, au Kansas) qui fournira les spores. Les parcelles d'expérimentation sont entourées d'une bande de la variété « témoin », large surtout du côté des vents dominants ; en outre, afin de favoriser, tant parmi les plantes de la bordure et des parcelles « témoins » que parmi les variétés en expérimentation, la propagation de la maladie, on a recours à divers procédés : agitations ou brossages

répétés au-dessus des parcelles, mouillées au préalable, de gerbées de plantes fortement infectées, arrosages, le soir, et de préférence par temps couvert, humide, des plates-bandes mouillées, avec de l'eau tenant en suspension des **urédospores**, création de *centres d'infection* en déposant, par ci, par là, des récipients plats en fer galvanisé remplis d'eau et portant un certain nombre de pots garnis de plantules **infectées** ou de plantes inoculées en épi, en serre ou encore en inoculant directement, par frottis, quelques plantes éparpillées et en favorisant le développement éventuel de pustules par des arrosages pendant 48 heures et par l'inclusion des plantes inoculées sous un pot à fleurs renversé.

Faisons observer qu'il est hautement désirable, lors d'essais comparatifs de résistance aux maladies, que l'on opère sur des *lignées pures*, et non pas sur des variétés hétérogènes ou populations, et qu'il est indispensable que l'expérience soit répétée un certain nombre de fois pour chaque lignée, avec intercalation de « témoins » et qu'elle s'étende au moins sur une période de *trois années*.

ROUILLE JAUNE DES FEUILLES (*Puccinia glumarum*) (1)..

Des essais comparés, par inoculations *en serre*, ont été faits à la Station expérimentale de Cornwallis (Oregon), par HUNGERFORD et OWEN (117) : la technique suivie fut, à quelques détails près, celle de STAKMAN et de son Ecole : l'ensemble des plantules occupant un pot est partagé en *deux lots* par arrachage de certaines d'entre elles ou au moyen d'un fil posé sur la terre du pot, un lot étant inoculé, l'autre servant de contrôle.

L'infection artificielle se fait au moyen d'un petit scalpel, par frottis d'**urédospores** fraîches; contrairement à ce qui se passe chez *P. graminis*, l'inoculation se fait seulement à la face supérieure du limbe, avec une réussite de 100 %, alors qu'à la face inférieure n'apparaîtraient que de très rares pustules.

L'incubation (48 heures), se faisait, au début, sous des cloches, puis sous de grands cylindres renversés, à fond plat, finalement dans des cylindres métalliques, recouverts d'un verre à vitre et renfermant 5 cm. d'eau.

HUNGERFORD opérait souvent simultanément avec plusieurs races de rouilles dans la même serre, en des compartiments séparés par de la fine étamine.

ROEMER (10²) a entrepris, à Halle-sur-Saale, des recherches sur la rouille jaune, ayant surtout pour but de montrer, chez *P. glumarum*, comme chez *P. graminis* et *triticea*, la présence de races physiologiques nettement différenciées.

Ce chercheur fait remarquer (rd) que l'expérimentation avec *P. glumarum* est plus difficile qu'avec *P. graminis*; en effet, cette rouille réagit beaucoup plus fortement vis-à-vis d'une augmentation ou d'une diminution de **température** (2), d'humidité ou d'éclairement; en outre, ses **urédospores** ne conservent pas suffisamment longtemps leur faculté de germination. Ce n'est qu'après la

(1) « Gelbrost » ou « Streifenrost » des Allemands ; « Stripe rust », « Yellow rust » des Anglais.

(2) Cette dépendance de *P. glumarum* de la température (en serre et aux champs, au printemps et au début de l'été) a été démontrée aussi par STRAIN W. (147¹).

construction, en 1928, de deux nouvelles serres, où la température pouvait être maintenue entre 15° et 25° C., qu'**ALLISON** (93') put établir l'existence de *trois* biotypes (ou « races physiologiques ») européens de rouille jaune.

ROUILLE BRUNE (*Puccinia triticina*) (1).

Les américains (MAINS) (122-127) ont démontré, chez la rouille brune, la présence de 12 races biologiques. Cependant, des recherches importantes au point de vue de la création de lignées immunes ou très résistantes vis-à-vis de cette rouille n'ont pas encore été faites. La technique à suivre serait d'ailleurs celle qui vient d'être exposée pour la rouille noire des chaumes. SCHEIBE (137') admet la présence, en Europe, de quatre. races de la rouille brune, toutes quatre très virulentes (degrés d'attaque : 3-4).

JOHNSTON et **MELCHERS**, à la suite d'intéressantes recherches faites en serre, à la Station expérimentale du Kansas, ont établi que des variétés de froment se montrent bien plus résistantes à certains biotypes de rouille brune au stade d'épiaison qu'au stade plantule. Ces variétés possèdent donc une résistance *latente*, et, de ce fait, des formes intéressantes, hybrides et autre,, pourraient être éliminées si on se basait exclusivement sur des essais effectués sur jeunes plantes.

Comportement génétique du caractère « Résistance ou susceptibilité » aux rouilles.

Les premières observations concernant la transmission héréditaire des rouilles ont porté sur *P. glumarum*. Dès 1905-1907, **BIFFEN** (95-96), conclut à la suite d'hybridations effectuées entre des variétés immunes et susceptibles vis-à-vis de la Rouille jaune, à la dominance de la *susceptibilité* et au caractère monohybride des croisements. **NILSSON-EHLE** (7) fut amené, en 1908, à formuler d'autres conclusions après le croisement d'une lignée très résistante à la rouille jaune (0203 = **Extra-Squarehead**) par une lignée susceptible (0406 = **Bore**); à la F3, il observa une disjonction *intermédiaire* (2). Des croisements ultérieurs (9) lui montrèrent à la F1, le caractère intermédiaire de l'hybride et, à la suite des disjonctions *transgressives* (2) à la F2-3, le caractère *plurifactoriel* compliqué de la résistance aux maladies, alors que les nouvelles hybridations de **BIFFEN**, en 1912, (97) confirmèrent ses premières observations de 1907.

ARMSTRONG (g4), en 1922, observa, lui aussi, le caractère intermédiaire de l'hybride et, à la F2, la disjonction simple 1 : 2 : 1.

Mais ce fut surtout sur *P. graminis* et *triticina* qu'expérimentèrent les génétistes américains, après que, en 1911, l'anglais **EVANS** (105) eut reconnu la dominance, à la F1, du caractère susceptibilité, chez la Rouille noire. Voici d'ailleurs un tableau résumant les principales observations faites par les Américains concernant le comportement génétique du caractère « récessivité ou

(1) «*Braunrost*», des Allemands; «*Brown leaf rust*» des Anglais.

(2) Voir Tome I, p. 128.

susceptibilité » aux rouilles. Dans le but d'être plus complet, j'y ai ajouté les observations de Nilsson-Ehle, Biffen et Evans.

année	Observateur et référence bibliographique	Croisements	Comportement à la FI, du caractère		Formule de disjonction
			Résistance	Susceptibilité	

A. ROUILLE NOIRE DES TIGES.

1911	EVANS (105)		Récessif	Dominant	
1920	HAYES, PARKER, KURTZWEIL (114)	a) durum x <i>vulgare</i> b) <i>dicoccum</i> X <i>vulgare</i>	Rée.	Dom.	Plus. facteurs
1923	AAMODT (86)	Kanred x Marquis	Dom.	Rée.	3 :
1923	HAVES, AAMODT(113)	Marquis x Kota			Plus. facteurs
1924	CLARK (100)	Kota x Hard Federation	Réc.	Dom.	15 : 1
1925	HARRINGTON (111)	Mindum X Pentad	Dom.	Rée.	9 : 3 : 3 : *
1925	HAYES, STAKMAN, AAMODT (116)	a) Marquis X Kanred b) Marquis X Jumillo			3 : 1 15 : 1
1927	AAMODT (88)	Marquis X Kota x Kanred	Dom.	Rée.	3 .

B. ROUILLE BRUNE.

1926	MAINS, LEIGHTY JOHNSTON (127)	a) Kanred X Var. susceptible b) Malakoff x Webster c) Norka x CI 3756 d) Malakoff x CI 3778 Race biol. 12 » 5	Réc.	Dom.	
			Interm.	Interm.	1 . 2 .
			Dom.	Rée.	9 : 3 . 3 .
			Dom.	Rée.	9 : 3 : 3 : 1
			Rée.	Dom.	9 : 3 : 3 : *

C. ROUILLE JAUNE.

905	BIFFEN (95)	Rivett X Red King	Réc.	Dom.	3 : 1
1907	BIFFEN (96)	Var. immune X var. susc.	Réc.	Dom.	4 . 1
1908	NILSSON-EHLE (7)	Extra Squarehead X Bore	Interm.	Interm.	Plus. facteurs
1911	NILSSON-EHLE (9)	Croisements divers	Interm.	Interm.	Plus. facteurs
1912	BIFFEN (97)	American Club X Michigan Bronze	Réc.	Dom.	3 : 1
1922	ARMSTRONG (94)	Var. susc. x var. résis.	Interm.	Interm.	1 : 2 : 1

HARRINGTON (111-112) a effectué toute une série de croisements entre froments durs, résistants ou susceptibles à diverses formes biologiques de *P. graminis*, entre autres les suivants :

Kubanka 8	X	Pentad
un peu susceptible à la forme 34.		résistant à 34.
Mindum	X	Pentad
très résistant à la forme 1.		un peu susceptible à 1.

Dans les deux croisements, il constata la présence, chez les *généiteurs*, de deux facteurs de résistance indépendants, celui de *Kubanka*, dans le premier croisement, régissant une résistance moindre que celui, dominant, de *Pentad*, celui de *Mindum* se montrant, dans le deuxième croisement, nettement dominant sur le facteur « résistance légère » de *Pentad*.

HARRINGTON signale le fait que des influences du milieu peuvent modifier les réactions de la plante vis-à-vis de ces facteurs. JOHNSTON, lui aussi, opérant sur *P. triticina* a observé que des individus hétérozygotes susceptibles au stade de plantule se sont montrés résistants lors de la montée en tige et au stade de l'épiaison; il a constaté, chez certaines variétés, des fluctuations, qui pouvaient être de grande amplitude, dans les réactions en serre et a été frappé par le fait qu'une lignée plutôt susceptible telle année, en tel endroit, peut se montrer, une autre année ou en un autre endroit, beaucoup plus résistante. L'explication de cette variabilité ne pourrait-elle être cherchée, pour une grande part, dans les races biologiques de STAKMAN ?

Des croisements intéressants au point de vue génétique ont été faits, en serre, par MAINS, LEIGHTY et JOHNSTON (127), opérant sur *P. triticina* : ayant croisé *Malakoff* (variété susceptible à la race biologique 5 et résistante à 12) avec la lignée *C. I. 3778* (résistante à 5, susceptible à 12), ils ont observé, à la F1, la transmission héréditaire indépendante des deux résistances, celle de *Malakoff*, vis-à-vis de la race 12, se montrant dominante, alors que celle de *C. I. 3778*, vis-à-vis de la race 5, se montrait récessive, amenant à la F2 la disjonction : 9 individus résistants à 12, mais susceptibles à 5, 3 individus résistants à la fois à 12 et à 5, 3 individus susceptibles à la fois à 12 et à 5, 1 individu résistant à 5, susceptible à 12.

Un cas analogue se vérifia lors de leur croisement *Norka* (résistant à la race 12) X *C. I. 3756* (résistant à la race 5) ; mais, ici, les deux résistances se montrèrent dominantes, d'où à la F2 : 9 individus résistants à la fois à 5 et à 12, 3 individus résistants à 5, mais susceptibles à 12, 3 individus susceptibles à 5, mais résistants à 12, 1 individu susceptible à la fois vis-à-vis de 5 et de 12.

L'intérêt de ces croisements au point de vue de la création de formes résistantes — et nous y reviendrons — réside dans le fait de la possibilité de *combiner en un même individu, deux résistances différentes éparpillées sur deux généiteurs*.

Signalons, pour finir, comme cas intéressant au point de vue génétique, les résultats obtenus par AAMODT (88) après un triple croisement entre les variétés *Kanred*, *Kota* et *Marquis*, respectivement immune, modérément résistante et susceptible vis-à-vis de la race biologique 1 de *P. graminis* : l'immunité de *Kanred* s'est montrée dominante à la F1 et chaque F2 des croisements *Marquis X Kanred*, *Kota X Kanred*, *Marquis X Kota* répondait à la formule typique d'un monohybride 3 : 1; la réaction de ces trois variétés vis-à-vis de la race 1 est donc régie par une série alléomorphique de trois facteurs.

1 ethnique de la création de nouvelles lignées de froment résistantes aux rouilles.

Comme le dit très bien MAINS, le métabolisme des rouilles est certainement lié intimement à celui de l'hôte. Or, les variétés de froment se différencient-elles seulement par les produits finaux de leur métabolisme ou aussi par les produits intermédiaires, favorables ou défavorables aux rouilles ? Et le métabolisme des diverses formes de rouilles ne se différencie-t-il pas de la même manière ?

Quoiqu'il en soit, la création de formes résistantes à la plupart des races biologiques est chose compliquée. Cependant des résultats encourageants ont été obtenus, surtout aux Etats-Unis; voici d'ailleurs quelques points qui doivent attirer l'attention du sélectionneur et quelques étapes de cette amélioration :

a) Il faut travailler sur des *lignées pures* de froment et, autant que possible, avec des *racés biologiques* de rouilles, et cela, pendant plusieurs années.

b) Les résultats obtenus par infection artificielle en serre doivent être contrôlés par des essais en plein champ. On obtiendra ainsi des types possédant les *caractères culturaux* demandés; en faisant entrer ces types dans des combinaisons hybrides raisonnées, on créera des *lignées culturales synthétiques résistantes*.

c) On utilisera comme -géniteurs, outre les variétés de *vulgare* déjà connues comme étant plus ou moins résistantes, des froments *durs* et des *amidonniers*, qui se montrent généralement beaucoup plus résistants à la plupart des formes de rouilles que les *vulgare*. Mais, dans ces croisements, il faudra fréquemment compter avec des phénomènes de stérilité chez l'hybride. HAYES, PARKER et KURTZWEIL (1) ont observé jusqu'à 13 % de stérilité dans les grains de pollen (1), et 20 à 50 % de stérilité florale (en moyenne, 45 % dans les croisements *durum* X *vulgare* et 27 % dans *dicoccum* X *vulgare*).

d) Il faut essayer de combiner, dans quelques individus, au cours des générations qui suivent un croisement (F3-4-5), des résistances éparpillées sur deux géniteurs. On accumulera ensuite, chez ces hybrides, et cela par de nouveaux croisements, des facteurs de résistance à un nombre toujours croissant de races biologiques.

Les chercheurs américains ont obtenu déjà, sous ce rapport, des résultats encourageants :

HARRINGTON-AMODT : *Mindum* (résistant à 1) X *Pentad* (rés. à 34) : à la F3, 6 individus sur 110 montrèrent une résistance combinée à 1 et 34.

HAYES-AMODT : *Marquis* (rés. à 19) X *Kota* (immun vis-à-vis de 27): à la F3, 3 plantes sur 372 se montrèrent immunes à la fois vis-à-vis de 19 et de 27.

En vue de renforcer considérablement la résistance aux rouilles des froments de mars, qui couvrent les plaines immenses du Nord, la Station du Minnesota

(1) On reconnaît *microscopiquement* les grains de pollen stériles, en leur ajoutant, sur le porte-objet une goutte de fuchsine, puis une goutte d'acide lactique. A l'observation, les grains stériles se montreront petits, clairs, ratatinés.

(**HAYES-STAKMAN** et leurs collaborateurs), a créé, par des croisements successifs, des lignées nouvelles très résistantes.

Un premier croisement *Marquis* (froment de mars de bonne qualité, mais très susceptible aux rouilles) X *Jumillo* (froment dur, résistant) fournit un hybride *Marquillo*, résistant, sur champ, à diverses races biologiques. D'autre part, *Marquis* fut croisé avec *Kanred* (*vulgate* assez résistant) ; le produit de ce croisement fut l'hybride Hu. 1740, lignée immune, en serre et sur champ, vis-à-vis de 11 des 21 races physiologiques existant dans la région. Mais un nouveau croisement entre les deux récents hybrides : *Marquillo* X *Hu. 1740* donna quelques formes homozygotes cumulant les résistances des deux géniteurs. Celles-ci, en vue d'accumuler, dans une même lignée, de même qualité que le *Marquis*, le plus de facteurs possibles de résistance à un nombre toujours croissant de races biologiques, ont été, finalement, croisées avec *H 44*, hybride obtenu par un croisement *Marquis* X *Amidonnier*.

Nous pouvons représenter la succession de ces divers croisements par la formule :

[(*Marquis* X *Jumillo*) X (*Marquis* X *Kanred*)] X (*Marquis* X *Amidonnier*)

Un excellent géniteur *vulgate* pour créer des lignées résistantes à *P. graminis*, la rouille noire des chaumes, est la variété américaine *Webster* (142) qui s'est montrée résistante ou assez résistante à 19 des formes les plus virulentes de cette rouille et franchement résistante vis-à-vis de 5 formes auxquelles aucune autre variété de *T. vulgate* n'est résistante.

*
**

Pour nous résumer, l'amélioration du froment au point de vue de sa résistance aux maladies, et tout particulièrement de sa résistance aux rouilles, doit — comme le disait déjà, très bien, **AAMODT** (85) en 1922 — *envisager la possibilité de l'existence de formes physiologiques de l'organisme pathogène, et l'étude de leur distribution géographique et de la réaction des diverses variétés de froments vis-d-vis de ces races biologiques; la technique de cette amélioration sera, en même temps, dominée par le comportement génétique de l'interaction « hôte-parasite », ainsi que par la possibilité de combiner, dans une même variété ou lignée commerciale, la résistance sinon à toutes les races de rouilles, au moins à la majeure partie de celles-ci.*

Q. LA RÉSISTANCE A LA SÉCHERESSE.

Si, pour nos régions de l'Ouest, à climat maritime, habituellement humide, demandant des races de froment *hygrophiles*, à épi généralement dense, cette directive de l'amélioration n'a qu'une importance très relative, il n'en est plus de même quand il s'agit des régions à température estivale très élevée, à sécheresses habituellement prolongées, à sol souvent très perméable ou superficiel, comme on les rencontre au centre et au Sud de la France (Tarn, Vaucluse, Provence), en Italie, dans les grandes plaines de l'Europe centrale (« **Puzta** »

hongroise), dans les Etats Balkaniques, dans le Sud de la Russie et dans les steppes de l'Asie occidentale, aux Indes, dans certaines régions du Nord et du Sud africain, en Australie, aux Etats-Unis, au Brésil et en Argentine.

Dans ces régions, il faudra cultiver des formes *xérophiles*, à épi plutôt lâche, peu compact, formes adaptées à ces circonstances locales défavorables par des dispositions spéciales restreignant l'évaporation ou favorisant l'absorption de l'eau profonde. Comme beaucoup de ces régions à sécheresses estivales sont gratifiées, en outre, d'hivers rudes, on devra pouvoir y disposer de sortes à courte durée de végétation.

Quelques variétés créées par le professeur **STRAMPELLI** à la Station d'amélioration de *Rieti* (Italie), ont été très favorablement accueillies dans certaines de ces régions arides. Il en est de même des froments produits par les **HOWARD** à la Station de *l'usa* (Indes anglaises).

DUCELLIER (164), de la Maison Carrée (Algérie), a découvert en plein Sahara, à 1800 km. au Sud d'Alger, dans le massif du Hoggar, des formes de *Triticum durum* et *vulgare* — ainsi que des formes appartenant à des espèces nouvelles, non encore bien définies — hautement intéressantes par leur rendement très élevé et par leur courte période de végétation, mais, malheureusement, éminemment susceptibles aux rouilles dans des climats un peu plus septentrionaux; ces formes constituent, néanmoins, elles aussi, des géniteurs intéressants en vue de créer de nouvelles variétés résistantes à des sécheresses prolongées.

En Tunisie, l'accident le plus redoutable qui menace les céréales est, avec la verse, la dessiccation; aussi, une des principales directives que s'est imposée **BŒUF** (157-158) à la Station d'El *Ariana*, est la sélection de formes à appareil racinaire très développé et à parties aériennes plus ou moins réduites.

La résistance à la sécheresse a été de même une des grandes préoccupations des Stations américaines, chargées de créer des races de froment de mars pour les régions du Nord; le point de départ en fut (**CLARCK** (162) la variété australienne *Hard Federation*, déjà adaptée aux régions semi-arides du Pacifique et qui limite l'évaporation en réduisant, par *recroquevillement*, sa surface foliaire.

Une étude très approfondie du caractère « *xérophilie* », chez les céréales, et tout spécialement chez le froment, a été faite, ces dernières années, par **KOLKUNOW** (167), chargé de créer, pour le Sud de la Russie, des formes résistantes à la sécheresse (1). Avant de passer à l'exécution du programme imposé, **Kolkunow** étudia les moyens dont disposent les céréales pour réduire autant que possible le dommage dû à une diminution excessive d'eau dans les tissus. À ce point de vue, on a souvent attiré l'attention sur le caractère « *grandeur des cellules stomatiques ou de l'ostiole* » (2) (et sur la grandeur des cellules

(1) Un travail intéressant sur cette question, dû à la plume de MM. **BOLSOUNOFF J.** et **ORLOWSKY** (159) vient de paraître tout récemment dans le *Bulletin de l'Association Internationale des Sélectionneurs de plantes de la grande culture*. Vol. II, n° 4 (1929).

(2) **ORLOWSKY N. I.** (170), conclut, lui aussi, d'une série d'observations, à une corrélation très prononcée entre la petitesse des ostioles *stomatiques* et la résistance des froments à la sécheresse.

en général). Des essais en serre montrèrent tout d'abord à **Kolkunow** une corrélation réelle inverse entre le rendement et la longueur des stomates, comme le prouve le tableau ci-dessus :

Variétés et lignées	Longueur des stomates en μ	Coefficient d'évaporation	Rendement	
			en paille	en grain
Blé du Turkestan	63.2	3 ⁰⁹	18.4	5.84
— de Kuban	71.0	35 ⁸	18.32	4.26
— de Tschuda	89.5	488	16.11	1.01
— de Somuri	91.2	5 ²⁷	14.13	0.79
Blé Ulka, lignée 3	67.9		11.22	3.51
— — 4	74.7		6.69	1.03

Malheureusement, ces corrélations ne se vérifièrent pas entièrement dans les essais comparatifs exécutés en plein champ, aux diverses Stations de recherches. **KOLKUNOW** élucida le problème en y introduisant la notion de *l'énergie assimilatrice* et en établissant la règle suivante : *en présence d'une quantité normale d'eau, l'assimilation par la feuille verte est normale; mais à toute diminution de la quantité d'eau, dans les tissus de la plante, correspond une décroissance et même la cessation de l'énergie assimilatrice*. Celle-ci diminue donc tout d'abord chez les plantes à ostioles **stomatiques** très grands, mais bientôt les plantes à petites cellules commencent à souffrir à leur tour.

Kolkunow a clairement montré cet équilibre entre l'évaporation et l'assimilation dans une série d'essais établis au moyen de quatre lignées isolées, par sélection, dans une variété très connue de froment dur, le *Belotourka*, lignées possédant, chacune, une longueur **d'ostiole** bien définie, dont la valeur relative se montra constante d'année en année. Ne pouvant influencer l'humidité atmosphérique, **Kolkunow**, dans une première série de recherches, exécutée en vases de végétation, opéra avec des teneurs différentes, de la terre, en eau; les résultats sont enregistrés dans le tableau suivant :

Lignées	Longueur des stomates (en μ)	Rendement en grain		
		Humidité à 30 % de la capacité totale de la terre en eau.	60 %	75 %
132	65,0	5,7	9,7	19,0
155	63,0	8,2	13,0	14,0
73	61,5	8,6	19,7	11,3
189	59,0	11,2	12,5	6,5

Si, avec 60 % d'humidité, les lignées 155 et 189 ont fourni des rendements très semblables, il s'agit là d'effets presque identiques dus à des causes différentes : excès d'évaporation, par suite de la grandeur des ostioles, chez 155, diminution directe de l'activité assimilatrice par suite de la petitesse des pores, chez 189. Remarquons qu'avec une humidité égale à 30 % seulement, c'est la lignée 189, c'est-à-dire celle qui possède les ostioles les plus réduits, qui a

donné le rendement le plus élevé, grâce au fait qu'elle a perdu beaucoup moins d'eau par évaporation et qu'ainsi elle a continué à assimiler plus énergiquement que la 132. Les conditions étaient renversées dans l'essai accusant 75 % d'humidité.

Kolkunow a confirmé ces observations par une deuxième série d'essais, où les semis étaient effectués à des dates successives :

Lignées	Longueur des stomates (en μ)	Rendement en grain		
		Semis 29 / 4	Semis 9 / 5	Semis 18 / 5
132	65,0	23,3	12,8	11,1
155	63,0	23,6	15,2	10,2
73	61,5	15,6	17,1	15,0

Lors de la première série des semis, l'air étant saturé d'humidité et la température plutôt basse, ce sont les lignées à grandes cellules qui se sont montrées les plus fertiles; au contraire, à l'époque des semis tardifs, la saison étant plus avancée, l'air était plus sec et plus chaud, les lignées 132 et 155 ont souffert par excès de perte d'eau et, par conséquent, par diminution de l'énergie assimilatrice.

Trois directives devront donc constituer la base d'une sélection en vue de la résistance à la sécheresse : « *bilan eau* » le plus favorable possible (rapport : « Absorption d'eau par les racines et transport de celle-ci par les vaisseaux de la tige » sur « Evaporation par les feuilles »), grande *énergie assimilatrice*, *rendement* élevé. Toute amélioration dans cette direction doit donc compter deux étapes : sélection *anatomico-physiologique*, suivie d'une sélection *agronomique*.

Aussi **Kolkunow**, après quelques tâtonnements, s'est-il arrêté à la technique suivante : Choix de plantes possédant la plus grande surface foliaire possible (assimilation !) — Parmi ces plantes, sélection d'après la résistance à la sécheresse (bilan eau le plus favorable ! — La plus petite évaporation par *unité* de surface !) — Finalement, sélection d'après le rendement. Il estime qu'il est difficile d'arriver au but par simple sélection *généalogique*; il est d'avis que le croisement entre des formes à petites cellules, d'une part, et des variétés à grande *surface* foliaire, d'autre part, mènera plus rapidement, plus aisément et plus sûrement à la création de races résistantes à la sécheresse.

Signalons encore que la façon dont les céréales réagissent vis-à-vis du *flétrissement permanent*, réaction qui est en relation directe avec le *xérophylisme* est, depuis quelques années, l'objet de recherches suivies de la part de certains expérimentateurs russes : **MAXIMOW** (169), **SAWORTIN**, **TUMANOW**, **BOLSUNOW** et **OSSELEDETZ** (160). Ces derniers ont étudié, à l'Institut d'Amélioration des Plantes de Kiew, les meilleures méthodes techniques de cette expérimentation en laboratoire ; d'après ces auteurs, la méthode la plus exacte d'opérer serait de maintenir les plantes, à divers stades d'un cycle végétatif complet (premier développement, tallage, épiaison), dans un état de flétrissement complet et de déterminer les régressions correspondantes du rendement. On pourrait encore,

méthode plus brève, amener les plantes jusqu'au stade de dessiccation et établir leur pouvoir de « reviviscence ». Quoiqu'il en soit, **BOLSUNOW** et ses collaborateurs ont pu établir, entre des froments d'hiver cultivés en pots, des différences **variétales** très nettes en provoquant leur flétrissement au stade du **tallement**.

Les récipients doivent rester sans eau le temps nécessaire pour que, les 2 ou 3 derniers jours de l'expérience, l'humidité soit voisine de 0 (2 à 0 % de la capacité totale en humidité). Il est à conseiller de cultiver une plante de chaque variété dans un même vase de végétation et de protéger les plantes arrivées en **dernier** stade de développement contre l'action nocive des rayons directs du soleil.

Une **intéressante** modalité de la méthode est l'observation de plantules (dès l'apparition de la deuxième feuille) sur du papier-filtre, pendant seize jours, en les privant de toute eau pendant 3-5 jours et le dénombrement des plantes mortes 4-5 jours après cessation de la sécheresse.

Mentionnons, pour finir, que **MAXIMOW** (169) conclut, entre autre, que les caractères morphologiques envisagés jusqu'ici (cuticule épaisse, revêtement cireux, pubescence, *stomates* petits (1) et peu nombreux) ne sont pas essentiellement caractéristiques,

D'autre part, **DRAGHETTI** (163), **HEUSER** (165) et **WESTERMEIER** (171) ont établi récemment certaines corrélations directes entre la structure anatomique de la plante et certains caractères d'ordre physiologique, entre autres entre la petitesse des cellules (*stomates*) et le degré de précocité.

Comportement génétique du caractère « résistance à la sécheresse ». —

CHRISTIANSEN-WENNIGER (161) ayant croisé la variété **Kujawi** de *T. vulgare* avec un amidonnier, constata que le nombre de *stomates* par mm², qui était plus petit chez le géniteur *dicoccum*, se montrait intermédiaire à la **F1** ; il en était de même du volume de vapeur d'eau émis par dm² (en vase de végétation) : si ce volume chez **Kujawi**, était représenté par 100, il était de 125 chez l'amidonnier et de 115 à la **F1** ; à la **F2** apparaissait une disjonction transgressive typique (de 87 à 145), signe, du caractère **multifactoriel** de cette émission.

10. RÉSISTANCE A L'ACTION DES SOLS TROP SALINS.

Cette directive est à envisager dans certaines régions où l'accumulation de sels rend l'exploitation du sol techniquement très difficile.

En Hongrie, où il existe encore plusieurs de ces régions, **FLEISCHMANN** (172) a réussi à créer, par des croisements appropriés, des lignées montrant une résistance remarquable à ces concentrations salines. D'un de ses croisements entre une lignée de qualité, **F244**, et la variété **Szekacs 1**, à haut

(1) La corrélation constante entre l'intensité de l'évaporation et le nombre et la longueur des *stomates* avait déjà été mise en doute, en 1921, par **CHRISTIANSEN** (161) ; cet auteur admettait cependant une relation entre l'émission de vapeur d'eau par les feuilles et le développement du système racinaire.

rendement, il est sorti une lignée nouvelle, F481, qui s'est montrée très fertile sur un sol très alcalin (pH se rapprochant de 9), accusant 0,07 % de Na^+CO^- à une profondeur de 70 cm. et 0.36 à 0.47 % de sel total jusqu'à 75 cm. de profondeur. Les cendres totales des graines de la récolte, provenant de ce sol, contenaient jusqu'à 3.63 % de Na, montrant ainsi la grande capacité d'absorption de ces graines vis-à-vis des sels (1). Cette lignée, à grain petit, s'est montrée très précoce et possède la faculté de taller abondamment, même étant semée dru; la jeune plante couvre ainsi rapidement le sol, empêchant celui-ci de s'encroûter et de se crevasser.

11. LA PRÉCOCITÉ DE MATURATION.

Dans les régions à climat continental, a été chaud et sec, où, à l'époque normale de la maturité, des brusques élévations de température sont à craindre, la précocité de maturation est une des directives importantes de l'amélioration du froment; il s'agit, en effet, de hâter autant que possible cette maturité, pour qu'elle puisse s'achever avant que ces « coups de chaleur », intervenant à un moment où la graine est encore à l'état laiteux, n'amènent l'échaudage de celle-ci. Ce danger va souvent de pair, d'ailleurs, avec celui de fortes attaques de rouilles.

Mais même dans nos régions à climat maritime, où les questions de l'échaudage et des rouilles tardives se posent, certes, mais pas avec la même acuité, les variétés précoces sont très favorablement accueillies pour diverses raisons: elles permettent, en effet, de mieux sérier les travaux de la ferme, d'activer les façons préparatoires aux emblavements d'hiver et de profiter des prix généralement rémunérateurs dont jouissent, sur le marché, les premières récoltes.

Comme base de détermination du degré de précocité de diverses lignées en essai comparatif, on pourrait utiliser la *durée totale de la végétation*, c'est-à-dire le nombre de jours à partir du semis jusqu'à la maturité, à condition toutefois que les lignées en observation aient été semées, autant que possible, le même jour, sinon la date de levée serait une base d'appréciation plus saine. Mais quand il s'agit — cas normal — de devoir établir la date *exacte* de maturité chez des lignées très nombreuses, on se heurte à de grandes difficultés.

Miége (177), expérimentant, au Maroc, pendant cinq années consécutives, plusieurs centaines de variétés *pédigrées*, a établi les rapports existant entre les deux phases de la végétation: semis-épiaison et épiaison-maturité. A titre documentaire, je signale que la durée totale de végétation fut de 175 à 185 jours pour les froments précoces, de 185 à 200 jours pour les lignées de précocité moyenne et de 200 à 210 jours pour les tardives. Ces recherches de **Miége** lui ont montré l'existence d'une proportionnalité inverse entre les

(1) Un cas analogue se présente pour certaines plantes bulbeuses qui croissent sur les *kopjes* à minerais de cuivre du Katanga (Congo belge): leur végétation est absolument normale, malgré que leurs tissus à réserves sont vraiment gorgés de cuivre.

durées des deux périodes de végétation, ainsi que celle d'une corrélation positive étroite entre la durée totale de la végétation et celle de la phase *emis-épiaison*. Or, la date de l'épiaison est un fait plus aisément et plus exactement contrôlable que celle de la maturité.

Sous ce rapport, les conclusions de toute une suite d'observations faites par FLORELL (175), en Californie, sont des plus intéressantes : d'après lui, il y aurait concordance, dans une lignée pure, entre la date du début de l'épiaison et, mieux encore, entre celle de l'apparition du premier épillet et la date de maturité. Si cette corrélation se montrait à peu près générale, nous posséderions là une méthode très facile, très rapide pour établir le degré de précocité d'une lignée. Cette relation semble se réaliser chez nous; Miége la signale également au Maroc. STEPHENS (178) l'utilise comme index dans ses croisements.

Comportement génétique du caractère « Précocité ».

Tous les génétistes qui ont étudié la façon dont se comporte ce caractère quand il entre dans des croisements, sont d'accord pour affirmer sa dominance plus ou moins complète à la F1. [Voir BIFFEN (177), MEUNISSIER (65), TSCHERMAK (3), FREEMAN (2^e)1.

L'observation des F2 semble indiquer la présence d'un seul facteur. FLORELL (175), après un croisement *Sunset* (var. très précoce) X *Marquis* (var. mi-précoce), obtient la disjonction 3.09 (formes précoces): 0.91 (individus plutôt tardifs). STEPHENS (178), après des F1 plutôt intermédiaires (plus proches cependant du géniteur précoce), observa, aux générations suivantes, des disjonctions *intermédiaires*, à amplitude plus ou moins forte, ainsi que des disjonctions nettement *transgressives*; il conclut à l'interaction de facteurs multiples à effets cumulatifs.

12. LA COLORATION DE L'ÉPI.

Il existe, pour les épis de froment, trois couleurs fondamentales : le *noir*, le *brun* et le *jaune*, ou, comme on dit souvent, le *gris*, le *rouge* et le *blanc*, les épis blancs étant souvent désignés sous le nom d'épis « non colorés ». KAJANUS (6) distingue, parmi les épis bruns, des épis rouge-brun (brun foncé) et jaune-brun (brun pâle).

Ces colorations ne sont typiques que chez les épis qui ont mûri sous des conditions optimales d'insolation; elles sont d'ailleurs sous une certaine dépendance du milieu extérieur. D'après les recherches de LEWICKI (187), le manque absolu de lumière ou une diminution considérable de celle-ci empêchent la formation des pigments noirs et rouges, sans cependant arrêter la fécondation et le développement du grain. Certains composés minéraux azotés augmentent le degré d'intensité de la pigmentation; à ce point de vue Lewicki signale, entre autres, le fait de l'apparition, chez une variété de froment blanc, d'une coloration rouge clair bien distincte, ce qui démontrerait l'exactitude des vues de KIESSLING (185), affirmant que les épis blancs renferment tous des traces de colorant.

Quoi qu'il en soit, il est souvent très difficile, impossible même — comme le

pensent quelques observateurs (KIESSLING, KAJANUS, LEWICKI) — de distinguer certains épis d'un rouge très pâle entre des épis non colorés (1).

Faisons observer qu'il n'y a aucune corrélation quelque peu stable entre la présence de l'une ou l'autre de ces colorations et celle des principaux caractères physiologiques du froment : résistance au froid, aux maladies, précocité, etc.

Comportement génétique du caractère : « Coloration des épis ».

Dans les croisements où interviennent des froments à épis noirs, rouges ou blancs, le noir s'est toujours montré plus ou moins dominant sur le rouge ou le blanc et celui-ci toujours récessif vis-à-vis des deux colorations. A la F2, les disjonctions (colorés: non-colorés) sont généralement simples: 3 : 1, 1 : 2:1, 15 : 1; en voici une brève nomenclature

Observateur	N° biblio-graph.	Année	Croisement	F1	E2	Observations
BIFFEN	1 ^s	1905	noir X jaune	noir	3* : 1	* ± noirs.
NILSSON-EHLE	8	1909	brun X jaune	intermédi.	3: 1 ^{re} 5: 1	
MALINOWSKI	188	1914	rou.-brun X jaune	intermédi.	1 : 2 : 1	
KAJANUS	5	1923	brun X brun	brun	15:1	15 brun ; 1 jau.
LEWICKI	187	1925	noir X blanc	gris	3:1	
CLARK, HOOKER	184	1926	brun X blanc	brun ou intermédi.	3:*	
Divers			brun X jaune	id.	3:1	

LEWICKI (187), a observé que *noir X rouge* peut donner du *blanc*, que *blanc X blanc* peut donner du *rouge clair* et que le noir ne contient pas de facteur du rouge, contrairement à ce qui a été constaté par KAJANUS qui, après un croisement *noir X jaune*, a observé l'apparition d'épis rouge-brun.

Le génétiste polonais se basant sur les données exposées plus haut, est d'avis qu'un certain degré de pigmentation rouge existe chez la plupart des épis blancs; pour exprimer les diverses disjonctions, il admet l'interaction de divers degrés de pigmentation exprimés par les nombres 10 à 1, l'homozygote rouge très foncé étant 10.10 et le blanc (rouge très clair) 1.1, l'hybride de la première génération (10.1) se disjoignant, à la F2, d'après la formule 1 (10.10): 2 (10.1) : 1 (1.1) ; en cas de *dihybridisme* (10.10.10.10 X 1.1.1.1), la F1 (10.1.10.1) donnera des gamètes suivants : 10.10 — 10.1 — 1.10 — 1.1.

Cette théorie de LEWICKI avait déjà été proposée, en 1914, par KIESSLING (185), qui admettait un facteur complexe B, totalisant un grand nombre de

(1) LEWICKI (186) indique un réactif permettant d'identifier les épis qui renferment un minimum de pigment et ceux qui en seraient complètement dépourvus : on dissout 10-12 parties de KOH pur dans 80-90 parties d'alcool éthylique à 20-40 %, on filtre; les épis mis en contact pendant quelques instants avec cette solution, se colorent intensément en rouge, s'ils renferment une quantité quelconque, si petite qu'elle soit, de pigment; les autres restent incolores.

valeurs partielles, celles-ci **mendélisant** indépendamment et possédant chacune leur valeur propre.

13. LA PRÉSENCE OU L'ABSENCE DE BARBES.

L'énorme majorité des froments cultivés dans les régions froides, à climat maritime, de l'Europe occidentale, sont des variétés mutiques, sans barbes; au contraire, la presque totalité des engrains, amidonniers, froments doux et **poulards**, ainsi que certaines formes **continentales de vulgare** (Allemagne, France, Italie, Hongrie, Pologne, Russie) sont munis de longues arêtes prolongeant la nervure dorsale des **glumelles** inférieures qui entourent les deux fleurs basales d'un épillet.

La présence de barbes n'est nullement en corrélation de quelque importance, **soit** positive ou négative, avec les divers caractères physiologiques qui, chez le froment, ont comme aboutissement le rendement; tout au plus, peut-on dire que les formes barbues, souvent précoces, sont des formes **xérophytiques**, adaptées à des climats et des sols plutôt secs.

Comportement génétique du caractère : « Présence ou absence de barbes ».

Voici un tableau résumant les conclusions de quelques observateurs :

Observateurs	N° de la bibliographie	Année	Croisement	Fi	F2	Observations
BIFFEN HOWARD A. et G.	1 ³ 4	1905 1912/16	Barbu X mutiq.	Mutique	—	(1) Un peu aristé.
				Interméd. (1)	3 : 1-1 : 2 : 1 — 15 : 1	
NILSSON-ÉLHE	191	1920	Barbu X mutiq	Mutique	3 :	(2) Allélomorphisme mult.
			— X %aristé	½ aristé	3 : 1 (z)	
MALINOWSKI CLARK	190 100	1922 1924	½ aristé X mut.	Mutique	3 : 1	(3) 15 barb. : 1 m. (4) Arêtes de 3 à 20 mm.
			Barbu X mut.	Barbu	15 : 1 (3)	
MEYER GAINES-SIN- GLETON	14 ² 110	1925 1925	Kota X Hard	Interméd. (4)	au moins z	(5) Arêt. courtes aux épill. sup.
			Federation		facteurs.	
CLARK-HOOKER	184	1926	Mut. X barbu	Interméd.	3 : 1 — 1 : 2 : 1	(5) Arêt. courtes aux épill. sup.
			Marq. X Turkey	Interméd. (5)	2,5; 1	
			Hard Federat. X Marquis	Interméd.	3 : 1	

Nous pouvons conclure que la dominance plus ou moins complète du caractère « *Absence de barbes* » est la règle : une seule exception a été enregistrée, depuis 1905, par **MALINOWSKI**, cas anormal, non encore expliqué. Très souvent, à la F1, les épis sont munis, aux épillets supérieurs, de courtes arêtes de 5 à 30 mm .

CLARK (100), au point de vue de la longueur des arêtes, a constaté l'apparition, à la F2, de *cinq classes* : épis mutiques, épis munis de courtes arêtes

aux épillets supérieurs, épis portant de courtes arêtes sur toute leur longueur (3-40 mm.), épis à vraies barbes, mais courtes (15-50 mm.), épis barbus (30-80 mm.); ces deux dernières classes se montrèrent récessives vis-à-vis des trois premières. Aucune des deux classes extrêmes ne fut entièrement homozygote; aussi Clark admet-il la présence d'au moins *deux* facteurs déterminant la présence d'arêtes.

Les HOWARD (4) avaient déjà observé, à la F3, quatre types homozygotes : des plantes mutiques (*bf*), des individus à épis dont les 2/3 de la longueur étaient garnis de courtes arêtes (*bF*), des plantes à arêtes apicales, dont une longue (*Bf*) et des individus barbus (*BF*). Vu la *dominance* du caractère « Absence de barbes », KAJANUS (6), au lieu d'adopter la terminologie des Howard (deux facteurs pour la présence de barbes), propose d'admettre plutôt l'interaction de deux facteurs « *inhibiteurs* » (*N1* et *N2*) du caractère « Présence de barbes »; le fait que le croisement entre deux froments à épis portant quelques courtes arêtes apicales, peut donner lieu à l'apparition de plantes barbus, s'expliquerait par la disjonction : $N1N1\ n2n2\ X\ n1n1\ N2N2 = (F1)\ N1n1N2n2 = (F2)\ 9\ N1N2$ (mutiques): 6 (*N1n2* *n1N2*) (plus ou moins aristés): 1 *n1n2* (barbus).

Signalons un cas curieux d'*allélomorphisme multiple*, étudié par NILSSON-EHLE (191), où des combinaisons hybrides, dans lesquelles entrent, comme géniteurs, des individus homozygotes mutiques, *semi-aristés* et barbus, fournissent, toutes, la disjonction normale d'un monohybride, 3 : 1.

14. PRÉSENCE OU ABSENCE D'UN REVÊTEMENT VELOUTÉ DES ENVELOPPES FLORALES.

Certaines variétés de froment ont les enveloppes florales (glumes et *glumelles*) recouvertes d'un duvet plus ou moins abondant et, le plus souvent, très régulier, quoiqu'on rencontre des revêtements différenciés quant à la longueur ou à la forme du duvet. Comme type de froment à épi velouté, citons le *Benefactor*, variété introduite d'Angleterre après la guerre. Pour nos régions à climat maritime, ces variétés veloutées ont le très grand inconvénient de ne sécher que très lentement après récolte et de germer ainsi facilement en *âizeaux*, quand la maturité coïncide avec une période de pluies persistantes.

Comportement génétique du caractère : « Absence ou présence d'un revêtement velouté ».

Des observateurs américains ont signalé des cas de « *liaisons* » (1) entre les caractères « présence de barbes » et « présence d'une pubescence aux *nœuds* » du chaume. LOVE et CRAIG (194), après un croisement *Velvet node* (nœuds pubescents, épis barbus, lisses) X *N. Columbia* (nœuds glabres, épis mutiques, lisses), observa une F1 à épi mutique, velouté et à *nœuds* pubescents. A la F2, tous les individus barbus avaient, aux chaumes, des *nœuds* pubescents; il en fut de même de la F3, à l'exception de *deux* individus.

GAINES et CARSTENS (192), observèrent le même phénomène après un

(1) Voir Tome I, p. 129.

croisement *HI 128* (épis mutiques, chaumes à **nœuds** pubescents) ; à la F2, toutes les formes barbues, à l'exception de deux, avaient des tiges à **nœuds** veloutés. L'apparition de ces rares individus barbues et à **nœud** glabres peut être le fait de la rupture de la « liaison factorielle » : **barbes-nœuds** pubescents, à la suite de quelques « enjambements chromosomiques » (« crossing-over » des américains) (1).

Voici un tableau résumant les observations qui ont été faites sur ce sujet :

Expérimentateur	N ^o bibliogr. A. k.	Année	Croisement	F _i	F ₂	Observations
BIFFEN	1 ³ -183	1905 et 1916	<i>vulg.</i> velouté x <i>vulg.</i> lisse. <i>turgidum vel.</i> x <i>vulg.</i> lisse	Velouté Velouté	3 : 1 3:1	
HOWARD	4	1912-1915	deux revêtem. veloutés différents X lisse.	Velouté	15:1	Quelques individus montrèrent les 2 espèces de duv. mélangées
MALINOWSKI	188	1914	duv. X lisse.	Interm.	1 : 2 : 1	Duv. long : Duv. court : lisse.
KAJANUS	5-6	1913,1926/27	<i>vulg. vel.</i> X <i>vulg.</i> lisse.	Velouté	1 : 2 : 1	Même facteurs de pubescence (H) etc. <i>vulgare</i> et <i>turgidum</i> .
Divers	—	—	<i>vulg.</i> lisse x <i>turgidum</i> pubesc. <i>vulg.</i> x <i>vulg.</i> <i>Spelta</i> x <i>vulg.</i> <i>Spelta</i> x fr. div.	Velouté ou j vel.	3 : i	L'intensité de la pubescence forme souvent une variation continue .

15. LE DEGRÉ DE FERMETURE DES ENVELOPPES AUTOUR DES GRAINES.
L'ÉGRENAGE SPONTANÉ.

C'est un fait d'observation courante que certaines variétés égrènent beaucoup plus facilement, sur le champ, que d'autres, soit encore sur pied, quand la récolte, pour l'un ou l'autre motif, doit être retardé, soit en gerbes, pendant les multiples manipulations que celles-ci doivent subir de la moisson au battage. La mauvaise fermeture des **glumelles** autour de la graine est un caractère nettement **variétal**, héréditaire ; toute lignée accusant ce défaut doit être rigoureusement éliminée.

Au point de vue génétique, la fermeture **solide** des enveloppes semble, d'après une observation des HOWARD, un caractère **récessif**.

(1) Voir Tome I, p. 132.

La dominance du caractère « fermeture lâche des **glumelles** autour de la graine » a été encore établie, récemment, par **LEWICKI** (195); celui-ci, après un croisement entre une variété mutique de *T. vulgare* et une sorte barbue, observa, à la F₂, chez le groupe barbu, une tendance très forte à l'égrenage spontané (95 %, contre 65 % dans le groupe mutique).

16. LA PRÉSENCE D'ÉPILLETES STÉRILES.

On constate souvent, à la base des épis, et à leur pointe, la présence d'un certain nombre d'épillets stériles : c'est un défaut qui affecte, le plus souvent, les vieilles races locales et qui, dans certaines limites, est transmissible par hérédité.

L'avortement des fleurs des épillets, en dehors de la base ou du sommet, amène de la *lacunosité*, phénomène qui peut être purement accidentel, mais qui, principalement chez d'autres céréales, comme l'orge et le seigle, constitue souvent un défaut héréditaire.

17. LA COLORATION DU GRAIN.

Deux colorations fondamentales sont à enregistrer chez les graines de *Triticum* : le *rouge* (appelé aussi *brun*.) et le *blanc* (appelé aussi *jaune*) (1).

Pour ces colorations, on peut rencontrer divers degrés d'intensité, d'après l'accumulation plus ou moins grande de pigment dans le tégument interne de la graine (**HAYES**, etc. — 197) (2).

D'autre part, ces colorations peuvent aussi être modifiées ou, plutôt, semblent modifiées par la constitution physique de l'endosperme : un certain degré de « *vitrosité* » renforce la coloration, de telle façon qu'un grain blanc, à cassure vitreuse, cornée, donnera souvent l'illusion d'être coloré en un brun plus ou moins foncé. Cette interdépendance de la présence ou de l'absence de pigment dans le tégument et de la constitution physique de l'endosperme, amène de la confusion dans les déterminations des couleurs chez les grains de froment. Il faudrait qu'à côté de la coloration, définie, si nécessaire, par l'adjonction des qualificatifs « foncé » ou « clair », soit énoncé aussi l'aspect de l'intérieur de la graine, aspect pour lequel **HAYES** (197) propose l'échelle suivante : vitreux (corné), *subvitreux* (subcorné), *subfarineux*, farineux, appellations correspondant, respectivement, aux conditions physiques suivantes : graines uniformément vitreuses, 2/3 des graines vitreuses et 1/3 à texture farineuse, ou toutes les graines plus ou moins vitreuses, mais à plages farineuses (« *mitadins* »), 2/3 des graines farineuses et 1/3 vitreuses ou toutes les graines plus ou moins farineuses, mais avec de petites parties vitreuses (« *mitadins* »), graines uniformément farineuses.

(1) Chez quelques formes, assez rares, spécialement chez *T. durum*, on a observé une coloration *violette* (pourpre) de la graine : celle-ci est due à la présence d'*anthocyanine* dans l'assise chlorophyllienne du péricarpe.

(2) En vue de la différenciation des degrés de coloration, **CHMELAR** (196) perfectionna la méthode de Pieper au « *Chlorophénolmercure* », en employant de l'eau distillée au lieu de l'eau de conduite; la coloration gagnait beaucoup en clarté.

NILSSON-EHLE a observé une structure différente du tégument interne, d'après que la graine est rouge ou blanche : chez la graine rouge, ce tégument, relativement épais, possède *deux* assises cellulaires, à inclusions brunâtres et à membranes parfois plus ou moins colorées, alors que le tégument de la graine blanche est plutôt réduit, mince, sans structure, hyalin ou possède quelques rares corpuscules éparpillés.

D'autres observations faites par le distingué génétiste suédois (199) **montreraient** l'existence d'une corrélation positive entre la couleur rouge de la graine et un retard dans la faculté germinative immédiatement après la récolte, les graines blanches germant plus rapidement que les graines rouges et surtout plus rapidement que les semences rouge foncé.

Comportement génétique du caractère « couleur des graines ».

Expérimentateurs.	Nombre bibliogra.	Année.	Croisements.	F1	F2-3.
BIFFEN	1*	1905	Divers	I Grain coloré.	3 : 1
NILSSON-EHLE	8-9	1908; 1909 / 11			3:1;15:1;63:1
HOWARD A. et G.	4	1912 /15			3 : 1 ; 15 : 1
KAIANUS	5-6	1923; 1926 /27			3:1;15:1;63:1
CLARK	100	1924	Kota (r.)		3 : 1 ; 15 : 1
HAYES et ROBERTSON	198	1924	X Federation (bl.) White Bobs (bl.) X Marquis (r.)		15 : 1
			Minturky (r.) X Marquis (r.)		63 : 1
MEYER	14²	1925	Frankenstein (bl.) X Eckendorf (r.) Frankens. (bl.) X		3 : 1
			Epeautre rouge		15 : 1
CLARK et HOOKER	184	1926	Marquis (r.) X Federation (bl.)		3:1; 15 : 1

Ce tableau ne demande pas beaucoup de commentaires : l'on voit que la coloration du grain est, pour certaines variétés de Froment, sous la dépendance d'un facteur unique et, pour d'autres, sous celle de deux ou de trois facteurs, agissant dans le même sens et ajoutant leurs effets.

L'interprétation des résultats obtenus par **NILSSON-EHLE** (8-g), entre autre après un croisement « *Pudel*, à grain blanc X *Froment local velouté*, à grain roux » est historique ; la deuxième génération, vu le trop petit nombre d'individus, ne comportait aucune plante à grain blanc et ce ne fut qu'à la troisième génération qu'apparurent des plantes à grain rouge et d'autres à grain blanc dans des rapports très divers : 3 : 1, 15 : 1 et 63 : 1, preuve qu'il s'agissait bien réellement d'un trihybride, qui, — si le matériel avait été suffisamment nombreux — aurait donné, à la F2, la disjonction 63 : 1. Ces interactions factorielles expliquent les divers degrés de coloration apparus aux différentes

générations hybrides : les phénotypes $R^1R^2R^3$ ayant des grains plus foncés que les phénotypes $R^1R^2r^3$ et $R^1r^2r^3$, les individus $r^1r^2r^3$ seuls étant à grains incolores. A la F3, les combinaisons suivantes de la F2 : $R^1r^2r^3 \times r^1r^2r^3$ (monohybride), $R^1R^2r^3 \times r^1r^2r^3$ (dihybride) et $R^1R^2R^3 \times r^1r^2r^3$ (trihybride) devaient donner, respectivement, les disjonctions 3 : 1, 15 : 1 et 63 : 1, enregistrés ci-dessus.

Cette constitution génétique rendait également compte de l'apparition d'individus à grains blancs après un croisement entre deux variétés à grains rouges ($R^1r^2r^3 \times r^1r^2R^3 = (F2) r^1r^2r^3$).

Un croisement : *Marquis* (à grain rouge) \times *White Bobs* (à grain blanc) effectué par HAYES et ROBERTSON (1908) établissait la constitution **bifactorielle** du caractère « grain coloré » chez *Marquis* (RIZ) ; plus tard, après des croisements *Marquis* \times *Minturky* (autre variété à grain rouge), apparurent, à la F2, quelques individus à grain blanc, dans la proportion 63 : 1, preuve que le *Minturky* avait apporté un troisième facteur de coloration : $R^1R^2r^3$ (*Marquis*) \times $r^1r^2R^3$ (*Minturky*) donnant, à la F2, $r^1r^2r^3$ (grain blanc).

18. LA QUANTITÉ ET LA QUALITÉ DU GLUTEN. - COMPORTEMENT DU GRAIN A LA MOUTURE. — SA VALEUR BOULANGÈRE.

La richesse du grain de froment en gluten, sa valeur boulangère sont bien certainement les directives d'amélioration qui ont été les plus discutées ces dernières années; mais il semble bien qu'actuellement, grâce aux recherches qui se sont effectuées, entre autres, en France, en Allemagne, en Suède, aux Etats-Unis, des conclusions définitives ont clos le débat.

Cette question de la richesse en gluten n'a, certes, pas, pour tous les pays, une égale importance. KONOP (222), en posant le problème dans le *Bulletin de l'Association internationale des Sélectionneurs*, me semble cependant un peu trop exclusif quand il dit que les pays qui, de par la force des choses, sont constamment importateurs obligés de froment, doivent sélectionner, *en ordre principal*, en vue du *rendement*, alors que les autres contrées, celles qui équilibrent à peu près leurs importations et leurs exportations et celles qui sont essentiellement exportatrices *peuvent* ou *doivent*, respectivement, s'intéresser à la *qualité du grain*.

Dans les pays qui, de par leurs récoltes toujours déficitaires et par la pauvreté relative de leurs grains sont tenus — comme l'est, par exemple, la Belgique, — d'importer des quantités considérables de froments dits « *de force* » — froments que les grands moulins mélangent dans de très fortes proportions aux froments indigènes —, la question de l'augmentation de la richesse est, certes, soumise à certaines conditions d'ordre économique : nécessité, en tout état de cause, d'une très forte importation, obstination des grands minotiers de ne pas envisager, malgré l'existence éventuelle, sur le marché, de froments indigènes de qualité, la diminution du pourcentage de mélange des grains d'importation, obstination due tantôt à des motifs financiers, tantôt à une routine inexplicable. On peut d'ailleurs, dans ces

pays, envisager l'absorption du grain indigène de qualité par les grands services publics, manutentions des casernes, des prisons, etc.

D'autre part, comme le fait très judicieusement remarquer **AKERMAN** (zoo), le distingué spécialiste du froment à **Svalöf**, dans ces pays importateurs, où les bonnes années jettent sur le marché un excédent de froments indigènes — ce qui provoque, *ipso facto*, une forte baisse des prix —, l'augmentation de la *qualité* des lignées permettrait, ces années-là, de ramener l'adjonction des « blés de force » à 10-20 %. Aussi est-on résolument entré, en Suède — pays à climat maritime, changeant, pays importateur (2.000.000 de quintaux, en 1928-1929) — dans la voie de la création de variétés de valeur boulangère supérieure.

J'ajoutais ci-dessus « pays à climat maritime » ; il y a quelques années encore, on croyait, en effet, qu'il était inutile, dans ces pays, de vouloir augmenter, par sélection ou par hybridation, la qualité du grain ; ce problème ne se pose plus depuis qu'il est démontré — nous en reparlerons plus loin — qu'autre chose est la *teneur en gluten* et autre chose la *valeur boulangère*.

D'après ces considérations, la formule de **KONOPI** me paraît devoir être modifiée comme suit : l'importance du problème de la création — soit par sélection généalogique, soit, de préférence, par hybridation — de variétés de haute qualité boulangère est énorme pour les pays exportateurs, elle est très sérieuse pour ceux qui peuvent plus ou moins équilibrer leurs importations et leurs exportations et elle ne peut être négligée par les autres.

Ces variétés de bon comportement à la mouture et à la cuisson, il ne faut cependant pas trop les multiplier dans chaque pays ; au contraire, il faut simplifier la tâche de la meunerie et de la boulangerie, en en réduisant autant que possible le nombre, afin de pouvoir fournir à l'industrie une farine uniforme.

Analyse d'un froment au point de vue de son comportement à la mouture et à la cuisson.

Cette analyse peut porter sur les caractères suivants :

A) Caractères pouvant être déterminés par des *méthodes chimiques ou physiques* :

<i>Grain</i> (ord ^t , non nettoyé)		Poids spécifique. Teneur en humidité. Teneur en matières azotées totales. en poids des enveloppes.
<i>Farine</i> (ord ^t , à 60 % d'extraction)		Poids sur 100 kg. de grains. Teneur en humidité. Teneur en azote total. Teneur en azote soluble. Teneur en gluten. Teneur en cendres.

Pâte : Quantité d'eau incorporée à 100 kg. de farine.

Pain } Poids.
f Volume de. 1.000 gr.

B) Caractères dont l'appréciation se fait au moyen de quotations suivant une échelle de points.

<i>Farine</i> }	Couleur.	
	Caractéristiques du gluten.	
<i>Pâte</i>	Pétrissage.	
	Façonnage (tourne).	
	Fermentation.	
<i>Pain</i>	Aspect extérieur	
	Aspect intérieur	f Texture
		Odeur
		Couleur

Remarquons que, dans cette liste, les seules qualités qui intéressent le *consommateur* sont la texture, l'odeur et la couleur du pain : elles sont souvent en corrélation avec les autres caractères, mais, comme nous le verrons plus loin, cette corrélation souffre plusieurs exceptions souvent importantes.

Ces échelles de quotation ne sont pas dressées de la même façon dans les divers pays (*Etats-Unis* : CLARK, MARTIN, SMITH (216), *France* : **ARPIN** et ses collaborateurs (202-203-204) ; la technique de l'analyse de la mouture et de la panification, elle aussi, est souvent différente. Aussi, les résultats de ces diverses analyses ne sont-ils pas toujours comparables de contrée à contrée.

TENEUR EN GLUTEN.

Contrairement aux idées qui avaient cours il y a quelques années (Phil. de **VILMORIN** et **SCHRIBAU**X (244), il résulte des essais effectués dans ces derniers temps que la richesse en gluten est, généralement, un caractère *variétal*, *spécifique*, *héréditaire* [(**MIÈGE** (227), **SCHRIBAU**X (242), SCHOLLENBERG et CLARK (238)1 et qu'elle ne dépend, qu'en ordre secondaire, du *milieu*.

L'influence du milieu (climat, et, avant tout, les précipitations aux dernières phases du développement de la plante [(**MIÈGE** (227)1, l'altitude, le précédent, la constitution du sol, la fumure) sur la composition chimique de la graine ne peut être niée : les grands pays producteurs de froments « de force », à haute teneur en gluten (Provinces méridionales **et** centrales du Canada, « Great Plains », des Etats-Unis, Argentine, Australie), sont des contrées à saison estivale chaude et sèche ; en revanche, les variétés dites « tendres », à rendements élevés, mais pauvres en gluten, sont en place dans les pays de l'Europe occidentale et centrale (Pays scandinaves, Angleterre, Hollande, Belgique, Allemagne, la plus grande partie de la France), à régions à climat très souvent maritime, humide, changeant. D'ailleurs, même dans les

contrées à été sec, les années les plus chaudes **sont** aussi celles où le grain est le plus riche (Italie, Maroc, d'après **MIÈGE** (227) .

Mais les essais de SCHOLLENBERG-CLARK (238), portant sur 3.507 échantillons des diverses régions à blé des Etats-Unis et s'étendant sur une période de 7 années (1915-1921), ont démontré clairement que les différences *variétales* sont, généralement, plus importantes que les écarts dus au milieu. Il en a été de même des recherches effectuées, ces dernières années, en Allemagne.

La chose perd d'ailleurs beaucoup de son importance, depuis qu'il est prouvé que richesse en gluten et valeur boulangère ne sont nullement deux caractères en constante corrélation.

Azote total (1). — D'après BOEUF (207), il y aurait **une** corrélation très marquée, quoique non absolue, entre la teneur d'un froment en azote total et la teneur de sa farine en gluten.

Richesse en gluten et précocité. — Déjà en 1901, Phil. de **VILMORIN** et **SCHRIBAUX** (244) préconisaient la création de froments précoces, en vue d'obtenir des froments de qualité. Les essais de mouture et de panification effectués par **ARPIN** montrèrent que seules les variétés très précoces peuvent donner, sous ce rapport, d'excellents résultats ; toutes les variétés tardives, sans aucune exception, furent médiocres ou franchement mauvaises.

La réduction de la période végétative augmente la teneur en azote (et, par conséquent, en gluten) et souvent, corrélativement, la qualité. Si, comme le dit très bien **SCHRIBAUX**, tous les blés précoces ne sont pas des blés de qualité, ce ne sera cependant que parmi eux qu'on en trouvera.

Comme nous avons vu, d'autre part, que précocité, rusticité, résistance à la verse et aux maladies et rendement ne s'excluent pas nécessairement dans une même sorte, on peut caresser l'espoir de voir les grands centres d'amélioration, officiels ou privés, créer bientôt des froments dits de « conciliation », c'est-à-dire des froments adaptés aux exigences simultanées du producteur, du meunier, du boulanger et du consommateur.

VALEUR BOULANGÈRE.

Voilà la directive importante, l'unique directive même si on se place au point de vue du consommateur, point de vue primordial quand il s'agit du froment, la principale céréale panifiable du globe.

Les facteurs de cette valeur boulangère sont multiples, complexes. On a défini le froment *de bonne valeur boulangère*, celui qui fournit à la mouture, un rendement élevé en bonne farine panifiable, c'est-à-dire donnant une pâte qui se laisse travailler normalement, fermentant, bien, possédant une capacité d'absorption d'eau suffisante et qui, après cuisson, laisse un pain volumineux, à belle croûte, à bonne texture de la mie et à saveur et odeur agréables.

Le bon comportement à la panification — la chose est absolument démontrée aujourd'hui — ne dépend pas tant de la *quantité* de gluten, donc de la

(1) Protéine totale = Azote \times 5.7 ; les résultats sont à calculer, en prenant comme base « Standard », une teneur en eau de 13.5 %.

t richesse » du **grain**, mais plutôt de sa *qualité*. Concernant celle-ci, on a émis une théorie, non encore complètement dégagée, il est vrai, du domaine de l'hypothèse, d'après laquelle les qualités d'ordre technique du gluten (*élasticité, nervosité*) dépendraient du rapport existant entre la *gluténine* et la *gliadine*, les deux constituants du gluten : chez les meilleurs glutens, ce rapport serait de une partie de *gluténine* sur trois de *gliadine*.

Le fait de la possibilité d'une non-concordance entre la teneur en gluten et la valeur boulangère a été très bien mis en évidence au cours des essais faits en France, [(SCHRIBAU (242)1; 4 variétés suisses, sur 45 variétés engagées dans l'essai, se classèrent, respectivement, d'après leur teneur en gluten aux 2^o, 3^o, 4^o et 5^o rangs, immédiatement après le *Manitoba*, et seulement aux 14^o, 18^o, 19^e et 25^e rangs, par leur valeur boulangère (1).

D'ailleurs, si nous dressons le tableau des valeurs moyennes fournies par l'analyse du **grain** provenant de 35 variétés de froment cultivées, en France, dans les régions les plus diverses (ARPIN, etc.), nous voyons que les différences entre les résultats de la série I (froments de très bonne qualité) et de la série IV (froments de mauvaise qualité) sont bien plus sensibles quand il s'agit des divers caractères de la pâte et du pain (valeur boulangère), que quand il s'agit ces teneurs en éléments chimiques.

		Série I	Série IV	Différence	
Grain non nettoyé	Poids spécif.	78.70	78.20	0.50	
	Az. total	11.88	12.15	0.27	
Farine à 60 %	Hydratation	10.91	11.60	0.69	
		Az. soluble	1.82	1.90	0.08
		Teneur gluten	10.14	10.44	0.30
		Az. total	69.60	69.90	0.30
Eau incorporée à 100 kg. farine		66.00	65.40	0.60	
Pâte	Pétrissage (40 points)	39	31.4	7.6	
	Fermentation (Z ^o p.)	19.2	15.6	3.6	
	Tourne. (20 p.)	18.8	13.5	5.3	
Pain	Aspect extérieur (40 points)	40	25.8	14.2	
	Aspect intérieur (20 p.)	19.8	14.5	5.3	
	Odeur (20 p.)	19.3	14.1	5.2	
	Volume de 1000 gr	3.493	3.047	0.446	

(1) CLARK (216), signale la variété *Manchuria*, froment tendre de mauvaise, qualité boulangère, et dont la teneur en gluten dépasse celle du *Marquis*.

Si, dans le tableau, nous totalisons les moyennes des points attribués aux variétés de la série I et IV, nous obtenons respectivement les nombres 156.1 et 114.9. Quant à la *qualité du gluten.*, parmi les 23 variétés de la I série, on enregistrait 16 variétés à gluten bon, nerveux et 7 à gluten bon, mais un peu court, tandis que sur les 31 variétés de la série IV, une seule variété possédait un gluten de bonne élasticité, chez 9 variétés, le gluten était assez court, assez mou, chez 4, franchement mou, chez 16, il était filant et chez une dernière sorte, le gluten se montrait très filant.

La qualité du gluten., et par conséquent la valeur boulangère, est, plus que la teneur en protéine, un caractère nettement spécifique, variétal, héréditaire.

Cette spécificité a été établie, entre autres, par SAUNDERS (232) au Canada, par GUTHRIE (221) en Australie, par SCHNELLE (237) en Allemagne.

La valeur boulangère du *Red Fife* et du *White Fife*, variétés américaines, n'a nullement dégénéré au cours de quinze années de culture en Angleterre. SCHRIBAUX fait la même remarque concernant le *Manitoba* et le *Marquis* (1), introduits en France pendant la guerre mondiale. SCHARNAGEL (235), d'une longue série d'essais, déduit les conclusions suivantes : de grandes différences *variétales* se manifestent entre des séries de sortes cultivées côte à côte dans des conditions les plus favorables possible (2) ; 57 variétés cultivées dans ces conditions pendant *trois années consécutives* n'ont montré, d'année en année, que des écarts de petite amplitude et, si les conditions climatiques au moment de la maturité peuvent modifier quelque peu la valeur boulangère, c'est chez les froments tardifs seuls, guère intéressants d'ailleurs au point de vue de cette directive, que cette influence se manifeste. Les mêmes variétés, mais provenant de *régions diverses*, n'ont montré que peu de variabilité; quant à l'influence de la *fumure*, 14 variétés, qui, en présence d'une fumure potassique et phosphorique identique, avaient reçu des doses variées d'azote ne montrèrent que des différences peu sensibles quant à leur comportement à la cuisson, à côté de rendements naturellement très divergents.

Ce qui suffirait d'ailleurs à démontrer la nature spécifique du caractère « valeur boulangère », c'est le fait de la possibilité de la création, par croisement, de variétés de bonne valeur boulangère, même dans des climats peu favorables, comme celui de la Suède, où la Station de Svalöf (AKERMAN, 200) a créé la variété *Svea II*, qui s'est montrée de très bonne qualité à la mouture et à la cuisson (3).

(1) Ce froment de printemps est la meilleure variété Nord américaine des « blés de force ».

(2) Limites des écarts, d'après les variétés : Volume du pain sur 100 gr. de matière sèche de la farine : 394 à 584 cm' — Poids du pain : 1490 à 1680 gr. — Grandeur des pores de la mie : n° 3 de l'échelle au n° 9.

(3) Signalons, à propos de *Svea II*, variété de bonne valeur boulangère, sa pauvreté en gluten (9.8 %), alors qu'une sorte de pays a montré un mauvais comportement à la cuisson, avec une teneur en gluten de 12.7.

DÉTERMINATION DU COMPORTEMENT D'UN FROMENT A LA MOUTURE ET A LA PANIFICATION.

Peut-on, avec certitude, baser une appréciation de la valeur d'un froment, au point de vue de la mouture et de la panification, sur des *caractères extérieurs* du grain ou sur des *caractères chimiques ou physiques* directement mesurables ?

A l'exception du pouvoir de déformation ou d'extensibilité d'un pâton (*voir, plus loin*, l'utilisation de l'*extensimètre* Chopin), la réponse doit être franchement *négative*.

S'il est vrai qu'il peut exister une corrélation plus ou moins marquée entre certains caractères, comme le poids spécifique et la valeur meunière (je ne dis pas valeur boulangère !), la teneur en matières azotées totales du grain et la teneur en gluten de la farine, etc., ou bien ces corrélations ne sont que d'une importance bien relative ou même nulle quand il s'agit de la valeur boulangère, seul caractère intéressant le consommateur, ou bien elles sont trop incertaines et comportent trop d'exceptions. C'est ainsi qu'*AKERMAN* (200) conclut de ses essais que les divers caractères chimiques et physiques d'un froment sont encore trop peu sûrs pour fournir une base saine d'appréciation de la valeur boulangère; *SCHICK* (236), à son tour, affirme qu'on n'a pas encore trouvé de corrélations *absolument certaines* entre la valeur boulangère du froment et des propriétés mesurables.

Si l'analyse d'un froment au point de vue de sa teneur en azote ou, mieux encore, de sa teneur en gluten, pourrait, parfois, être une indication, le simple jugement d'un échantillon, d'après certains caractères extérieurs du grain (siccité, couleur, odeur, poids de l'hl., structure farineuse ou vitreuse), *tel que le pratiquent malheureusement encore trop de meuniers*, ne peut constituer un critérium de la valeur boulangère de cet échantillon. *SCHRIBAUX* (242), cite, à ce propos, un essai très original : 45 variétés de froment, provenant d'une même récolte, ont été soumises à l'appréciation d'experts-meuniers; la détermination directe de la valeur meunière et boulangère de ces échantillons a montré que ces experts se sont trompés dans leurs conclusions, en moyenne, 1 fois sur 2.5. Voilà d'ailleurs l'explication de la sous-estimation, par la minoterie, de certaines variétés à haut rendement créées par divers centres d'amélioration et de la *sur-estimation de certains froments locaux*, dits « de pays ». Ceux-ci ont, en effet, joui généralement d'une renommée qui — c'est prouvé actuellement — était usurpée; des essais faits en France [*ARPIN* (203) et *SCHRIBAUX* (242)] l'ont nettement établi : parmi de nombreuses variétés de vieux blés français, une seule s'est montrée hors-ligne, quelques-unes ont mérité le jugement « bon » et les autres furent assez bonnes ou même médiocres.

Des observations qui précèdent se dégage la conclusion suivante : Pour juger sûrement la qualité d'un froment, on ne peut se baser que sur des *essais de mouture et de panification*.

ESSAI DE MOUTURE.

' Le bon comportement d'un grain à la mouture est naturellement une

directive des plus intéressantes pour les minotiers, outre qu'il s'agit d'un traitement nécessaire en vue de la fabrication de la pâte et de la cuisson de celle-ci.

Il existe d'ailleurs certaines relations entre les propriétés d'une farine et celles du pain qui en résulte. ZINN (247) a établi, chez des froments américains, l'existence d'une forte corrélation positive entre la teneur de la farine en protéine, en gluten sec et humide, ainsi qu'en gliadine, d'une part, et le volume du pain, d'autre part. Il reste toutefois toujours vrai que l'essai définitif d'un froment au point de vue de sa qualité sera toujours celui de son comportement à la cuisson.

On définit généralement la *valeur meunière* d'un froment par le poids de farine de première qualité, bien blanche, que fournissent 100 kg. de grain. Cette question de la « blancheur » est très importante; on en détermine le degré d'après une échelle de points, comparativement à une farine « standard » ou « patent ».

Dans ces essais de laboratoire, on ne saurait atteindre la perfection de la technique opératoire des grands moulins; mais les petites quantités de graines dont on dispose au cours des premières années d'une amélioration ne permettent pas de confier à ces derniers l'analyse des échantillons. Ce ne sera que plus tard, lors de la multiplication des lignées les plus intéressantes, que l'on pourra — que l'on devra même — demander à de grandes installations de se charger des essais de mouture. Quoiqu'il en soit, si même on peut critiquer la technique d'un essai de mouture de petit laboratoire, les résultats d'un même essai comparatif de plusieurs échantillons n'en sont pas moins comparables entre eux.

D'après la technique en usage en France (ARPIN), on détermine, préalablement à l'extraction de la farine, pour chaque échantillon de grain non nettoyé : le poids de l'hectolitre, le poids de 1000 graines, les % en impuretés, en brisures et la teneur en eau. Puis, dans la farine extraite à 60 % (50 %, à Svalöf) (1), on établit la teneur en eau, en gluten et en matières azotées solubles, la capacité d'hydratation du gluten (2) et les caractères de celui-ci.

Faisons remarquer que l'essai de mouture et de panification doit être au moins *triple*, c'est-à-dire comporter au moins *trois* échantillons pour chaque variété. BOEUF (207) conseille même des essais *quintuples*.

(1) A Svalöf, le grain est broyé tout d'abord à plusieurs reprises entre des cylindres cannelés; après «blutage», la «fleur» passe ensuite entre des cylindres lisses. (Voir fig. 14) ; aux Etats-Unis, l'équipement de mouture du laboratoire central de Washington comporte quatre paires de cylindres de 6 pouces (dont trois paires de cannelés et une paire de lisses) et un jeu de tamis pour le blutage.

(2) La capacité d'hydratation du gluten : $\frac{\text{gluten humide} - \text{gluten sec}}{\text{gluten humide}} \times 100$ ou le % d'eau retenue par le gluten humide, après simple essorage, semble dans la grande industrie, être en relation avec la valeur boulangère [J. et R. de VILMORIN et CHOPIN (243)1; mais cette corrélation n'est guère utilisable dans une station d'amélioration.

ESSAI DE PANIFICATION.

D'après tout ce qui précède, l'essai de panification, qui comporte *deux* phases : la *préparation de la pâte et sa cuisson*, est, jusqu'ici, le seul critérium de la valeur d'un froment (1) .

Ici encore, plus que pour les essais de mouture, il faut attirer l'attention sur le fait que les résultats ne sont comparables que pour des séries d'essais effectués, dans un même laboratoire, par un même personnel technique. En effet, beaucoup dépend de l'habileté professionnelle de l'opérateur, de sa façon de travailler, des ingrédients qu'il a l'habitude d'incorporer à la pâte, de la nature des levures et des desiderata du consommateur.

En outre, la plupart des caractéristiques de la pâte et du pain sont établies d'après une échelle de points et dépendent, par conséquent, de l'appréciation de l'expert. Il n'y a guère que le *poids* et le *volume* du pain qui puissent être déterminés exactement.

Préparation de la pâte.

Technique suivie à **Svalôf** (AKERMAN, 200). — Composition de la pâte : dans 600 cm³ d'eau tiède (36 à 50°), on délaye 30 gr. de levure ; on ajoute 800 gr. de farine, 12 gr. de sel et 6 gr. de sucre. On pétrit le tout et on ajoute

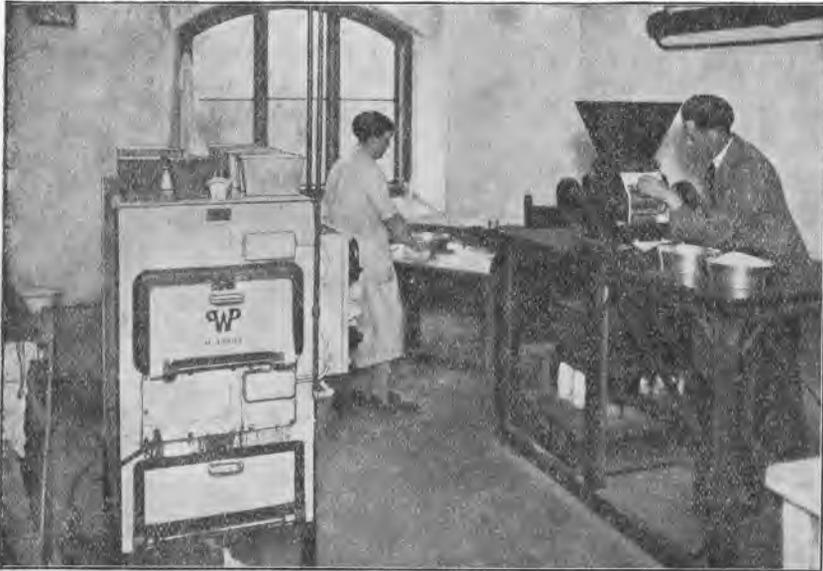


Fig. 14. — Le Laboratoire de panification à Svalôf (Suède).
(d'après une photographie communiquée par M. le D' A. AKERMAN).

(1) Pour l'utilisation du pouvoir d'extensibilité d'un pâton (*extensimètre Chopin*), voir plus loin.

suffisamment de farine pour faire une pâte de consistance voulue et normale. Cette pâte est ensuite mise à fermenter, à 32° C., dans une armoire spéciale, pendant 1 heure. Se succèdent, ensuite, un 2^e pétrissage, au cours duquel on ajoute encore un peu de farine, une 2^e fermentation de 30 minutes et un troisième pétrissage; après quoi on pèse la pâte, on en prélève deux portions, chacune de 600 gr., qui sont déposées dans des moules, ayant les dimensions suivantes : hauteur, 12 cm.; longueur au bord, 19 cm. et au fond, 16 cm.; largeur au bord, 13 cm. et au fond, 10 cm. Une troisième fermentation d'une durée d'une heure, à 25° C, termine la préparation.

Technique de M. Arpin (d'après **SCHRIEBAUX**, 242) .

« Les essais sont effectués par groupes de cinq échantillons, plus un »
» témoin. Le pétrissage se fait au moyen de 6 petits pétrins mécaniques »
» **Lidon**, disposés en batterie, deux par deux, sur un bâti. Chaque **pétrissée** »
» comporte 1.750 gr. de farine, dont 200 gr. sont mis de côté pour la deuxième »
» **frase**. — *Première frase* : On ajoute, aux 1.550 gr. de farine, 1.125 gr. »
» d'eau en deux fois. Dans un tiers de la quantité d'eau, on délaie 8 gr. »
» (0.5 % environ du poids de la farine) de levure; dans les deux autres tiers, »
» on dissout 30 gr. de sel (1.70 %), et l'on pétrit pendant six minutes, puis »
» on arrête pendant quelques instants. Un examen attentif de la pâte permet »
» alors de fixer la quantité d'eau à ajouter, s'il y a lieu; on la note soigneuse- »
» ment. — *Deuxième frase* : Les 200 gr. de farine mis de côté **précédemment** »
» sont ajoutés et l'on termine le pétrissage avec des alternatives de travail »
» et de repos, à peu près par moitié, jusqu'à ce que la pâte soit « rendue ». »
» On laisse fermenter pendant 4 heures dans le pétrin recouvert d'une toile, »
» puis on tourne et on met en bannetons. Les pâtons sont pesés à 450 gr., »
» pour obtenir 300 gr. de pain; ils séjournent en bannetons de 50 minutes à »
» une heure. »

Cuisson de la pâte.

Cette cuisson se fait dans de petits fours chauffés au bois ou au gaz (**ARPIN**) ou à l'électricité — 230° C — (**AKERMAN**), (Voir fig. 14), avec introduction ou non d'une petite quantité de vapeur d'eau dans le four.

DÉTERMINATION DES DIVERSES CARACTÉRISTIQUES DU PAIN (1).

Après refroidissement, on détermine le *poids* de chaque pain et le *volume* (2). Le *poids* du pain est en relation avec la capacité d'hydratation de la pâte :

(1) Voici, à titre documentaire, quelques données concernant les principales composantes de la valeur boulangère du *Marquis*, cette excellente variété américaine de froment de mars (moyennes de 60 échantillons, cultivés, pendant 5 années, à 12 stations expérimentales) : Protéine brute, 15.3 — Rendement en bonne farine, 70.3 — Capacité d'hydratation, 60.1 — Volume du pain, 2.342 cm' — Poids du volume, 58.6.

(2) En Allemagne et en Suède, ce volume est déterminé au moyen de graines de colza.

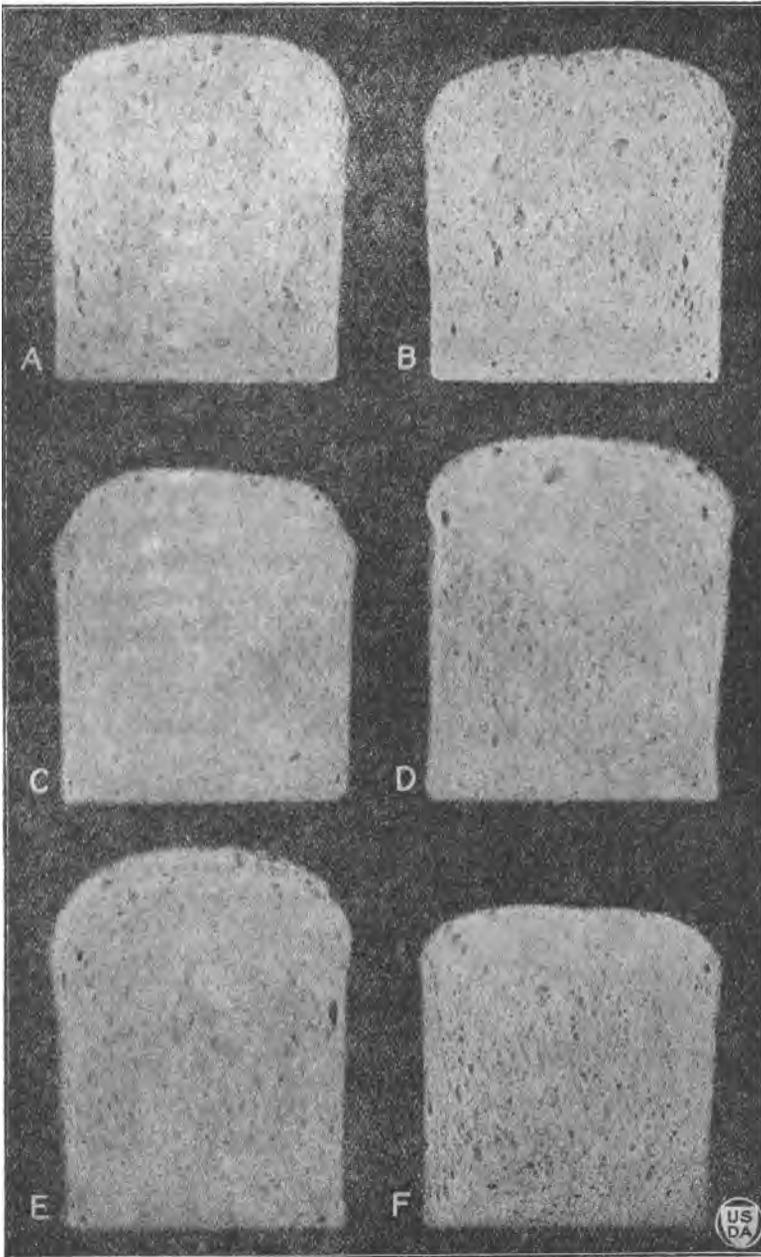


Fig. 15. — Différences dans le volume et la texture des pains provenant de six variétés de froment dur d'hiver à grain rouge. (Planche extraite de SCHOLLENBERG et CLARK, *killing and baking experiments with American wheat varieties*. — U. S. D. Agric., Bull. 1183, Washington).

ii dépend, en effet, du poids de l'eau qu'on peut incorporer à la farine en vue de disposer d'une pâte qui se travaille facilement. La détermination du *volume* du pain est d'une très grande importance : ce volume, qui varie beaucoup d'une variété de froment à l'autre (voir fig. 15), est, en effet, une bonne mesure de la force d'expansion de la pâte, de la qualité du gluten, de la texture et de la légèreté de la mie. Une farine de qualité inférieure ne peut fournir un pain léger, à moins que celui-ci ne possède une texture trop poreuse.

La *couleur* de la mie et de la croûte est établie d'après une échelle de points; il en est de même d'un autre caractère de la plus haute importance, la *texture du pain*. Un pain léger, de bonne texture, possède des cavités uniformes, régulièrement distribuées, à parois minces, plus ou moins transparentes. L'échelle d'après laquelle se fait le pointage est arbitraire; en Allemagne, Morts (226) a imaginé une échelle de grandeur et de régularité des pores, qui a été perfectionnée par SCHNELLE (237) — voir SCHICK (236) —; la tranche de pain, dont on veut déterminer la texture, est revêtue d'une couleur et fournit ainsi une « impression », qu'on compare avec l'échelle-standard. (Voir fig. 16).

Etant donné que cette texture n'est que l'effet de la transformation d'une masse *compacte* de pâte en une masse *poreuse*, à alvéoles délimitées par de minces membranes, CHOPIN et Jacques et Roger de VILMORIN (²⁴³) ont pensé qu'il pouvait être intéressant d'étudier la déformation, l'extension de la pâte et cette étude les a amenés à construire *l'extensimètre Chopin* (voir fig. 17); cet appareil, qui établit directement un diagramme, dont l'examen donne une idée exacte de la capacité de déformation, de l'extensibilité d'une pâte, seul caractère qu'on considère actuellement comme capable de donner une idée adéquate de la valeur boulangère d'un froment, dispense dorénavant l'expérimentateur d'effectuer des essais de mouture et de cuisson. Ajoutons que la construction d'un *modèle réduit*, en permettant l'analyse *individuelle* des diverses descendance issues de croisements, a mis entre les mains des sélectionneurs un instrument de travail des plus précieux.

Maniement et travail de l'extensimètre (243) : 175 cm³ d'eau salée (25 gr. de sel par litre d'eau distillée) sont incorporés à 350 gr. de farine — pétrissage de cette *pâte*, pendant huit minutes, dans un pétrin mécanique (Fig. 18), à eau maintenue à la température constante de 20° — obtention d'un cylindre d'environ 60 mm. de diamètre — repos pendant 20 minutes dans un moule approprié — prélèvement, à ce cylindre, à l'aide d'un emporte-pièce de 50 mm. de diamètre, de huit *pâtons* de 18 mm. de hauteur, qui seront essayés successivement à l'extensimètre, maintenu à 25° par une résistance électrique ou une circulation d'eau — chaque *pâton*, disposé au centre de l'appareil, est aplati en lame mince entre deux *platines* — *insufflation* d'une petite quantité d'air pour décoller la lame — départ simultané d'un courant d'air et d'un tambour enregistreur — gonflement de la membrane du pâton en une calotte sphérique, de volume de plus en plus grand, et, finalement, rupture de cette membrane et enregistrement, sur le tambour, d'un diagramme.

Calcul du travail spécifique de déformation, au moyen du diagramme tracé par l'extensimètre. — Le tambour de l'appareil enregistre un diagramme du type de la figure 19, où MN = annulation de la pression d'air au moment de la rupture, PQ = maximum de la pression ou *ténacité de la pâte* à l'état initial

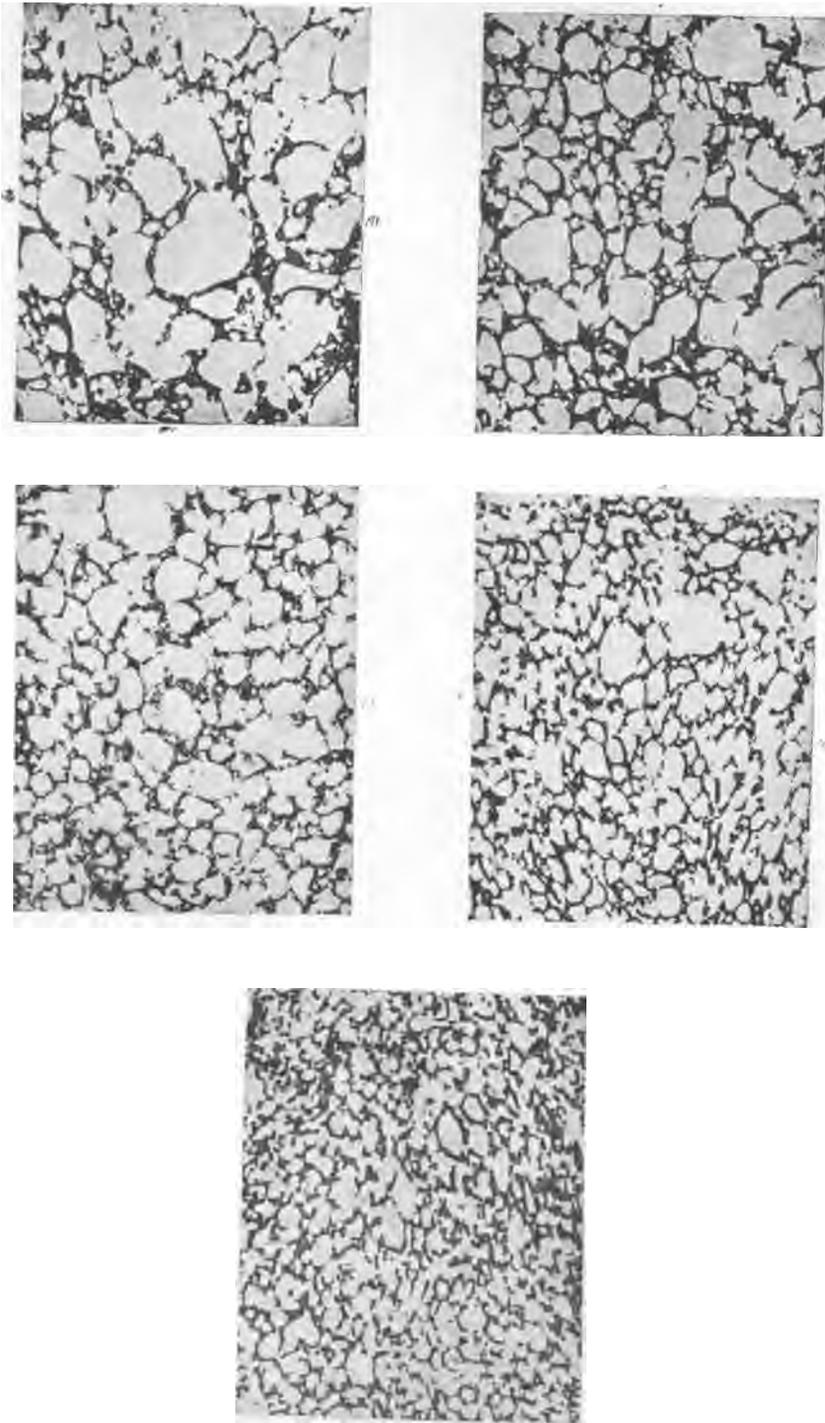


Fig. 16. — Echelle pour déterminer la texture d'un pain d'après la grandeur et la régularité des pores (d'après SCHNELLE, dans SCHICK R., *Die Backfähigkeit der Weizen und ihre Verbesserung durch Züchtung*. — Revue Der Züchter », J. Springer, Berlin).

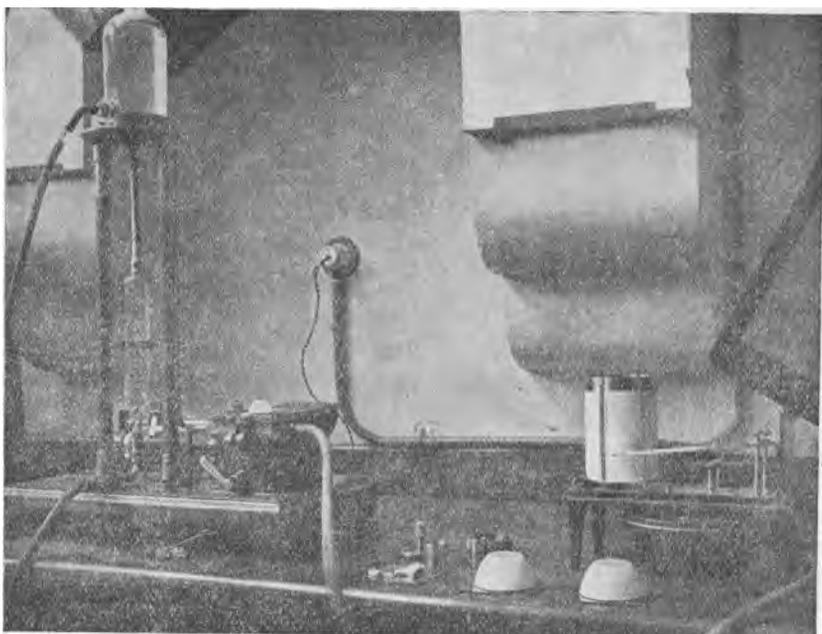


Fig. 17. — L'extensimètre Chopin. — Modèle réduit, adapté aux travaux de sélection.
(Fig. extraite de : J. et R. de VILMORIN et M. CHOPIN,
La sélection des blés au point de vue de la valeur boulangère.
Journ. d'Agric. prat., 1929, Paris, Lib. de la Maison Rustique).

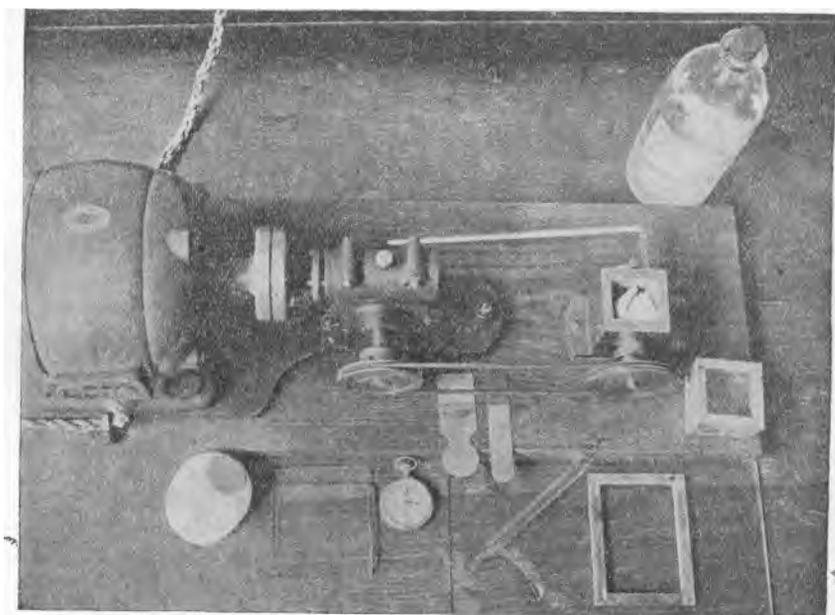


Fig. 18. — Pétrin mécanique Chopin. — Modèle réduit pour les travaux de sélection.
(Fig. extraite de : J. et R. DE VILMORIN et M. CHOPIN,
La sélection des blés au point de vue de la valeur boulangère. — *Journ. d'Agric. prat.*, 1929,
Paris, Lib. de la Maison Rustique).

(P), mesurée en millimètres d'eau, ON = mesure de la *déformation lamellaire* correspondant à un volume d'air V.

\sqrt{V} -- indice de gonflement *panaire* = G.

W = travail nécessité par la déformation d'un gramme de pâte, le travail total de la déformation lamellaire étant exprimé par la surface du diagramme (OPMNO), multipliée par la valeur en *ergs* d'un cm¹.

Les *huit* diagrammes fournis successivement par les huit pâtons, sont réunis sur le même graphique et on en détermine le *diagramme moyen* (1), à l'aide du planimètre.

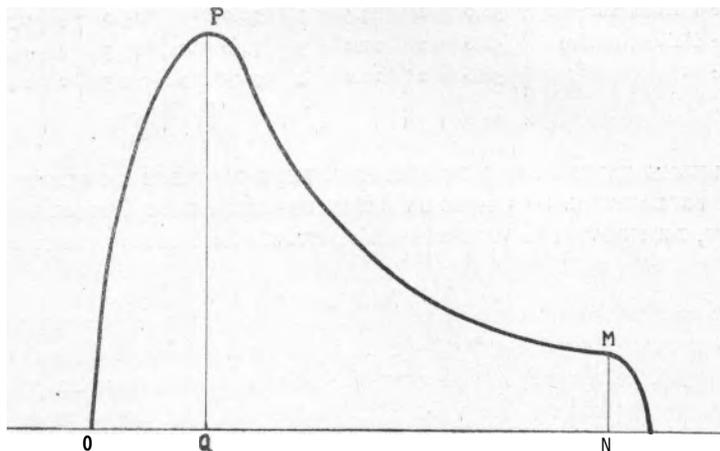


Fig. 19. — Diagramme-type enregistré par le tambour de l'*extensimètre* Chopin.

Les essais effectués par les Grands Moulins de Paris ont montré une très grande variabilité dans cette résistance des pâtes à la déformation lamellaire : pour certaines variétés de froment, de très mauvaise panification, le travail total de déformation n'était que de 15 X 10¹ ergs par gramme de pâte, alors qu'il atteignait 350 X 10¹ ergs chez certains *Manitoba*.

Application de l'extensimètre Chopin à la création de nouveaux froments par croisement. — Cette application a été rendue possible par la construction d'un modèle très réduit et d'un pétrin spécial de 35 X 35 mm. (voir fig. 17-18); il faut, en effet, pouvoir soumettre à l'essai, de tout petits pâtons provenant d'environ 12.5 gr. de farine extraite, à 50 %, du grain provenant d'une unique touffe.

A des galettes de pâte d'une épaisseur de 7 mm., un emporte-pièce prélève quatre petits pâtons de 30 mm. de diamètre et de 1.3 mm. d'épaisseur.

Supposons l'analyse d'une deuxième génération hybride (F2) composée de 75 plantes; on établit, pour *chaque* touffe, *quatre* diagrammes, dont on détermine le diagramme moyen, par planimétrie; on calcule, ensuite, les valeurs P, G et W.

(1) Pour le détail des divers calculs, voir le travail de MM. CHOPIN et de VILMORIN (243).

GROUPEMENT	Poi s du vo um	Clas emen	Pr éine brute	C asseme	RENDEMENT EN					
					BonC farine	C assem ' t	Soa	Classamen	Reco nes	ClassemeC
<i>T. durum</i>	59,2	I	13.5	2	69.0	5	15.5	4	15.2	4
<i>T. vulgare :</i>										
rouge de print., dur	56,8	5	15.0	I	70.5	3	11.5	I	17.5	5
rouge d'hiver, dur	58,6	2	12.5	3	72.0	I	15.0	3	13.0	I
rouge d'hiver, tendre	58,6	2	11.8	5	71.0	2	15.5	4	13.5	2
blanc	58,6	2	12.2	4	70.5	3	14.5	2	14.5	3

LES DIVERS GROUPEMENTS DE FROMENT, LEUR RICHESSE EN GLUTEN, LEUR VALEUR BOULANGÈRE. — CHOIX DE GÉNITEURS POUR LA CRÉATION, PAR CROISEMENTS, DE NOUVELLES VARIÉTÉS PRODUCTIVES, DE HAUTE VALEUR BOULANGÈRE.

Il m'a semblé intéressant, au point de vue documentaire et comparatif, en me basant sur les résultats des longs et importants essais de SCHOLLENBERG-CLARK (238), de résumer ci-dessus en un tableau, et cela pour les principaux groupements de froment, les valeurs moyennes des plus importantes composantes du facteur « qualité »; il est entendu que ces données valent, en ordre principal, pour les conditions édaphiques et climatiques des diverses régions à blé des Etats-Unis.

De ces données il ressort que c'est parmi les variétés de printemps et d'hiver (précoces !) à grain rouge, dur, du froment ordinaire qu'on trouvera les sortes de qualité, à bonne valeur boulangère.

Parmi les meilleures variétés américaines pour la panification, les deux auteurs signalent :

T. vulgare d'hiver à grain rouge, dur : *Turkey*, *Kharkoj*, *Kanred* (au Minnesota : *Minturky*).

T. vulgare de printemps, à grain rouge, dur : *Marquis*, *Red Fife* (dans les régions à rouilles : *Kota*).

T. durum : *Kubanka* (au Minnesota : *Mindum* ; dans les régions à rouilles : *Monad*, *Acme*).

T. vulgare d'hiver, à grain rouge, tendre : *Red Rock*, *Minhardi*, *Odessa*.

T. vulgare, à grain blanc : *Bobs*, *White Federation*.

Tous les chercheurs qui se sont occupés de la création de variétés de froment alliant à un haut rendement une bonne valeur boulangère, sont d'accord pour proclamer, à l'opposé des idées généralement admises jusqu'en ces dernières années, *la possibilité de réunir dans une même sorte, rendement et qualité*, [ARPIN (203) — MIÈGE (228) — SCHARNAGEE (235) — SCHNELLE (237) — SCHRIBAU (240)]

Ca act° d'hydrat.	Classif n	Ce dres dans farine	Clas sif n	Volume du pan	Classif n	Poids du pain	Classement	Couleur de farine	Classement	Text r	Clas sif n	Total e po n de classement y	Clas sif n final
59.4	3	0.50	2	2170	1	494	3	89.0	3	89.0	3	31	3
62.0	1	0.77	1	1940	4	507	1	87.5	5	89.8	2	29	2
60.0	2	0.46	3	2160	2	496	2	90.5	1	90.1	1	21	1
55.9	5	0.46	3	2000	3	488	4	88.0	4	88.0	4	38	4
56.8	4	0.46	3	1885	5	484	5	90.0	2	87.0	5	38	4

Des résultats très encourageants ont été obtenus ces dernières années dans cette voie et cela, même dans les pays à conditions climatiques qui, anciennement, auraient été jugées incompatibles avec cette création.

En Angleterre, un croisement *Browick X Red Fife*, effectué par BIFFEN donna, vers 1915, la variété *Yeoman*, froment de qualité qui, après de nouvelles hybridations, fournit, en 1924, le *Yeoman II*.

En Allemagne, en 1911, du croisement *Nordstrand X Saumur* sortit le froment glutineux d'*Eldingen*, de bonne valeur boulangère, mais qui laisse encore à désirer au point de vue rendement.

En France, les VILMORIN viennent de lancer leurs excellentes variétés *Vilmorin 27* et *Vilmorin 29*, résultat de toute une série d'hybridations progressives.

A Svalöf, en Suède, où des essais de panification avaient montré que la meilleure variété en culture était un froment velouté local, AKERMAN, du croisement *velouté X Pudel* (provenant d'un *Squarehead* anglais), obtint *Thule II*, qui, recroisé avec le *velouté*, donna finalement l'excellente variété *Svea II*.

Un point important en vue de la bonne réussite de la création de variétés de qualité est le choix raisonné de géniteurs appropriés. Généralement, un de ces géniteurs sera une sorte déjà améliorée, précoce de préférence, bien adaptée aux conditions régionales et combinant, autant que possible, la résistance à l'hiver, aux maladies et à la sécheresse; comme deuxième géniteur, il faudra choisir, parmi les divers froments de qualité, une variété qui semble le mieux devoir se prêter à la combinaison avec la race indigène.

Citons-en quelques-unes : Cedar, Jonathan, Bobs, Canberra (variétés australiennes), Marquis, Garnett, Red-Fife, Kota, Turkey, Kharkoff, Kanred (américaines : Canada et Etats-Unis), Yeoman II (anglaise), certaines variétés de la Roumanie, des Indes anglaises, etc.

**

Tous les espoirs en vue d'une combinaison « rendement, rusticité » et « haute valeur boulangère » sont donc permis ; faisons toutefois remarquer, au point de vue économique, que ces variétés de haute qualité appauvrissent, souvent,

davantage, le sol en azote, principalement, et aussi en acide phosphorique. Il faudra donc que *les meuniers paient*, éventuellement, *ces froments plus cher que les variétés de moindre valeur boulangère*, chose qui leur sera d'autant plus facile qu'ils pourront réduire leurs importations de « blés de force », quitte, dans les pays importateurs par nécessité, d'acheter à l'étranger des grains de moindre teneur en matières protéiques.

CONCLUSIONS.

Résumons les principaux faits découlant de ces quelques considérations qui précèdent :

1) Ce n'est pas la *quantité* du gluten qui importe, c'est sa *qualité*; ce n'est pas la *valeur meunière* d'un froment qui importe, c'est sa *valeur boulangère*.

2) La façon ordinaire des minotiers d'estimer la valeur des froments ne peut satisfaire ni le producteur, ni le consommateur ; *le seul moyen sûr pour apprécier exactement la valeur boulangère est l'essai de panification, ou, peut-être, l'essai à l'extensimètre.*

3) Cette valeur boulangère est un caractère *spécifique, héréditaire.*

4) C'est parmi les variétés *précoces*, productives, qu'il faut chercher les lignées de bonne valeur boulangère ainsi que les géniteurs qui permettront la création de froments « de conciliation ».

5) Les froments dits « *de pays* », ne sont pas toujours des froments de qualité.

6) *Haut rendement* et *bonne valeur boulangère* ne sont nullement incompatibles.

7) On peut créer des variétés à haute valeur boulangère même dans les pays à *climat maritime*, changeant, humide.

19. FORMES TÉRATOLOGIQUES.

Au cours d'une amélioration se rencontrent parfois des formes anormales, monstrueuses, « tératologiques », d'épis, de fleurs, de feuilles. Faisons remarquer qu'aucune de ces formes n'a pu, jusqu'ici, être utilisée comme directive en vue de l'amélioration de la race.

Un phénomène souvent observé est celui de la présence, à un même palier d'insertion de l'épi, d'un ou, plus rarement, de deux *épilletts supplémentaires* bien conformés, présence très souvent exceptionnelle, pouvant parfois se généraliser certaines années, chez certaines variétés.

COFFMAN (249), ayant trouvé, dans la variété *Mindum* de *T. durum*, deux plantes dont les épis présentaient, à leur moitié inférieure, 1 à 2 épilletts supplémentaires par *nœud*, constata la transmission héréditaire de cette anomalie, à la génération suivante ; pour expliquer le *phénomène*, il admet l'intervention d'une mutation.

Des apparitions semblables ont été constatées par PERCIVAL (ro) et d'autres chercheurs [MEUNISSIER (63)-KAJANUS (252)] chez *T. vulgare* ; à l'encontre du phénomène observé par Coffman, il s'agit généralement d'épilletts plus ou

moins avortés, réduits, insérés en-dessous de l'épillet normal (et non pas à côté de celui-ci) et semblant émaner de ce dernier. Ces anomalies sont partiellement héréditaires, tout en étant apparemment aussi sous la dépendance de certaines conditions de milieu.

Un phénomène tératologique beaucoup plus rare que le dédoublement de certains épillets est la *ramification du rachis* lui-même de l'épi, du moins chez les espèces autres que *T. dicoccum*, *polonicum* et, surtout, *turgidum* (1) et les croisements interspécifiques dans lesquels interviennent ces dernières espèces.

On a signalé aussi, occasionnellement, l'apparition d'épis doubles à l'extrémité d'un même chaume et, plus rarement, celle d'un entrenœud supplémentaire émanant du dernier entrenœud et portant un deuxième épi.

Enregistrons aussi la présence, dans certaines lignées ou dans certaines générations d'hybrides, de plantes à *épis déformés, courts*, ne comportant souvent que 3 à 4 épillets, l'épillet apical étant alors souvent absent.

FONDARD et GERMAN (250), au cours de leurs recherches sur les lignées de blés de Provence, ont remarqué souvent l'apparition d'épis chez lesquels un certain nombre d'épillets apicaux sont *presque entièrement avortés*, réduits qu'ils sont à des ébauches de glumes.

J'ai observé la même anomalie, d'une façon très prononcée, chez certains individus faisant partie de générations à allure *speltoïde* et à stérilité presque complète (*voir plus loin*).

LEIGHTY et SANDO (253), trouvèrent une curieuse anomalie florale chez une variété de *T. vulgare* importée de l'Argentine en Virginie (Etats-Unis) : la *transformation plus ou moins complète des étamines en carpelles*, de façon à provoquer, chez certaines fleurs, l'apparition de trois carpelles supplémentaires ; c'est le phénomène de « *pistillodie* ». L'ovaire semblait normal, chez quelques-uns de ces extra-carpelles ; on n'a pu, jamais cependant, y observer de formation de graines. Ce cas tératologique ne s'est pas montré héréditaire (2). ANTHONY (248), avait déjà précédemment observé, chez une variété de froment, un premier début de transformation des anthères en carpelles, sous forme de la présence, au sommet du filet staminal, de poils stigmatiques.

Des influences extérieures peuvent parfois provoquer une malformation de la partie supérieure du chaume, vers la région d'insertion de l'épi, malformation à la suite de laquelle le *chaume* prend *une allure sinueuse*. Cet aspect de la partie apicale de certaines tiges accompagne souvent les exagérations du tallage, provoquées, entre autre, par les vides dus, dans les emblavures, aux gelées. (Voir une modalité de cette anomalie, fig. 2, p. 7).

Une autre déformation de la partie apicale du chaume est le *raccourcissement anormal du dernier entrenœud*, accompagné par une réduction en grandeur et un changement de forme du limbe de la dernière feuille, qui entoure,

(1) On connaît les blés « *de miracle* », formes de *T. turgidum* (Poulard) à épi normalement ramifié dans les deux tiers inférieurs du rachis, le tiers apical présentant un axe unique, mais garni d'épillets surnuméraires.

(2) GOEBEL, le réputé organographe allemand, pense qu'il s'agit, en l'occurrence, de l'influence d'hormones ou de changements dans la concentration des liquides protoplasmiques.

alors, quelquefois plus ou moins complètement l'épi à la façon d'une spathe [Voir **PERCIVAL** (10), p. 357].

Faisons observer, pour terminer, qu'on rencontre parfois dans les emblavures de froment, des *plantules albinos*, décolorées, sans chlorophylle. De telles plantules, qui sont naturellement destinées à périr, une fois que les réserves de la graine sont épuisées, ont été maintes fois observées chez plusieurs plantes économiques : le maïs, l'orge, le seigle, la fléole, le trèfle et beaucoup d'autres. Chez le froment, enregistrons une étude, par SMITH et HARRINGTON (254), de quelques plantes albinos apparues dans une F2 d'un croisement : Amidonnier blanc de mars X Froment de mars Marquis, dans la proportion de 1 plante albino sur 64 plantes normales. Dans la F3, une partie des plantes vertes de la F2 se montrèrent homozygotes, d'autres se disjoignant en plantes à chlorophylle et plantes albinos, d'après les formules : 3 : 1, 15 : 1, 63 : 1.

Si l'apparition de plantes entièrement décolorées est plutôt rare chez le froment, des individus, à *feuilles panachées* y sont d'observation plus courante.

§ II. — CLASSIFICATIONS, GROUPEMENTS, CENTRÉS D'ORIGINE ET PHYLOGÉNIE DU FROMENT

1. CLASSIFICATIONS.

Depuis 1753, année où Linné établit la première classification sérieuse du genre *Triticum*, bien des essais de mises au point plus ou moins définitives ont été tentés par les systématiciens ; quelques-uns de ces essais ont fait époque : citons ceux de SERINGE (1818 et 1842) (338-339), de METZGER (1824) (313), d'ALEFELD (1866) (255), de HEUZÉ (1872) (299), des de VILMORIN (1880, 1895, 1908 et 1925) (357 à 360), de KÖRNICKE (1885) (308), d'ERIKSON (1894) (282), des HOWARD (1909-1916) (300 à 305), de FLAKSBERGER (1908-1928) (283 à 298). Nous devons, enfin, à PERCIVAL (1921) (328) et à VAVILOV (1923-1929) (355-356), les dernières classifications complètes, réellement *up to date* de *Triticum*.

En 1921, PERCIVAL, professeur de Botanique agricole à l'Université de Reading (Angleterre), publia une monographie modèle du Froment, résultat de l'étude de plus de 2.000 variétés, monographie très complète non seulement au point de vue de l'étude morphologique, anatomique et physiologique de cette céréale, mais aussi au point de vue de la classification et de la description systématique des sortes.

Percival distingue deux espèces sauvages de *Triticum* : *T. aegilopoides* (Engrain sauvage), d'où dérive la race cultivée *T. monococcum* (Engrain cultivé), et *T. dicoccoides* (Blé de Palestine, amidonnier sauvage), qui a donné naissance aux dix autres races cultivées : *T. dicoccum* (Amidonnier), *orientale* Perc. (Froment du Khorasan), *durum* (Froment dur), *polonicum* (Froment de Pologne), *turgidum* (Poulard), *pyramidale* Perc. (Poulard d'Égypte), *vulgare* (Froment ordinaire), *compactum* (Froment Hérisson), *sphaerococcum* Perc. (Froment nain des Indes) et *Spelta* (Epeautre).

Les races nouvelles *orientale*, *pyramidale* et *sphaerococcum* ont été ajoutées aux anciennes nomenclatures par Percival (1).

ESPECE I. — *T. aegilopoides* Bal. est une herbe sauvage des collines des Balkans (Grèce, Bulgarie, Serbie, Asie Mineure), à épi très aplati, à deux séries opposées d'épillets, à grain vêtu, à « amande » vitreuse, jaune-olive, se terminant en pointe aux deux extrémités et très comprimée latéralement. L'épi se désarticule à maturité, du sommet vers la base.

RACE I. — *T. monococcum* L. (Engrain, Petit épeautre, Blé Jocular ; all.: Einkorn; angl.: Small spelt). Port érigé, paille fluette, tallage élevé; feuilles de couleur jaune pâle caractéristique; épis barbus, aplatis, à rachis très fragile, se désarticulant en pièces très courtes et portant deux séries d'épillets, ce qui donne à l'épi, à première vue, l'apparence d'une orge à deux rangs ; grain fortement inclus dans les glumes, jaunâtre, vitreux, comprimé latéralement, pointu aux deux bouts, à profil courbe, à sillon ventral très peu apparent. Deux caractères distinctifs de l'engrain sont la présence, à la partie supérieure de la glume, à côté de la dent qui termine la nervure principale ou crête, d'une dent supplémentaire, presque de même longueur, prolongeant la nervure secondaire de la glume, ainsi que celle d'une « palea » (mince glume membraneuse, de même longueur que les glumelles), qui, entière pendant la vie végétative de la plante, se fend en deux moitiés lors de la maturité (ce dernier caractère avait décidé **SERINGE** à ranger l'engrain dans un genre séparé, le genre *Nivieria*).

Subdivision en variétés :

Épis	rugueux, scabres	jaunes	barbes jaunes	var. <i>lactissimum</i> , Krck.
			rouges ou r. pâle, barb. rouges	var. <i>flavescens</i> , Krck.
	jaunes	barbes	jaunes (2)	var. <i>Evednianum</i> , Zhuk.
			noires (2)	var. <i>Tauricum</i> , Drosd.
			rouges	var. <i>vulgare</i> , Krck.
			noires (2)	var. <i>atriaristatum</i> , Flaksb.
	brillants	rouges	sur fond jaune (2)	var. <i>Symphaeropolitanum</i> , Drosd.
			sur fond rouge (2)	var. <i>nigrocultum</i> , Flaksb.
	lisses	noirs	sur fond jaune (2)	var. <i>Symphaeropolitanum</i> , Drosd.
			sur fond rouge (2)	var. <i>nigrocultum</i> , Flaksb.
Epis pubescents, rouges			var. <i>Hornemanni</i> , Clem.	

ESPECE II. — *T. dicoccoides* Körn (3). — Forme sauvage de l'amidonnier, trouvée, en 1906, par **AARONSOHN**, en Syrie et, plus tard, en Palestine et en

(1) **KAJANUS** (6), propose de répartir les diverses espèces et races de Percival entre trois séries: 1° *T. monococcum* L. s. ampl. (la série de l'Engrain de **SCHULZ**, comprenant *T. aegilopoides* et *monococcum*; 2° *T. acuminatum* **KAJ.** (la série de l'Amidonnier de **SCHULZ**), englobant *T. dicoccoides*, *dicoccum*, *orientale*, *persicum*, *durum*, *polonicum* et *turgidum*; 3° *T. obtusatum* **KAJ.** (la série de l'Épeautre de **SCHULZ**), comprenant *T. Spelta*, *vulgare*, *compactum* et *sphaerococcum*.

(2) Variétés nouvelles, récemment découvertes par **FLAKSBERGER**, **ZHUKOVSKY** et **DROSDOV** (Tauride, district de Balaklava).

(3) Une nouvelle espèce, *T. Timopheevi* **Zhuk**, a été découverte par **ZHUKOVSKY**; proche de *T. dicoccoides*, elle s'en distingue néanmoins par des caractères spécifiques.

Perse; elle se distingue des races cultivées par le rachis à pubescence très abondante et se désarticulant spontanément avec une facilité extrême, ainsi que par la forme et la grandeur des épillets et des graines.

RACE II. — *T. dicoccum* Schübl. (Amidonnier; angl. et allem.: Emmer). Les amidonniers européens ont un **coléoptyle** à 2 nervures et des épis à rachis cassant; la plupart sont barbus et leur grain est vêtu; celui-ci, débarrassé des **glumelles**, se montre un peu plus comprimé latéralement que l'*Epeautre* et sa section est quelque peu triangulaire.

PERCIVAL distingue un groupe **indo-abyssin** à **coléoptyle** montrant de 2 à 6 nervures et à rachis de l'épi, dans la grande majorité des cas, non cassant.

Subdivision en variétés :

I. — GROUPE EUROPÉEN.

A. Section à épis barbus.

blanc	glabres	barbes courtes	var. <i>triccoccum</i> , Krck.	
		barbes longues	épillets } étroits	var. <i>farrum</i> , Krck.
			simples } larges, denses	var. <i>liguliflorum</i> , Krck.
			épillets ramifiés	var. <i>albiramosum</i> , Krck.
	pubescents	barbes courtes	t épillets simples	var. <i>submajus</i> , Krck.
			t épillets ramifiés	var. <i>Metzgeri</i> , Krck.
		barbes longues	épillets barbes droites	var. <i>semicanum</i> , Krck.
			étroits	
		lâches barbes courbes	var. <i>flexuosum</i> , Krck.	
		épillets larges, denses, barb. noires	var. <i>majus</i> , Krck.	
Epis noirs	glabres	épillets simples	var. <i>Fuchsii</i> , Krak.	
		épillets à épillets doubles	var. <i>Dodonaei</i> , Krck.	
		épillets ramifiés	var. <i>cladurum</i> , Krck.	
		épillets étroits	var. <i>rufum</i> , Krck.	
	pubescents	barbes courtes	simples t larges, denses	var. <i>pycnurum</i> , Krck.
			épillets à épillets doubles	var. <i>Schubleri</i> , Krck.
		barbes longues	épillets ramifiés	var. <i>erythrurum</i> , Krck.
			f épillets simples	var. <i>Bauhini</i> , Krck.
			épillets à épillets doubles	var. <i>Tragi</i> , Krck.
			épillets ramifiés	var. <i>Krausei</i> , Krck.
	épillets simples	var. <i>macratherum</i> , Krck.		
	épillets à épillets doubles	var. <i>Mazzucati</i> , Krck.		
	épillets ramifiés	var. <i>rubiramosum</i> , Krck.		
	barbes courtes	 var. <i>subatratum</i> , Krck.		
	pubescents barbes longues	f épillets simples	var. <i>atratum</i> , Krck.	
		f épillets ramifiés	var. <i>melanurum</i> , Krck.	

B. Section à épis mutiques ou à barbes torses.

Epis blancs	glabres	r épillets simples	var. <i>inermis</i> , Krck.
		épillets à épillets doubles	var. <i>bispiculatum</i> , Krck.
	pubescents, épillets simples	épillets ramifiés	var. <i>leucocladon</i> , Krck.
Epis rouges	glabres	épillets simples	var. <i>novicium</i> , Krck.
		épillets ramifiés	var. <i>subcladurum</i> , Krck.
	pubescents, épillets simples	épillets simples	var. <i>hybridum</i> , Krck.

H. — GROUPE **INDO-ABYSSIN.**

A. Section « *Speltae* », à rachis cassant.

Epis barbuis, blancs, glabres, à grain rouge... var. *Ajar Perc.*

B. Section « *Tenaces* », à rachis non-cassant, à épis barbuis.

Epis blancs	glabres	{	grain } barbes blanches	var. <i>uncinatum</i> , Perc.
			rouge 1 barbes noires	var. <i>pseudo-uncinatum</i> , Perc.
			grain pourpre	var. <i>Arvascita</i> , Perc.
	pubescents,		grain blanc	var. <i>tomentosum</i> , Perc.
Epis rouges, glabres	{	grain rouge	var. <i>rufescens</i> , Perc.	
		grain pourpre	var. <i>Schimperi</i> , Perc.	
Epis brun foncé ou panachés, pubescents			var. <i>persicum</i> , Perc. (r)	

RACE III. — *T. orientale Perc.* (Froment du Khorasan). Il ressemble à *T. dicoccoides* et *dicoccum* par ses feuilles étroites, pubescentes, ses épis très lâches à arêtes scabres et par sa très grande précocité et à *T. polonicum* par la forme de ses épis, la longueur des glumes (12-15 mm.) et du grain (10.5-12 mm.).

D'après **PERCIVAL**, ce froment constitue une race cultivée peu étendue, mais bien distincte et localisée dans les terres irriguées du Khorasan (Perse).

Deux variétés, seulement, furent trouvées, à épis barbuis, blancs, pubescents, l'une à barbes blanches (var. *insigne, Perc.*), l'autre à barbes noires (var. *notabile, Perc.*).

RACE IV. — *T. durum Desf.* (Froment dur; angl.: Macaroni wheat (2) ; all.: *Hardweizen*, *Glasweizen*) .

Ce froment, comme les races précédentes, ne se développe favorablement que dans les régions à climat chaud et sec; le froment dur est tout spécialement adapté à la sécheresse et très résistant aux rouilles et à la carie. Sa haute

(1) Ce froment, à barbes parallèles, à grain vitreux, recouvert d'une efflorescence argentée, connu, en Europe, sous le nom de «Froment de Perse» et dont le centre cultural géographique est la Géorgie et l'Arménie, fut rangé par **FLAKSBERGER** dans la variété *T. vulgare fuliginosum*. **Al. VAVILOV** en fait une espèce nouvelle, indépendante, *T. persicum*, à 28 chromosomes diploïdes (*T. vulgare* : 42); il ne se laisse croiser que difficilement avec les variétés du Froment ordinaire et se montre exceptionnellement résistant aux maladies cryptogamiques. Son grain est d'excellente qualité, très vitreux et dur. On trouvera une description détaillée de *T. persicum* dans la monographie de **ZHUKOWSKY**, qui découvrit, en Transcaucasie cinq variétés botaniques de cette espèce :

Epis blancs, glabres, barbuis, grain rouge	<i>T. persicum</i> Vav., var. <i>stramineum</i> , Zhuk.
Epis rouges, glabres, grain rouge, barbes rouges — — ,	var. <i>rubiginosum</i> , Zhuk.
barbes noires — — ,	var. <i>pseudo-rubig.</i> , Zhuk.
Epis bleu-grisâtre, pubescents, barbuis, grain rouge—	— , var. <i>caeruleum</i> , Zhuk.
Epis noirs, pubescents, barbuis, grain rouge...	— — , var. <i>fuliginosum</i> , Zhuk.

(2) Les Anglais l'appellent aussi : « Hard wheat » ; mais ce terme peut donner lieu à confusion, étant utilisé, aux Etats-Unis, pour désigner des *vulgare* de haute qualité pour la panification (blés de force).

teneur en gluten et la qualité physique de celle-ci font qu'on l'utilise **pres-
qu'exclusivement** à la préparation des pâtes alimentaires.

Le tallage en est toujours érigé (comme les formes de printemps) ; les jeunes feuilles sont presque toujours glabres, les épis barbus, à arêtes très longues (11-23 cm.), plus persistantes que celles de *T. turgidum* et le plus souvent lisses à la base, alors que celles des **Poulards** sont d'ordinaire **scabres**; le grain, plus ou moins comprimé latéralement et à section triangulaire, possède un endosperme généralement très dur et translucide, à cassure vi- treuse, contrairement à celui des *turgidum*.

Subdivision en variétés :

A. — *Epis barbuis* (r).

blan	glabres	{	barbes blanches	grain blanc	var. <i>leucurum</i> , Krck.	
				grain rouge	var. <i>affine</i> , Krck.	
W	pubescents	{	b	barbes blanches	grain blanc	var. <i>Reichenbachii</i> , Krck.
					grain rouge	var. <i>Valenciae</i> , Krck.
		}	barbes noires	grain blanc	grain rouge	var. <i>fastuosum</i> , Krck.
				grain blanc	grain rouge	var. <i>melanopus</i> , Krck.
ouge	glabres	J	barbes rouges	grain blanc	var. <i>hordei forme</i> , Krck.	
				grain rouge	var. <i>murciense</i> , Krck.	
		f	barbes noires	grain blanc	grain rouge	var. <i>erythromelan</i> , Krck.
				grain blanc	grain rouge	var. <i>alexandrinus</i> , Krck.
				grain blanc	grain rouge	var. <i>italianus</i> , Krck.
				grain blanc	grain rouge	var. <i>aegyptiacus</i> , Krck.
t	barbes noires	grain blanc	grain rouge	var. <i>apulicum</i> , Krck.		
		grain blanc	grain rouge	var. <i>niloticum</i> , Krck.		
Epi	bleu-noir	glabres	S	grain blanc	var. <i>provinciale</i> , Krck.	
				grain rouge	var. <i>obscurum</i> , Krck.	
		pubescents	l	grain blanc	grain rouge	var. <i>caerulescens</i> , Krck.
				grain blanc	grain rouge	var. <i>libycum</i> , Krck.

B. — *Epis mutiques ou non barbuis*.

Epis rouges, glabres, à grain blanc	var. <i>subaustrale</i> , Perc.
Epis bleu-noir, glabres, à grain blanc	var. <i>australe</i> , Perc.

RACE V. — *T. polonicum* L. (Blé de Pologne; all.: **Polnischer Weizen**, Gommer; angl.; Polish wheat). Ce froment se différencie de toutes les autres races par ses épis de grande dimension, à épillets entièrement cachés par de très longues glumes glauques et par ses grains très longs (11-12 mm.) et larges (4 mm.), quoique comprimés latéralement.

(1) **FLAKSBERGER** a trouvé, parmi des froments durs envoyés de File de Chypre, une sorte *sans ligule* (voir, plus loin, *T. vulgare*), à épis blancs, glabres, à barbes noirâtres, à grain rouge, qu'il a baptisée *T. durum*, var. *aglossicon*.

Subdivision en variétés :

		épi cylindrique	var. <i>incertum</i> , Krck.
	barbes courtes	épi carré	var. <i>subincertum</i> , Link.
		épi aplati } court	var. <i>compactum</i> , Link.
		compact } long	var. <i>elongatum</i> , Krck.
		épi carré grain blanc ..	var. <i>levissimum</i> , Krck.
			grain rouge . var. <i>chrysospermum</i> , Krck.
	barbes longues	épi large épillets	
		large étroits . . .	var. <i>abessynicum</i> , Krck.
		à la épillets	
		base larges . . .	var. <i>attenuatum</i> Krck
		épi large	
		au sommet	var. <i>intermedium</i> , Krck
		barbes noires	var. <i>nigrobarbatum</i> , Krck.
	barbes courtes, épi aplati		var. <i>vestitum</i> , Krck.
	u be barbes longues	épi cylindrique } grain blanc	var. <i>speltiforme</i> , Krck.
			grain rouge. var. <i>novissimum</i> , Krck.
		épi carré	var. <i>villosum</i> , Krck.
		épi } grain blanc	var. <i>Martiniani</i> , Krck.
		aplatis } grain rouge	var. <i>Halleri</i> , Krck.
	glabres, barbes longues, épi cylindrique		var. <i>rufescens</i> , Krck.
	u b p pubescents, barbes longues	épi cylindrique	var. <i>rubrovelutinum</i> , Krck.
		épi barbes rouge pâle	var. <i>Seringei</i> , Krck.
		carré barbes noires	var. <i>Vilmorini</i> , Krck.
	Epis noirs, pubescents. barbes courtes, épi cylindrique		var. <i>anomalum</i> , Krck.
	Epis violet pâle, pubescents. carrés		var. <i>violaceum</i> , Krck.
	Epis gris bleu, pubescents, carrés		var. <i>nigrescens</i> , Krck.

RACE VI. — *T. turgidum* L. (Blé Poulard ; all.: Englischer Weizen; angl.: Rivet ou Cone wheat). — Paille très haute, à parois très épaisses, remplie de moëlle, à cavité centrale petite, souvent même absente (paille pleine) ; épis grands, penchés, lourds, le plus souvent barbus, à rachis ordinairement non cassant, à épillets renfermant souvent 3-5 graines, bien développées. Rendements élevés, mais froment pas assez rustique et grain de qualité le plus souvent médiocre.

Subdivision en variétés :

A. *Epis barbus*.

	barbes blanches	épis simples	{	grain blanc	var. <i>lusitanicum</i> , Krck.
				grain rouge	var. <i>gentile</i> , Krck.
	barbes noires	épis ramifiés	{	grain rouge	var. <i>columbinum</i> , Krck.
				grain blanc	var. <i>melanatherum</i> , Krck.
	barbes blanches	épis simples	{	grain rouge	var. <i>nigrobarbatum</i> , Krck.
				grain rouge	var. <i>pavoninum</i> , Krck.
nt	barbes blanches	épis ramifiés	{	grain blanc	var. <i>megalopolitanism</i> , Krck,
				grain rouge	var. <i>buccale</i> , Krck.
a	barbes noires, épis simples, grain blanc	épis ramifiés	{	grain rouge	var. <i>centigranum</i> , Krck.
				grain rouge-violet.	var. <i>modigenitum</i> , Krck.
				grain blanc	var. <i>Salomonis</i> , Krck.

pube	barbes rouges	{	épis simples	{	grain blanc	var. <i>Dreischianum</i> , Krck.
					grain rouge	var. <i>speciosum</i> , Krck.
		}	épis ramifiés	{	grain blanc	var. <i>pseudocervinum</i> , Krck.
	grain rouge				var. <i>vinum</i> , Krck.	
	barbes noires	{	épis simples	{	grain blanc	var. <i>speciosissimum</i> , Krck.
					grain rouge	var. <i>Mertensii</i> , Krck.
		}	épis ramifiés	{	grain blanc	var. <i>Plinianum</i> , Krck.
	grain rouge				var. <i>pseudomirabile</i> , Krck.	
	barbes rouges	{	épis simples	{	grain rouge	var. <i>dinurum</i> , Krck.
					grain blanc	var. <i>mira bile</i> , Krck.
	}	épis ramifiés	{	grain blanc	var. <i>Linnaeanum</i> , Krck.	
grain rouge				var. <i>rubroatrum</i> , Krck.		
	barbes noires, épi simple, grain rouge					
Epis bleu-noir	{	glabres, barbes noires, épi simple, grain blanc ...			var. <i>Herrerae</i> Krck.	
		pubescents épi simple, grain rouge			var. <i>iodurum</i> , Krck.	
		épi ramifié, grain rouge			var. <i>caeleste</i> , Krck.	

B. Epis mutiques.

Epis bleu-noir, pubescents, simples, grain rouge ..var. *subiodurum*, Krck.

RACE VII. — *T. pyramidale* Perc. (Poulard d'Egypte). — Petite race égyptienne, que PERCIVAL sépare du *T. turgidum*, à cause de sa paille naine et de la couleur jaune-verdâtre de ses feuilles, de son grain petit et pointu et de sa grande précocité. Variétés toutes barbues.

Subdivision en variétés :

Epis blancs	f	glabres, barbes blanches		var. <i>recognitum</i> Perc.
		pubescents	{	barbes blanches.
barbes noires	var. <i>pseudo-compressum</i> Perc.			
Epis rouge-pâle pubescents	{	barbes rouges		var. <i>copticum</i> , Perc.
		barbes noires		var. <i>pseudo-copticum</i> , Perc.

RACE VIII. *T. vulgare* Host. (Vill.). (Froment ou blé ordinaire; angl.: Common bread wheat; all.: Gemeine Weizen). — Une extrême variabilité affecte, comme on le sait, les divers caractères de cette espèce; nous pouvons dire que les seuls caractères communs à tous les *vulgare* sont : la solidité — relative ! — de l'axe de l'épi et la fermeture plus ou moins lâche des **glumelles** autour de la graine (grain nu) ; ajoutons encore que les glumes sont généralement dépourvues d'un large plan supérieur (épaulement), que leur plan d'insertion au rachis est assez étroit, que les graines ne sont que rarement comprimés latéralement et qu'elles ont un sillon ventral bien prononcé, profond.

Les découvertes de nombreuses formes nouvelles de *T. vulgare* faites par VAVILOV (355-356) et ses collaborateurs au cours de leurs longues pérégrinations à travers les marches orientales de la Russie, le Turkestan, le Pamir, la Mongolie, l'Afghanistan, la Perse, l'Abyssinie, l'Afrique du Nord, l'ont amené, en complétant celle de Percival, à établir une classification pour ainsi dire définitive de cette espèce.

Trois groupes de formes nouvelles ont été introduits par **VAVILOV** dans la systématique de *T. vulgare* : les formes dépourvues de **ligules** (*T. vulgare*, groupe *eligulatum*, Vav.) (Voir fig. 20), les formes **demi-aristées** (*T. vulgare*, groupe *breviaristatum*, Vav.), chez lesquelles, caractère héréditaire, tous les épillets, les supérieurs surtout, sont munis de courtes arêtes de 2-3 cm. et les formes à **glumelles** déformées, renflées, munies de prolongements tordues, en forme d'arêtes, (*T. vulgare*, groupe *inflatum*, Vav.) (Voir fig. 21), formes correspondant aux orges **trifurquées**.

Voici donc, d'après les dernières données de **VAVILOV**, la classification des variétés chez l'espèce *T. vulgare* :

		SUBDIVISIO
I ^a GROUPE : <i>T. vulgare ligulatum</i> , Vav. (feuilles munies d'une ligule et d'une auricule)	I. Epis sans barbes ou épillets supérieurs munis d'arêtes très courtes	<i>muticum</i> Alef.
	II. Epis barbus, à épillets munis d'arêtes d'au moins 4 cm.	<i>aristatum</i> Alef.
	III. Epis demi-barbus, (semi-aristés) ; tous les épillets munis d'arêtes courtes (2-3 cm.)	<i>breviaristatum</i> Vav.
	IV. Epis à glumes larges, renflées, à dents ordinairement courbes, à glumelles renflées et déformées à leur sommet, portant des prolongements en forme d'arêtes tordues ; graines solidement renfermées dans les enveloppes	<i>inflatum</i> Flaksb.

2^a GROUPE : *T. vulg. eligulatum*
Vav. (feuilles sans **ligule**,
ni auricule) } mêmes subdivisions

1^{er} GROUPE : **LIGULATUM**, Perc.

Subdivisio *muticum* Alef. d'après VAVILOV.

Epis glabres	blancs	{ grain blanc var. <i>albidum</i> , Alef. grain rouge var. <i>lutescens</i> Alef.
	rouges	{ grain blanc var. <i>alborubrum</i> , Krck. grain rouge var. <i>milturum</i> , Alef.
	(jaunes noirâtres	var. <i>triste</i> , Flaksb).
Epis pubescents	blancs	{ grain blanc var. <i>leucospermum</i> , Krck. grain rouge var. <i>velutinum</i> , Schübl.
	rouges	grain blanc var. <i>Delfii</i> , Krck.
		grain rouge var. <i>pyrothrix</i> , Alef.
	bleu-gris, grain rouge var. <i>cyanothrix</i> , Krck.
	noir-brun foncé, grain rouge var. <i>nigrum</i> , Krck.

Subdivisio *aristatum* Alef.

Epis glabres	blancs	{	grain blanc, barbes blanches . var. <i>graecum</i> , Krck.	
			grain rouge barbes blanches var. <i>erythrospermum</i> , Krck. barbes noires ... var. <i>nigroaristatum</i> , Flaksb.	
	rouges	{	grain blanc { barbes rouges .. var. <i>erythroleucon</i> , Krck. barbes noires ... var. <i>pseudo-erythroleucon</i> , Perc.	
			grain rouge { barbes rouges .. var. <i>ferrugineum</i> , Alef. barbes noires ... var. <i>Sardoum</i> , Krck.	
	gris-bleu	{	sur fond blanc (jaune) barbes blanches, grain rouge . var. <i>nigro-erythrospermum</i> , Jakushkin.	
			sur fond rouge, grain rouge . var. <i>caesium</i> , Alef. sur fond blanc (jaune)	
	noirs	{	barbes noires, grain rouge . var. <i>nigricans</i> , Howard.	
			sur fond noir, grain blanc var. <i>indicum</i> , Howard. barbes noires 1 grain rouge var. <i>bengalense</i> , Howard.	
	Epis pubes	blancs	{	grain blanc barbes blanches var. <i>meridionale</i> , Krck. barbes noires .. var. <i>pseudo-meridionale</i> , Flaksb.
				grain rouge { barbes blanches var. <i>Hostianum</i> , Clem. barbes noires .. var. <i>pseudo-Hostianum</i> , Flaksb.
rouges		{	grain blanc barbes rouges .. var. <i>turcicum</i> , Krck. barbes noires .. var. <i>pseudo-turcicum</i> , Vav.	
			grain rouge { barbes rouges .. var. <i>barbarossa</i> , Alef. barbes noires .. var. <i>pseudo-barbarossa</i> , Vav.	
gris-bleu		{	grain blanc var. <i>griseum</i> , Vav.	
			grain rouge var. <i>caeruleovelutinum</i> , Krck.	
noirs		{	sur fond t grain blanc var. <i>mesopotamicum</i> , Vav.	
			jaune t grain rouge var. <i>fuliginosum</i> , Alef.	
rouges		{	sur fond grain blanc var. <i>iranicum</i> , Vav.	
			rouge grain rouge VAR. <i>kurdistanicum</i> , Vav.	
bruns	{	blancs, mais à glumes noires grain blanc .. var. <i>hamadanicum</i> , Vav.		
		sur les bords, avec tendance à barbes colorées grain rouge .. var. <i>kazvinicum</i> , Vav.		
noirs	{	rouges, mais à glumes noires grain blanc .. var. <i>hermanshachi</i> , Vav.		
		sur les bords ; barbes souvent noires aussi grain rouge.. var. <i>luristanicum</i> , Vav.		

Subd. *breviaristatum*, Vav.

glab	blancs	{	grain blanc var. <i>subgraecum</i> , Vav.
			grain rouge var. <i>suberythrospermum</i> , Vav.
rouges	blancs	{	grain blanc var. <i>suberythroleucon</i> , Vav.
			grain rouge var. <i>subferrugineum</i> , Vav.
pubes	blancs	{	grain blanc 5 barbes blanches var. <i>submeridionale</i> , Vav.
			grain rouge 5 barbes noires .. var. <i>subpseudomeridionale</i> , Vav.
rouges	blancs	{	grain rouge 5 barbes blanches var. <i>sub-Hostianum</i> , Vav.
			t grain rouge t barbes noires (1) var. <i>subpseud-Hostianum</i> , Vav.
bruns	rouges	{	t grain blanc 5 barbes rouges .. var. <i>subturcicum</i> , Vav.
			grain rouge t barbes noires (1) var. <i>subpseudoturcicum</i> , Vav. et Kob.
noirs	rouges	{	grain rouge { barbes rouges .. var. <i>subbarbarossa</i> , Vav.
			barbes noires (1) var. <i>subpseudobarbarossä</i> , Vav. et Kob.
bruns	brun-noir, grain rouge	{ var. <i>subfuliginosum</i> , Vav.
		 var. <i>subfuliginosum</i> , Vav.

(1) Formes récemment découvertes par l'expédition VAVILOV-BUKINICH (1924-1927), lors de leur exploration de l'Afghanistan.

Subd. *inflatum*, Vav.

	blancs	grain blanc	var. <i>albinflatum</i> , (Flaksb.)
		grain rouge	var. <i>lutinflatum</i> , (Flaksb.)
Epis glabres	blancs, noirs sur		
	les bords des glumes	var. <i>triste</i> , (Flaksb.)
	rouges	grain blanc	var. <i>alborubro-inflatum</i> , Vav.
		grain rouge	var. <i>rujinflatum</i> , (Flaksb.)
	blancs	grain blanc	var. <i>khorrassanicum</i> , Vav.
		grain rouge	(1) var. <i>heraticum</i> , Vav. et Kob.
	blancs, mais les bords et les pointes		
	des glumes noirs ou gris foncé,		
	grain blanc	var.	<i>tehevanicum</i> , Vav.
Epis pubescents		grain blanc	var. <i>transcaspicum</i> , Vav.
		barbes ou protubérances	
	rouges	rouges, grain rouge (1)	var. <i>turkmenicum</i> , Vav. et Kob.
		barbes ou protubérances	
		noires, grain rouge (1)	var. <i>pseudo-turkmenicum</i> , Vav. et Kob.
	noirs, grain rouge	var. <i>nigroinflatum</i> , Vav.

2e GROUPE : *ELIGULATUM*, Vav.

Subd. *muticum* (épis mutiques ou à courts prolongements ressemblant un peu à un type « *inflatum* s).

Epis glabres	blancs	grain blanc	var. <i>pamiricum</i> , Vav.
		grain rouge	var. <i>shughanicum</i> , Vav.
	rouges,	grain blanc	var. <i>Horogi</i> , Vav.
Epis pubescents	blancs,	grain blanc	var. <i>oxianum</i> , Vav.

Subd. *aristatum* (barbes de 4-5 cm. ou plus).

Epis glabres	blancs	grain blanc	var. <i>gunticum</i> , Vav.
		grain rouge	var. <i>rabulicum</i> , Vav.
	rouges	grain blanc	var. <i>afghanicum</i> , Vav.
		grain rouge	var. <i>tadzikorum</i> , Vav.
Epis pubescents,	rouges,	grain rouge	(1) var. <i>badakhshanicum</i> , Vav.

Subd. *breviaristatum* (barbes de 2-3 cm., surtout au sommet de l'épi).

Epis blancs, grain blanc var. *subgunticum*, Vav.

RACE IX. — *T. compactum* Host. (Blé Hérisson; angl.: Clubwheat; all.: Igelweizen (barbu), Binkel (mutique). — Epi très court (3.5 à 6 cm.), très compact (D = 40-50), à densité régulière ou du type *Squarehead* (voir p. 6). Cette extrême compacité de l'épi est l'unique caractère différenciant *T. compactum* de *T. vulgare*. Le grain est très petit, aussi les rendements sont inférieurs.

Subdivision en variétés :

La systématique de *T. compactum* par PERCIVAL a été considérablement étendue tout récemment par VAVILOV, qui, lors de son exploration de l'Afgha-

(1) Voir note, bas de la page 94.

nistan, a découvert que le district de Kaboul était un centre de culture extrêmement riche en formes très diverses de *compactum*.

Voici la classification telle qu'elle est donnée dans « *Agricultural Afghanistan*, » de **Vavilov** (voir bibliographie) :

I. Groupe *muticum*.

d'après **VAVILOV**

Epis glabres	{ blancs	grain blanc	var. <i>Humboldti</i> , Krck.
		t grain rouge	var. <i>Wernerianum</i> , Krck.
	rouges	grain blanc	var. <i>rufulum</i> , Krck.
		grain rouge	var. <i>creticum</i> , Mazz.
Epis pubescents	blancs	grain blanc	var. <i>linga</i> , Krck.
		grain rouge	var. <i>Wittmackianum</i> , Krck.
	rouges	grain blanc	var. <i>crassiceps</i> , Krck.
		grain rouge	var. <i>rubrum</i> , Krck.
		rouge-bleuâtre, grain blanc	var. <i>clavatum</i> , Krck.
		noirs, grain rouge	var. <i>atrum</i> , Krck.

II. Groupe *aristatum* :

Epis glabres	blancs	grain blanc	var. <i>splendens</i> , Alef.	
		grain rouge	var. <i>icterinum</i> , Alef.	
	rouges	grain blanc	var. <i>Fetisowi</i> , Krck.	
		grain rouge	var. <i>erinaceum</i> , Desv.	
	bleu-noir,	grain rouge	var. <i>atriceps</i> , Krck.	
Epis pubescents	blancs	grain blanc, barbes blanches	var. <i>sericeum</i> , Alef.	
		grain rouge {	barbes rouges var. <i>albiceps</i> , Krck.	
			barbes noires .	var. <i>Kanashii</i> , Kob.
	rouges	grain blanc	barbes rouges .	var. <i>rubriceps</i> , Krck.
			barbes noires .	var. <i>pseudo-rubriceps</i> , Flaksb.
		grain rouge	barbes rouges	var. <i>echinoides</i> , Krck.
			barbes noires .	var. <i>herkianum</i> , Flaksb.
	bleu-noir,	grain rouge	var. <i>atrierinaceum</i> , Krck.	

III. Groupe *breviaristatum*, Vav. (Cf. classification du *T. vulgare*)

Epis glabres	blancs	{ grain blanc	var. <i>subsplendens</i> , Vav. et Kob.
		{ grain rouge	var. <i>subicterinum</i> , Vav. et Kob.
Epis pubescents	rouges	{ grain blanc	var. <i>sub-Fetisowi</i> , Vav. et Kob.
		{ 1 grain rouge	var. <i>suberinaceum</i> , Vav. et Kob.
Epis pubescents	blancs	{ grain blanc, barbes blanches ...	var. <i>subsericeum</i> , Vav. et Kob.
		{ 1 grain rouge, barbes blanches ...	var. <i>subalbiceps</i> Kob.
		{ grain blanc, barbes rouges . . .	var. <i>subrubriceps</i> , Vav. et Kob.
	rouges	{ 1 grain rouge, barbes rouges	var. <i>subechinodes</i> , Vav. et Kob.

IV. Groupe *inflatum*, Vav. et Kob. (Cf. *T. vulgare*) :

Epis glabres	blancs	grain blanc	var. <i>Humboldti inflatum</i> , Vav. et Kob.
		1 grain rouge	var. <i>Wernerianam infl.</i> , Vav. et Kob.
	rouges	grain blanc	var. <i>rufulum infl.</i> , Vav. et Kob.
I grain rouge		var. <i>creticum infl.</i> , Vav. et Kob.	
Epis pubescents	blancs	grain rouge	var. <i>Wittmackianum infl.</i> , Vav. et Kob.
		grain blanc	var. <i>crassiceps infl.</i> , Vav. et Kob.
	rouges	{ grain rouge	var. <i>rubrum infl.</i> , Vav. et Kob.

RACE X. — *T. sphaerococcum*, Perc. (Blé à petits grains ronds). — Petite race, créée par PERCIVAL, avec des formes reçues de l'Inde et de la Perse. **Epis** courts (4-6 cm.), mais moins denses (D = 38-42) que ceux de *T. compactum*, glumes courtes, renflées, grain très petit, court, globuleux, tout à fait caractéristique.

Subdivision en variétés :

Epis barbus	blancs, glabres	} grain blanc	var. <i>echinatum</i> , Perc.
			rouges, glabres	grain rouge
Epis mutiques,	blancs glabres	} grain rouge	var. <i>rotundatum</i> , Perc.
			pubescents,	grain blanc

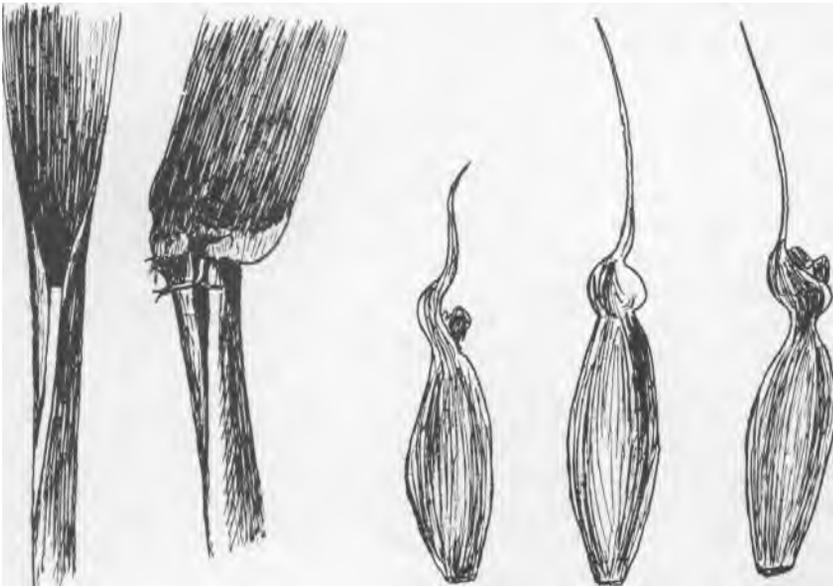


Fig. 20. — A droite: Base de la feuille du Fig. 21. — Glumelles du groupe *inflatum*.
groupe *ligulatum*; à gauche: de la feuille (Dessin libre, d'après VAVILOV).
du groupe *eligulatum*. (Dessin libre, d'après VAVILOV.)

RACE XI. — *T. spelta*. — (Epeautre ; angl.: Spelt. ; all. : Spelz, Dinkel). — L'épeautre est certainement le plus rustique des froments ; d'une résistance incomparable au froid, il est, en outre, peu exigeant quant au sol, mais, son grain vêtu et, surtout, son rendement beaucoup inférieur à celui des bonnes variétés de *vulgare* en limitent la culture aux régions de moyenne et de haute altitude (100 à 1000 m.) .

Epis très lâches (D = 19-22), à rachis cassant (1), épillets à glumes

(1) L'axe de l'épi de *T. spelta* se brise, généralement, au battage, au point d'insertion de l'épillet et non pas à la partie basale, étroite, de l'entre-nœud du rachis, comme chez

courtes, tenaces, à large base d'insertion, à nervures proéminentes, à carène prononcée, à large épaulement, à graines ordinairement vitreuses et solidement enveloppées par les **glumelles** (grain « vêtu »)

Subdivision en variétés :

	blancs	g } glabres	var. <i>album</i> , Krck.
		{ pubescents	var. <i>recens</i> , Krck.
Epis mutiques	rouges	{ glabres	var. <i>Duhamelianum</i> , Krck.
		{ pubescents	var. <i>neglectum</i> , Krck.
	gris-bleu	{ glabres	var. <i>amissum</i> , Krck.
		{ pubescents	var. <i>Alefeldii</i> , Krck.
	blancs	{ glabres	var. <i>Arduini</i> , Krck.
		{ pubescents	var. <i>albovelutinum</i> , Krck.
Epis barbuis	rouges	{ glabres	var. <i>vulpinum</i> , Krck.
		{ pubescents	var. <i>rubrovelutinum</i> , Krck.
	gris-bleu, glabres		var. <i>Schenkii</i> , Krck.
	bleu-noir, pubescents		var. <i>caeruleum</i> , Krck.

Cette classification de **PERCIVAL-VAVILOV** est, comme on vient de le voir, basée sur les caractéristiques de l'épi et de la graine ; on aurait pu utiliser également les caractères morphologiques de la feuille et du chaume. Mais les auteurs pensent, avec raison, qu'une systématique de *Triticum*, si elle veut être claire, d'application facile, doit avoir comme fondement des détails observables à maturité.

Attirons aussi l'attention sur le fait que cette classification englobe uniquement des *variétés botaniques* : au point de vue de l'amélioration, ces variétés ne peuvent — il va de soi — être prises comme des unités génétiques. Chacune d'elles peut se scinder en une multitude *d'espèces élémentaires (jordanons)* et de *lignées*, différenciées par tout un ensemble de caractères morphologiques, anatomiques et physiologiques. Mais il est évident qu'une classification botanique — instrument pratique de travail au point de vue systématique — ne peut être fondée que sur des caractères différentiels peu nombreux et facilement décelables.

Pour la *différenciation des « variétés » cultivées (jordanons)*, **VAVILOV** donne, d'ailleurs, une nomenclature de 66 caractères utilisables dans ce but. Au point de vue de l'importance de ces caractères pour la classification des sortes cultivées, il n'est pas du même avis que les systématiciens américains **CLARK, MARTIN et BALL (274)** qui utilisent, en ordre principal, des caractères qui, d'après le génétiste russe, sont sous la dépendance continue des influences de milieu, tels que la composition de la graine, la forme, la compacité de l'épi, la forme des glumes, etc.

Voici d'ailleurs l'ordre dans lequel **VAVILOV** propose d'utiliser les divers caractères de différenciation des variétés de *T. vulgare* :

les froments sauvages (*T. aegilopoides, dicoccoides*) et chez l'Engrain et l'Amidonner. L'épillet battu de *T. spelta* porte, adhérent à lui, l'entrenœud immédiatement supérieur à son point d'insertion, tandis que chez les autres races à rachis cassant, c'est l'entrenœud inférieur qui reste adhérent à l'épillet battu.

1. — *Caractères déterminant des groupes géographiques.*

1) Paille pleine ou creuse ; 2) Graines fermement retenues par les **glumelles** ou enveloppes minces, aisément détachables du rachis, avec graines souvent visibles entre les **glumelles** écartées ; 3) **Epis** et barbes rudes, enveloppes rigides, **scabres**, fréquemment **carinées** jusque près de la base (Turkestan, Perse) ou type normal (Europe, Sibérie) ; 4) Immunité ou susceptibilité vis-à-vis des maladies (sous conditions favorables d'infection).

ii. — *Caractères qualitatifs indépendants du milieu.*

5) Pubescence de la gaine ; 6) Présence ou absence d'**anthocyanine** chez les jeunes plantes (plusieurs races du Sud de l'Asie sont colorées comme le seigle) ; 7) Développement de la plantule : feuilles couchées, érigées, intermédiaires ; 8) Bords du limbe foliaire ciliés ou non ; 9) Forme et 10) Nervation des glumes ; 11) Longueur et 12) Forme des dents des glumes ; 13) Pubescence des feuilles ; 14) Pubescence des oreillettes (« auricules ») ; 15) Forme du grain ; 16) Densité, compacité de l'épi ; 17) Pubescence des noeuds du rachis ; 18) Pubescence des glumes ; 19) Coloration du chaume ; 20) Présence ou absence d'enduits cireux sur les chaumes et les feuilles ; 21) Forme de l'épi (fusiforme, cylindrique, massue).

III. — *Caractères quantitatifs, fluctuants, facilement observables, établis par comparaison des diverses variétés, cultivées dans les mêmes conditions de milieu.*

22) Type hivernal et printanier ; 23) Longueur ou brièveté de la période de végétation ; 24) Grandeur de la graine ; 25) Dimensions des glumes ; 26) Longueur des épis ; 27) Longueur, largeur des feuilles ; 28) Hauteur des chaumes ; 29) **Épaisseur** des chaumes ; 30) Nombre des fleurs ; 31) Longueur des barbes ; 32) Grandeur des auricules (oreillettes).

IV. — *Caractères essentiellement fluctuants, dépendant fortement du milieu.* (Les variétés ne seront réellement distinctes, que quand elles se seront montrées telles après plusieurs années de culture, dans les mêmes conditions).

33) Présence d'épillets avortés à la base des épis ; 34) Présence d'épillets additionnels à côté des épillets normaux ; 35) Degré de **tallement** ; 36) Nombre de feuilles, nombre de **noeuds** du chaume ; 37) Constitution de la graine (farineuse, vitreuse, demi-vitreuse).

Ce dernier caractère, que les classificateurs américains considèrent comme primordial, est tenu par **VAVILOV** comme étant trop variable pour qu'on lui donne une telle importance.

VAVILOV est d'avis qu'il est possible de grouper les milliers de sortes cultivées en quelques sections, dans les limites de chaque variété botanique ; il propose lui-même, pour les froments qu'il a étudiés, *trois* grands groupes : a) les froments « *rigides* », aux arêtes grossières, courtes, cassantes, un peu renflées à la base, aux grains se détachant difficilement, aux épillets parfois

irrégulièrement répartis le long du rachis, à glumes portant une indentation entre la pointe principale et celle où se termine la nervure latérale (districts secs, irrigués, de l'Asie du Sud, du Turkestan, de la Perse, du Bokhara); *b*) les « *speltis ormes* », à glumes épaisses, à carène proéminente, à plan supérieur aplati (épaulement), à glumelles fortement serrées autour du grain, à épillets étroits, à épis peu compacts, étroits, effilés (districts non irrigués des mêmes régions que *a*); *c*) les « *aryens indo-européens* », aux épis non rudes, non grossiers, aux barbes faibles, aux graines lâchement retenues par les glumelles, aux glumes à plan supérieur oblique ou un peu arrondi (Europe, Sibérie et région montagneuses du Pamir, du Turkestan et de l'Asie du S-W).

VAVILOV déclare qu'une classification complète et unique des multiples sortes cultivées ou *jordanons* est chose impossible : chaque pays doit mettre sur pied une nomenclature nationale, classification d'ordre pratique, ayant comme but de répartir parmi les variétés botaniques les races cultivées et de démêler le fatras d'une synonymie souvent compliquée.

Plusieurs d'entre elles ont déjà vu le jour. Citons la belle classification des froments américains, complétée par de petites monographies spéciales, modèles du genre, de CLARK et de ses collaborateurs MARTIN, LEIGHTY, BALI et SMITH (270 à 276, 309 à 311) ; leur description des variétés repose sur les données suivantes : I) *Caractères morphologiques* : *a*) type de croissance (port), époque de maturité, tallement, hauteur; *b*) couleur du chaume; *c*) caractères du limbe foliaire de la gaine, de la ligule, de l'oreillette; *d*) caractères de l'épi (forme, compacité, port droit ou nutant, barbes); *e*) caractères des glumes (duvet, couleur, longueur, largeur et forme de l'épaulement, longueur et forme de la pointe); *f*) caractères des barbes (couleur, longueur, barbes parallèles ou divergentes, caduques ou persistantes); *g*) couleur, longueur, forme et texture du grain; *h*) forme et grandeur de l'embryon; *i*) largeur et profondeur du *sulcus* (fente ventrale) du grain, forme des « joues », forme et longueur de la brosse. II) *Caractères physiologiques* : rendement, qualité du grain pour la meunerie et la panification, résistance au froid, à la verse, aux maladies.

Mentionnons aussi une bonne monographie des blés français, locaux ou introduits, par DENAÏFFE, COLLE et SIRODOT (279), qui, au point de vue de la distinction entre les diverses variétés, attachent, entre autres, une grande importance aux caractères morphologiques des glumes.

Une autre classification encore, d'ordre essentiellement pratique, est celle qui vient d'être élaborée par J. DE VILMORIN (360), véritable mise à jour de celle de H. DE VILMORIN (1895) (35g) et à laquelle son auteur assigne un double but : servir de référence aux techniciens de l'Agriculture en ce qui concerne les blés actuellement cultivés en France et dans le Nord africain et servir d'annexe indispensable au décret-loi du 26 mars 1925, qui impose la vente des variétés de blé sous leur nom véritable. Dans cette classification, les nouveaux groupes créés par VAVILOV et PERCIVAL, ont été incorporés parmi les anciennes formes, d'après leurs caractères extérieurs : *Sphaerococcum* et *persicum* dans *T.*

vulgare (1), *orientale* dans *T. polonicum*, *aegilopoides* dans *T. monococcum*, *dicoccoides* dans *T. dicoccum* et *pyramidalis* dans *T. turgidum*. Chaque groupe est subdivisé en sections d'après les caractères suivants : Présence ou absence de barbes, couleur de l'épi, présence ou absence de duvet, couleur du grain, forme de l'épi, forme et compacité des épillets, certaines particularités des glumes, des *glumelles* et de la paille.

Parmi la série des classifications et des descriptions de formes et de variétés régionales, citons encore celles des multiples collaborateurs de VAVILOV (diverses régions de l'U. S. S. R.) (Voir la liste bibliographique), des HOWARD (H. et Gabrielle) (Indes) (300 à 305), de DUCELLIER (281 *) (Algérie, Sahara) de BOEUF (Tunisie) (266), de MIÈGE (Maroc, Soudan, Mauritanie, Syrie) (314 à 321), de CHMELAR (Tchécoslovaquie) (26g).

Mentionnons enfin l'initiative si hautement intéressante que vient de prendre le Professeur SCHRIBAUX (33⁶-337), président de l'Association internationale des Sélectionneurs de plantes de grande culture, en vue de la rédaction d'un *Catalogue international des meilleurs blés*, mentionnant, pour chaque pays, ses meilleures *variétés améliorées*, ses bonnes *variétés locales* et ses *variétés nouvelles* les plus intéressantes; cette nomenclature et cette description seraient accompagnées d'un historique succinct de la sélection nationale, d'une statistique relative aux conditions économiques de la production du froment et de quelques données sur les conditions naturelles de cette production. Un tel Catalogue rendrait aux sélectionneurs de tous les pays un réel service en facilitant les échanges de matériel sélectif, races améliorées et géniteurs intéressants.

Ces échanges pourraient être facilités du fait que chaque pays ferait une étude approfondie des facteurs naturels climatiques, topographiques, édaphiques (« du sol »), en un mot, de tous les facteurs *écologiques* influençant la croissance de la plante, étude à laquelle BENZIN (263) donne le nom d'*agro-écologie*. Il s'agirait, d'après cet auteur, d'étudier les caractéristiques *agro-écologiques* des diverses variétés locales (« *chorotypes* »), des diverses régions de chaque pays : adaptations générales à l'eau ou à la sécheresse, par exemple, à la longueur de la période de végétation, adaptations spéciales du feuillage, du chaume, de la racine (point important, trop souvent négligé), de la *graine*, adaptation à l'altitude. Ces observations *agro-écologiques* diront si les *chorotypes* sont *isotypiques* (doués des mêmes propriétés *agro-écologiques*), *homotypiques* (doués de propriétés semblables), ou *allotypiques* (*chorotypes* dissemblables). Il sera inutile d'insister sur l'importance de ces notions au point de vue des essais d'acclimatation, dans une région donnée, de variétés introduites de pays étrangers : ne s'adapteront que les *chorotypes* qui seront « *isotypiques* » ou, du moins, « *homotypiques* » avec les variétés locales.

(1) Si, d'après ses caractères *morphologiques*, *T. persicum* Vav. peut, à la rigueur, être rapproché de certaines formes *vulgare*, son nombre chromosomique (28) l'en sépare absolument.

2. GROUPEMENTS. — CENTRES D'ORIGINE.

La grande variabilité spécifique du genre *Triticum* ressort de la classification que nous venons d'exposer. Cependant, des *analogies morphologiques et anatomiques*, morphologiques surtout, ont permis de sérier les espèces *linnéennes* tie Froment en trois *groupements* ; cette *sériation* a été confirmée par de multiples observations *cytologiques*, portant sur le *nombre de chromosomes* que comportent les noyaux cellulaires des divers *Triticum*.

Ces groupements sont les suivants :

Désignation du groupement	Nombre de chromosomes haploïdes (r)	Nombre de chromosomes diploïdes (r)	Espèces rangées dans le groupement
Groupe I. — Groupe du <i>monococcum</i> (Engrain)	7	14	<i>T. aegilopoïdes</i> Bal. <i>T. monococcum</i> L.
Groupe II. — Groupe du <i>dicoccum</i> (Amidonnier)	14	28	<i>T. dicoccoïdes</i> Korn. <i>T. dicoccum</i> Schrank. <i>T. durum</i> Desf. <i>T. turgidum</i> L. <i>T. polonicum</i> L. <i>T. orientale</i> Perc. <i>T. pyramidale</i> Perc. <i>T. persicum</i> Vav.
Groupe III. — Groupe du <i>Spelta</i> (Epeautre)	21	42	<i>T. vulgare</i> Vill. <i>T. Spelta</i> L. <i>T. compactum</i> Host. <i>T. sphaerococcum</i> Perc.

Le nombre chromosomique de base chez *Triticum* est 7 (nombre haploïde du *T. monococcum*) ; aussi, les *trois* groupements ci-dessus sont-ils souvent désignés, respectivement sous le nom de groupe *diploïde* (2 X 7 chromosomes diploïdes), *tétraploïde* (4 X 7) et *hexaploïde* (6 X 7).

Ce fut le Japonais SAKAMURA (450) qui, le premier, établit d'une façon exacte (2) le nombre de chromosomes chez les *trois* groupes ; ces nombres ont, depuis, été confirmés, chez une multitude de variétés de Froment, entre autres, par KIHARA, SAX, NIKOLAËVA, DE MOL, THOMPSON, WATKINS, STOLZE, PERCIVAL, BLEIER, MICZYNSKI.

(1) Nombre *haploïde* = nombre de chromosomes dans les noyaux des cellules sexuelles ou *gamètes* (grains de pollen et sac embryonnaire) ; nombre *diploïde* = nombre de chromosomes dans les noyaux des cellules *somatiques* ou cellules constituant le corps du végétal.

(2) SAKAMURA avait d'abord indiqué les nombres erronés de 8-16.

D'ailleurs, d'autres faits d'ordre biologique sont venus corroborer l'existence des groupes de *Triticum* ; citons les principaux : leur manière de réagir vis-à-vis des maladies, leurs réactions sérologiques, leurs centres géographiques de dispersion et, enfin, leur comportement lors des croisements *interspécifiques*.

VAVILOV (382 à 384), fut un des premiers à utiliser, en Botanique systématique, comme « test physiologique » des espèces, leur *réaction vis-à-vis des maladies cryptogamiques*. Il a établi que le comportement différentiel vis-à-vis des parasites strictement spécialisés était dû, pour une large part, à la position des espèces à l'intérieur des limites du genre. Or, en ce qui concerne les *Triticum*, seul le groupe *diploïde* s'est montré absolument immun vis-à-vis de *Puccinia triticina* (Rouille brune), *P. glumarum* (Rouille jaune) et vis-à-vis de la Carie; alors que le groupe *hexaploïde*, celui des *Spelta*, s'est montré, généralement, susceptible et que celui des *dicoccum* s'est montré intermédiaire ou plutôt résistant.

C'est **ZADE** (390) qui eut l'idée d'appliquer la théorie moderne de la *séro-diagnose* (e. a. la théorie des agglutinations) à la différenciation entre espèces. Les essais sur *Triticum* confirmèrent la réalité des trois groupes établis précédemment.

Enfin, la répartition de toutes les espèces du genre Froment entre *trois* groupes est confirmée par leur comportement lors des hybridations effectuées entre espèces dans les limites des groupes ou entre espèces appartenant à des groupes différents. C'est ainsi que le *T. monococcum* ne se laisse croiser qu'avec la plus grande difficulté avec les espèces des autres groupes et que les combinaisons entre espèces tétraploïdes sont caractérisées très souvent par une stérilité prononcée des hybrides et par tout un ensemble d'anormalités cytologiques. Nous nous étendrons davantage sur ce sujet quand nous étudierons les *croisements interspécifiques* chez *Triticum*.

Ce n'est d'ailleurs qu'après cette dernière étude, que nous pourrions approfondir quelque peu une question intimement liée à celles des groupements et des centres d'origine, celle de la *phylogénie* de *Triticum*, et voir quels peuvent avoir été les ancêtres de nos froments cultivés actuels et quelle est la filiation qui relie, au cours de l'histoire, les divers groupements et les diverses espèces.

Une intéressante application des principes ci-dessus exposés, est la détermination d'une nouvelle race de Froment, trouvée, il y a plus de dix ans, parmi 580 échantillons de *T. vulgare* et découverte, en 1922, par **ZHUKOWSKY**, en Géorgie et retrouvée l'année suivante, par lui et **DAKAPRELEVICH**, en Arménie (Cf. p. 89, note). **FLAKSBERGER** avait rangé ce nouveau froment dans le troisième groupe, parmi l'espèce *Triticum vulgare*, var. *fuliginosum* Al. — Cependant, si, à première vue, son aspect général militait en faveur de cette *détermination*, certains détails anatomiques, entre autre la grande dimension des chloroplastes, semblaient le différencier du *vulgare*.

Bientôt, **VAVILOV**, ayant constaté que la race nouvelle se distinguait par une complète immunité vis-à-vis d'*Erysiphe graminis* D. C. et par une grande

résistance vis-à-vis des *trois* rouilles des céréales, émettait l'idée qu'elle devait être rapprochée du deuxième groupe, celui du *dicoccum*. Bientôt les recherches cytologiques de NIKOLAEVA (439, 440) confirmèrent l'opinion de VAVILOV : la nouvelle forme possédait 14 chromosomes dans les noyaux de ses cellules sexuelles et 28 dans ceux de ses cellules somatiques. Dès lors, VAVILOV n'hésita plus à en faire une espèce linnéenne distincte sous le nom de *T. persicum* Vav. et à la ranger parmi les tétraploïdes. Cette détermination fut confirmée encore par d'autres observations, TCHINGO-TCHINGAS (Cf. Bibl.), en faisant des essais de mouture et de panification, trouva, chez *T. persicum* des caractères absolument spéciaux, qui ne permettaient plus de le ranger parmi les *vulgare* mouture très difficile, quantité peu élevée de farine, petit volume du pain, couleur foncée de la mie, goût spécial.

Se basant sur la théorie de KIHARA et SAX, que les espèces à nombre identique de chromosomes se croisent entre elles sans difficulté, et donnent des hybrides à pollen normal et à descendance fertile, alors que le contraire se vérifie quand on croise des espèces à nombre chromosomique différent, VAVILOV et JAKUSCHKINA (389), croisèrent *T. persicum* avec des variétés appartenant aux trois groupes. Les croisements *T. persicum* X *T. monococcum* et *T. persicum* X froments à 42 chromosomes, donnèrent, en grande majorité, des combinaisons stériles, peu de croisements ayant même réussi, alors que les hybridations *T. persicum* X froments à 28 chromosomes (1) réussirent parfaitement en donnant des grains normaux, à excellente faculté germinative. Preuve nouvelle et définitive que c'était avec raison que VAVILOV, détachant *T. persicum* du groupe des *Spelta*, l'avait rattaché à celui des *dicoccum*.



Quant à la théorie des *centres d'origine*, elle fut fondée de même par VAVILOV, à la suite des grandes explorations de ce savant à travers l'Asie et dans l'Afrique orientale (Abyssinie). D'après cette théorie, la patrie d'une espèce botanique est caractérisé par la présence, en ce point, du plus grand nombre possible de formes locales de cette espèce (2).

Or, ces centres d'origine établis par VAVILOV (386 à 388*) pour le genre *Triticum* sont nettement distincts pour chacun des *trois* groupes : de larges espaces les séparent, ils ne confluent nullement. Voici, à cet égard, les dernières conclusions du Bureau de Botanique appliquée et d'Amélioration des Plantes de Léningrad.

Il existe, sur le globe, trois foyers *primordiaux* de formation et de dispersion des froments cultivés : le premier, de loin le plus important, est l'Abyssinie-Erythrée (groupe *abyssin*), le deuxième, l'Afghanistan du SW (au Sud de l'Hin-

(1) Le croisement *T. persicum* X *T. durum*, donna des lignées de *durum* à période végétative raccourcie, ce qui permit de faire glisser leur culture vers le Nord; d'autres hybrides de bien meilleure qualité boulangère que le *T. persicum* furent également obtenus.

(2) Ces centres de concentration, très riches en formes diverses, sont des sources excessivement intéressantes de matériel pour les sélectionneurs, qui y trouvent souvent des formes morphologiques entièrement nouvelles.

doukousch) et l'Inde du NW (groupe *afghano-indien*) et le troisième les régions avoisinantes de la Syrie et de la Palestine.

Le foyer *abyssin* est essentiellement (1) celui des *Triticum* à 28 chromosomes (*durum* s. 1., *turgidum* s. 1., *polonicum*, *dicoccum*); deux faits remarquables caractérisent ce foyer : un polymorphisme très accentué, développé en l'absence de contrastes d'ordre *écologique* et la présence, chez les *durum* typiques, de caractères habituellement propres aux *vulgare*, par exemple la susceptibilité aux touilles foliaires et la pubescence des limbes et des gaines.

Le foyer *afghane-indien* est celui des Froments à 42 chromosomes (*vulgare*, *compactum*, *Spelta*) ; il est très riche aussi en blés tendres, dont on découvre encore chaque année des formes nouvelles.

Enfin, le genre *Aegilops*. *Secale*, les espèces sauvages, *T. aegilopoides* et *dicoccoides*, ainsi que *T. monococcum* (à 14 chromosomes), ont leur centre dans les régions méridionales de la Syrie et dans le Nord de la Palestine. Il existe donc actuellement un hiatus géographique considérable entre les centres des froments cultivés (*monococcum* excepté) et celui des froments sauvages.

Ajoutons qu'un centre *secondaire* d'origine existe en *Transcaucasie*, où *VAVILOV* et ses collaborateurs ont découvert des espèces nouvelles de *Triticum*, formes très complexes, *T. persicum* Vav. et *T. Timopheevi* Zhuk., qui possèdent des caractéristiques communes aux deux groupes des Froments à 28 et à 42 chromosomes.

La théorie des « Séries homologues » de *VAVILOV* (385). Cette théorie intéressante repose sur la conception de la présence, dans des groupes de plantes alliées, telles que le Froment, l'Orge, le Seigle, de système., ou séries de caractères. Ces systèmes montrent encore des *hiatus*, c'est-à-dire il manque, dans tel ou tel genre d'un groupe, des espèces montrant tel ou tel caractère que possèdent des espèces d'un autre groupe.

Or, dit *Vavilov*, tôt ou tard, ces nouvelles formes seront découvertes au cours d'explorations serrées. Le grand voyageur, pour étayer sa thèse, rapporte quelques exemples frappants : Chez l'Orge, on connaît depuis longtemps des variétés à glumes munies, au lieu de barbes, d'appendices courts, *trifurqués* (*Hordeum trifurcatum*), chez le Froment, des variétés à épis pubescents et à épis aristés, *semi-aristés* et mutiques, chez diverses Graminées, des formes sans *ligules*. Or, *Vavilov* a trouvé des formes de *Triticum trifurqués* (p. 93); en 1926, il découvrit, au Pamir et en Afghanistan, des Froments sans *ligule* (*T. eligulatum*) (p. 93), en 1918, des *Secale* à épis pubescents et, en 1919, des Seigles barbus et mutiques, alors que, jusqu'alors, on ne connaissait que des formes *semi-aristées* de cette céréale.

(1) *VAVILOV* y a découvert aussi un grand nombre de variétés de *T. vulgare*; plus de 200 formes appartiennent à *T. durum* et *turgidum*; plus de 60 à *T. polonicum*, *dicoccum* et *vulgare*.

3. CROISEMENTS **INTERSPÉCIFIQUES** ET **INTERGÉNÉRIQUES** CHEZ « **TRITICUM** ».

Je ne pense pas qu'il y ait un groupe d'espèces végétales où, ces dernières années surtout, les essais de croisements ont été aussi nombreux que dans celui des *Triticum*. On trouvera, à la fin de ce livre, une liste importante de travaux, portant sur des hybridations entre espèces d'un même groupe de cette céréale, entre espèces appartenant à des groupes différents et, enfin, entre le genre *Triticum* et des genres voisins (*Aegilops*, *Secale*). Ces recherches, dont la grande majorité date, à peine, de la dernière décade, ont porté tantôt sur l'analyse génétique des diverses descendance hybrides, tantôt sur leur analyse cytologique.

Dans les pages qui vont suivre, je n'ai pas fait un compte-rendu détaillé de ces multiples essais : les chercheurs qui voudraient pénétrer plus avant dans les nombreuses et intéressantes théories qui ont vu le jour à la suite de ces hybridations **interspécifiques** et **intergénériques**, consulteront, avec fruit, la liste bibliographique; c'est d'ailleurs à leur intention que je donne ci-dessous une nomenclature aussi complète que possible, des recherches qui ont été effectuées dans ce sens. Enfin, certains travaux de **KAJANUS** (410), de **WATKINS** (481) et de **BLEIER** (398), qui constituent autant de petites monographies, pourront leur être très utiles au point de vue documentaire.

Répertoire des principales recherches sur le comportement héréditaire et cytologique des hybrides **interspécifiques** et **intergénériques** du genre « **Triticum** » (1).

I. — HYBRIDES **INTERSPÉCIFIQUES**

A. — *Groupe diploïde* (groupe I) X *groupes tétraploïde* (groupe II) et *hexaploïde* (groupe III).

- T. aegilopoides* X *T. dicoccum* : PERCIVAL (1921), Kihara (1924), Kihara et Nishiyama (1928).
- T. monococcum* X *T. dicoccoides* : TSCHERMAK (1914), MALINOVSKI (1924).
T. monococcum X *T. dicoccum* : BEYERINCK (1884-86), Kihara (1924), Thompson (1926-1930), Kihara et Nishiyama (1928).
- T. monococcum* X *T. durum* : TSCHERMAK (1913-14), BLARINGHEM (1914).
- T. monococcum* X *T. turgidum* : BIFFEN (1905), TSCHERMAK (1913-14), Sax (1922), Thompson (1926).
- T. monococcum* X *T. polonicum* : TSCHERMAK (1913-14), BLARINGHEM (1914), LEWICKI (1922), MALINOVSKI (1924).

(1) Les noms, en *grasse*, sont ceux des auteurs de travaux essentiellement *cytologiques*.

- T. monococcum* X *persicum* : VAVILOV et JAKUSHKINA (1925).
T. monococcum X *T. Spelta*, *T. vulgare* : TSCHERMAK (1907, 1913, 1928), VAVILOV (1913), BLARINGHEM (1925), Melburn-Thompson (1927).

B. -Groupe tétraploïde (groupe II) X groupe hexaploïde (groupe III).

- T.* du groupe II X *T.* du groupe III RAUM (1931).
T. dicoccoïdes X *T. dicoccum* : TSCHERMAK (1913), VAVILOV (1926).
T. dicoccoïdes X *T. durum* : VAVILOV (1926).
T. dicoccoïdes X *T. vulgare* : TSCHERMAK (1913), LOVE et CRAIG (1919).
T. dicoccoïdes X *T. Spelta* : TSCHERMAK (1913).
T. dicoccum X *T. vulgare*, *T. comp.* : BIFFEN (1905), TSCHERMAK (1907, 1913, 1914), BUFFUM (1911), STOLL (1912), MALINOVSKI (1914, 1918, 1926), KEZER et BOYACK (1918), HAYES, PARKER et KURTZWEIL (1920), GRIFFEE (1921), LEIGHTY et BOSHNAKIAN (1921), PUTTICK (1921), SAX (1922), KA JANUS (1923), MATHIS (1925), VAVILOV et JAKUSHKINA (1925), BIFFEN et ENGLEADOW (1926), HYNES (1926), Thompson et Hollingshead (1927).
T. dicoccum X *T. Spelta* : STOLL (1907), MALINOVSKI (1918-26).
T. dicoccum X *T. sphaerococcum* : PERCIVAL (1921).
T. durum X *T. vulgare* : H. DE VILMORIN (1880-83), Ph. DE VILMORIN (1907), TSCHERMACK (1907, 1913, 1914), FREEMAN (1917, 1918, 1919), Kihara (1919, 1921, 1924), LOVE et CRAIG (1919), HAYES, PARKER, KURTZWEIL (1920), PUTTICK (1921), WALDRON (1921), Sax (1922, 1923), MEISTER (1922, 1927), FRA (1923), SAX et GAINES (1924), HAYES, STAKMAN et AAMODT (1925), THOMPSON (1925), VAVILOV et JAKUSHKINA (1925), A. et L. SAPEHIN (1928).
T. turgidum X *T. vulgare*,
T. compactum : H. DE VILMORIN (1880, 1883), RIMPAU (1891), BIFFEN (1905, 1916), STOLZ (1907), Ph. DE VILMORIN (1907), KA JANUS (1911), TSCHERMAK (1914),

LEIGHTY et BOSHNAKIAN (1921),
MOLDENHAVER (1922), Sax (1922,
1923), GAINES (1923), SAX et GAI-
NES (1924), Kihara (1924, 1925),
Watkins (1925, 1927), BIFFEN et
ENGLEDOW (1926), HUTCHINSON
(1926).

T. polonicum X *T. vulgare*, *T. Spelta*: H. DE VILMORIN (1880, 1883), BIFFEN
(1905), TSCHERMAK (1907, 1913,
1914), ENGLEDOW (1921), SAX et
GAINES (1923, 1924), Kihara (1924),
MALINOVSKI (1926).

T. persicum VAVILOV et JAKUSHKINA (1925), Wat-
X *T. vulgare*, *T. compactum*, *T. Spelta*: kins (1927).
T. persicum X autres espèces de
Triticum : Vakar (1930).

HYBRIDES INTERGÉNÉRIQUES

A. — *Triticum* X *Secale*.

Triticum du 2e groupe

X *Secale cereale* : Plotnikova (1930).

T. dicoccoides X *S. cereale* : JESENKO (1923).

T. dicoccum X *S. cereale*, *S. montanum* : TSCHERMAK.

T. durum X *S. cereale* : TSCHERMAK, SHEGALOW (1925).

T. durum X *S. montanum* : TSCHERMAK.

T. turgidum X *S. cereale* : BLARINGHEM (1922, 1924, 1926),
TSCHERMAK.

T. turgidum X *S. montanum* : TSCHERMAK.

T. Spelta X *S. cereale* : BLARINGHEM (1922, 1924, 1926),
TSCHERMAK.

T. Spelta X *S. montanum* : TSCHERMAK.

T. compactum X *S. cereale* : MICZYNSKI.

T. vulgare X *S. cereale* : WILSON (1875), CARMAN (1884), RIM-
PAU (1891), SCHLIEPHACKE (1904),
MICZYNSKI (1905), TSCHERMAK
(1905, 1907, 1913, 1914), JESENKO
(1911, 1913, 1914), Nakao (1911),
BACKHOUSE (1916), MC FADDEN
(1917), FIRBAS (1920), Meister
(1921, 1924, 1927), GAINES et STE-
VENS (1922), Kihara (1924), LEIGH-
TY et TAYLOR (1924), Zalenski et

- Secale cereale* X *T. vulgare*.
Doroshenko (1924, 1925), Thompson (1925, 1926), TJUMIAKOFF (1927), LEIGHTY et SANDO (1928), BLEDSOE (1929), Aase (1930), Bleier (1930), Lewitski et Benetzkaia (1930), BUCHINGER (1931), Florell (1931), EHLER (1931).
GAINES et STEVENSON (1922), MEISTER (1924, 1927).
- B. - *Aegilops* X *Triticum*.
- Aegilops ouata* X *Triticum* :
GODRON (1855), REGEL (1856), J. DE VILMORIN (1856), GRÖNLAND (1858), TSCHERMAK (1907, 1913, 1914, 1925, 1927), BALLY (1919), BLARINGHEM (1923, 1925, 1926, 1930), LEWICKI (1923), VAVILOV et JAKUSHKINA (1925), Bleier (1926, 1928), LEIGHTY, SANDO et TAYLOR (1926), Percival (1926, 1928, 1930), TSCHERMAK et BLEIER (1926), HUBER (1928), Kagawa (1928), Sax (1928), Jenkin (1929), Bleier (1930), Kihara et Katayama (1931), EHLER (1933).
- A. cylindrica* X *Triticum* :
TSCHERMAK (1913, 1914, 1926, 1927), Sax (1924, 1928), Gaines et Aase (1926), PERCIVAL (1927), Bleier (1928), Kagawa (1928), EHLER (1933).
- A. ventricosa* X *Triticum* :
BLARINGHEM (1923, 1925, 1926), VAVILOV et JAKUSHKINA (1925), LEIGHTY, SANDO et TAYLOR (1926), TSCHERMAK (1926), Leighty et Sando (1927), Percival (1927), EHLER (1933).
- A. triuncialis* X *Triticum* :
VAVILOV et JAKUSHKINA (1925), LEIGHTY, SANDO et TAYLOR (1926), PERCIVAL (1927), EHLER (1933).
- A. triaristata* X *Triticum* :
GODRON (1855), PERCIVAL (1921), EHLER (1933).
- A. sharonensis, longissima, speltoides, ligustica, squarrosa, caudata, comosa, uniaristata, variabilis, Kotschyi, columnaris, biuncialis, umbellulata* X *Triticum* :
EHLER (1933).

A. speltoides X *T. monococcum* : CHIZAKI (1932).
Aegilops X *Triticum villosum* : TSCHERMAK (1921), Bleier (1928),
EHLER (1933).

C. — *Aegilops* X *Secale*.

Aegilops ovate X *Secale cereale* : TSCHERMAK (1913), LEIGHTY, SANDO
et TAYLOR (1926), Bleier (1931).
A. ovate X *S. montanum* : TSCHERMAK (1906).
A. triuncialis X *S. cereale* : Heinz von Berg (1931).
Tous les *Aegilops* X *S. cereale* : EHLER (1933).

D. — *Aegilops* X *Aegilops*.

Aegilops ovate HUBER (1918), TSCHERMAK (1928).
X *A. ventricosa*, *A. caudata* : Bleier (1928).

E. — *Hybrides* composés.

(*Aegilops* X *Triticum*) X *Secale* : LEIGHTY et SANDO (1917),
(*Aegilops* X *Triticum*) X
(*Triticum* X *Secale*) : TSCHERMAK (1925), Bleier (1931).

I. — HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES.

Avant d'aborder l'étude des principales observations génétiques et cytologiques auxquelles ont donné lieu les hybrides entre les diverses espèces appartenant au genre *Triticum*, signalons que ceux-ci sont souvent désignés par les dénominations suivantes :

Hybrides *triploïdes*, entre le groupe I, celui du *monococcum*, à 7 chromosomes dans les noyaux des cellules sexuelles, et le groupe II, celui du *dicoccum*, à 14 chromosomes haploïdes, soit $7 + 14$ ou 21 chromosomes dans le noyau de l'œuf fécondé, c'est-à-dire *trois fois* le nombre chromosomique de base chez *Triticum*, qui est 7 ; — hybrides *tétraploïdes*, entre le groupe I, à 7 chromosomes, et le groupe III, celui du *Spelta* (21 chromosomes), soit 28 chromosomes dans l'œuf fécondé, c'est-à-dire *quatre fois* le nombre de base ; — hybrides *pentaploïdes*, entre le groupe II, à 14 chromosomes, et le groupe III à 21 chromosomes, soit $14 + 21$ ou 35 chromosomes dans l'œuf fécondé ou *cinq fois* le nombre de base.

Comme il sera difficile, dans les pages qui vont suivre, de séparer d'une façon nette les faits d'ordre génétique et les données cytologiques qui cherchent à les expliquer, il me semble nécessaire de définir, au préalable, certains termes qui reviendront souvent dans l'exposé.

Nous avons vu, p. 102, que les espèces du genre *Triticum* se répartissent en *trois* groupes, se différenciant par leurs nombres chromosomiques, *n* (nombre haploïde de chromosomes dans les noyaux des cellules sexuelles ou gamètes) étant 7 pour le groupe du *monococcum*, 14 pour celui du *dicoccum* et 21 pour

la série 'des *spelta*. Le lot (1) haploïde des 7 chromosomes des grains de pollen et des oosphères de l'engrain (*I monococcum*) constitue ce qu'on appelle un *génomé* : cet ensemble a pour origine l'appariement (2), deux par deux, lors de l'anaphase-métaphase de la *cinèse réductionnelle* (*anaphase-métaphase I*), des 14 chromosomes somatiques, qui sont l'apanage de tous les noyaux constituant le végétal, les noyaux des cellules sexuelles exceptés. Le résultat de cet appariement est la formation de *gèmini* ou chromosomes *bivalents*. Dans le groupe du *dicoccum*, le nombre haploïde 14 est formé par *deux génômes* et dans celui du *spelta*, à 21 chromosomes, par *trois génômes* de 7 chromosomes.

Lors d'un croisement entre espèces du groupe II et III, par exemple *dicoccum* X *vulgare*, les 14 chromosomes *dicoccum* s'apparient normalement, avant la métaphase I, avec 14 chromosomes homologues *vulgare*, formant ainsi 14 bivalents (3) ou *gèmini* et les 7 chromosomes qui restent du triple *génomé vulgare* — les *extra-chromosomes* —, ne trouvant pas de partenaires en vue de l'appariement, resteront à l'état *d'univalents*.

Ce non-appariement de quelques chromosomes *vulgare* lors de la *cinèse réductionnelle* des individus de la F₁, provoque un trouble dans la ségrégation des caractères. Ces caractères différentiels localisés dans les 7 extra-chromosomes non appariés ne *mendélisent* donc pas, contrairement aux caractères communs aux deux groupes, portés par les 14 chromosomes qui se conjuguent.

La présence de quelques caractères typiquement *vulgare* chez les hybrides du groupe *dicoccum* et vice-versa, semble faire croire cependant à la possibilité de quelques rares exceptions à la théorie ci-dessus.

A. Croisements entre les groupes II (du *dicoccum*) et III (du *spelta*).

Transmission héréditaire de certains caractères.

Longueur des entrenœuds du rachis (D ou compacité) (4).

(1) *Synonymes* : ensemble, garniture, stock, constellation.

(2) *Synonymes* : conjugaison, *couplement*. — Voir pour le mécanisme de la réduction de moitié du nombre des chromosomes dans les cellules-mères polliniques et dans celles du sac embryonnaire, en vue de la constitution des noyaux des grains de pollen et de l'oosphère, « *Eléments de Physiologie végétale* », par M. le Professeur MARCHAL (J. Duculot, éditeur, Gembloux).

(3) Dorénavant nous indiquerons les *bivalents*, en affectant le nombre chromosomique de l'exposant 2 (par exemple 14²) et les *univalents*, par l'exposant 1 (exemple 7¹).

(4) Cf. p. 2 et suiv. — La formule de D a été modifiée par les recherches de SCHRÖDER (23')-1932. Pour le calcul de la compacité d'un épi de froment, on compte le nombre total d'épillets et on détermine la longueur de l'axe, depuis l'attache de l'épillet inférieur jusqu'à celle de l'épillet apical.

La question que s'est posée SCHRÖDER est celle-ci : Cet épillet apical ne possède-t-il pas un article, un *entrenœud* ? L'ordonnance *morphologico-anatomique* des *nœuds* du chaume se répète de *nœud* à *nœud*, jusqu'à ce que l'épi vienne mettre une fin *apparente* à ce rythme. Au point de transition chaume-épi se trouve un *rebord* plus ou moins prononcé. *nœud* transformé, qui porte un appendice plus ou moins long, ou même, dans certains cas,

RAUM (446) — 1931 — examinant, dans une série importante de croisements pentaploïdes, la transmission héréditaire du caractère « longueur des entrenœuds du rachis », trouve que tous ces croisements donnent, à la F², des formes « compactum » à facteur C (1); or, ce facteur n'existe ni chez les géniteurs vulgare à épi lâche, ni chez les formes *Squarehead* (« en massue »). C'est donc la série des *dicoccum* qui l'apporte ; l'A, a prouvé sa présence chez *T. dicoccoides*, *turgidum* et *durum*, son absence chez *T. dicoccum* et *polonicum*.

une feuille. Ce rebord est surtout bien apparent chez les épis portant à leur base, une série d'épillets stériles.

Dans l'angle axillaire de cet appendice, se forme un bourgeon qui devient l'épillet. L'épi doit donc compter autant de nœuds (feuilles à épillets) que d'épillets.

Parmi les froments dont le rachis se désarticule, il existe trois types de cette désarticulation : a) le type *monococcum*, où l'épillet apical rudimentaire — et les autres aussi — reste attaché à l'article sous-jacent; b) le type *spelta*, chez lequel l'épillet apical détaché ne porte pas d'article et les autres épillets portent, à leur face postérieure, tournée vers le litchis, l'article à l'extrémité duquel s'insérerait l'épillet immédiatement supérieur; c) le type *Aegilops* (Section *Platystachys*), qui se désarticule en haut de l'épi d'après le type *monococcum* et vers la base d'après le type *spelta*. Dans ces épis, il y a donc un épillet qui possède deux articles et un autre, l'apical, qui n'en a pas. Le type de désarticulation *spelta* ne contredit donc pas l'idée de l'union de l'épillet apical avec son article sous-jacent.

Conclusion : L'article de l'épillet basal, n'est pas celui qui sépare cet épillet du deuxième, mais celui qui se trouve en dessous de lui.

Il est évident que ces données ont une influence sur la détermination de D.

La formule de VON NEERGAARD

$$D = \frac{\text{Nombre total d'épillets} - 100}{\text{Longueur du rachis, en mm., mesurée depuis l'attache de l'épillet basal jusqu'à celle de l'épillet apical.}}$$

est donc fautive, car le nombre total d'épillets dépasse d'1 le nombre d'articles contenu dans la longueur d'axe mesurée. Si n = le nombre total d'épillets d'un épi normal, la fraction en trop = $\frac{100}{n(n-1)}$.

DERLITZKI (12^b) — 1913 — avait déjà proposé une correction de la formule de NEERGAARD

$$D = \frac{\text{Nombre d'articles} - 100}{\text{Long. d'axe en mm.}} + 1.$$

L'erreur de DERLITZKI est qu'il part de la conception qu'un épi normal doit porter, aux deux extrémités, un épillet, alors, qu'en réalité, il y a au sommet, un épillet, et à la base, un article; il y a autant d'articles que d'épillets.

La formule théorique exacte serait celle-ci : $D = \frac{\text{Nombre total d'épillets} - 100}{\text{Longueur totale de l'axe, y inclus l'article inférieur.}}$

Mais comme cet article est souvent très long, chez *spelta* e. a. et aussi quand il existe plusieurs épillets stériles à la base de l'épi, et que sa longueur varie considérablement. SCHRÖDER propose d'utiliser, en pratique, la formule suivante :

$$D = \frac{(\text{Nombre total d'épillets} - 1) \cdot 100}{\text{Longueur du rachis, en mm., mesurée depuis l'attache de l'épillet basal jusqu'à celle de l'épillet apical. (V. NEERGAARD).}}$$

En un mot, il exclut l'épillet inférieur et son article.

(1) Cf., p. 9.

Quant au facteur spécial Q qui détermine, chez les *Squarehead*, l'état de « massue » (1) — et cela indépendamment du facteur de compacité, — il n'existe que chez les *Triticum* à 42 chromosomes et, chez ceux-ci, même chez certains *vulgare* lâches.

Dans une série antérieure de croisements, portant exclusivement sur la série du *vulgare*, RAUM (445), avait déjà prouvé l'existence, à côté du facteur C. d'autres facteurs d'allongement des entrenœuds de l'axe de l'épi, L' L' ; des croisements 28 X 42 (2) lui ont montré que la série des *dicoccum* apporte un nouveau facteur L qui, chose curieuse, fait glisser le caractère « longueur des entrenœuds de l'épi » d'un groupe donné vers le groupe le plus proche, réalisant ainsi les phénotypes suivants :

Hypercompactum : 1' 1' C 1

		L' L' C L
		L' L' C L
<i>Compactum</i>	L' L' C L	<i>Capitatum</i> L' L' C L
	L' L' C L	L' L' c l
	L' L' C L	

(1) Voir p. 6 la formule de BOSHNAKIAN déterminant l'état « massue » ou *squarehead*. RAUM (21^o) — 1933 — simplifie la formule en opposant, non plus des tiers d'épi, mais simplement les deux moitiés. La formule de Boshnakian devient alors :

$$\frac{\text{Longueur moy. des entrenœuds de la } 1/2 \text{ supér. de l'épi}}{\text{idem de la } 1/2 \text{ inférieure.}} < 1.$$

RAUM prend, d'après cette formule, comme nombre limite pour un vrai *Squarehead* : 0.83. L'examen d'un très grand nombre de variétés allemandes de froment, locales et autres, ont montré à RAUM l'existence de *Squarehead renversés*, chez lesquels le rapport ci-dessus est > 1. Cette augmentation de compacité à la partie inférieure des épis serait très répandue chez les sortes locales de l'Europe centrale orientale, et, principalement, chez les types xéromorphes et mésomorphes non améliorés des froments de printemps.

La sélection a plutôt poussé vers la régularisation de la longueur des entrenœuds de l'épi. (Cf., p. 8).

RAUM ajoute donc aux classes de RIEDNER (p. 3), les valeurs suivantes :

formes *hypercompactum* : Longueur de l'entrenœud : < 1.60 mm.

formes *laxum* : Longueur de l'entrenœud : 5.01 à 6.00 mm.

formes *superlaxum* : Longueur de l'entrenœud : > 6.00 mm.

Les *hypercompactum*, dont la formule synthétique serait : *vulgare* (L' L' c) X *compactum* (L' L' C), sont cultivés exclusivement à l'intérieur de l'Asie, au centre donc des formes de froment à 42 chromosomes. — Parmi les *compactum*, se rangent certains « Dickkopfweizen » des Allemands (froments à « Grosse-tête »), e. a. *Bühlendorfer Dickkopfweizen*, tandis que les vrais « grosses-têtes » (la variété de Krafft, par exemple), proviennent de la sélection d'un froment anglais. (Cf., p. 6) . — Les *densum* seraient des produits de croisement *Squarehead* X formes locales. — Les *sublaxum* et les *laxum* sont les anciens froments autochtones, locaux. — Enfin, les *superlaxum* proviendraient donc de croisements dans lesquels interviendraient des tortues *spelta*.

(2) Croisements entre espèces et variétés du groupe des *dicoccum* et des *vulgare* ; pour la facilité de l'exposé, j'emploierai souvent cette formule.

<i>Densum</i>	$\begin{array}{c} cL \\ L^1 L^1 c l \\ c l \end{array}$	<i>Sublaxum</i>	$\begin{array}{c} L^1 L^1 c L \\ L^1 L^1 c L \\ L^1 L^1 c l \end{array}$
		<i>Laxum</i> :	$L^1 L^1 c L$

On voit donc que si $L^1 L^1 C L$ est « *hypercompactum* », $L^1 L^1 C L$ devient simplement « *compactum* », que $L^1 L^1 C L$, forme « *compactum* » devient « *capitatum* » dans le cas où le facteur L y remplace l, que $L^1 L^1 c l$ est « *capitatum* », alors que $L^1 L^1 c L$ est une forme « *densum* » et, enfin, que des deux types $L^1 L^1 c L$ et $L^1 L^1 c l$, le premier est « *laxum* » et le second « *sublaxum* ». Ce glissement héréditaire de la longueur moyenne des articles du rachis, à l'intérieur de formes appartenant à une même masse factorielle, dans un même génotype, constitue un problème qu'il serait intéressant d'approfondir.

A côté du facteur L, un autre facteur, celui de la « *speltation* » (S), provoque, lui aussi, à l'état *homozygote*, un allongement du rachis d'environ 1 mm. (0.8 mm. à 1.06 mm.). C'est ce facteur S qui déterminerait la classe « *superlaxum* » ($L^1 L^1 c L S$).

D'après des recherches plus récentes de RAUM (21') — 1933 — (Cf. aussi *note (1)*, p. 113), l'augmentation de la compacité de la partie *inférieure* de l'épi est encore plus commune chez les froments à 28 chromosomes, que chez ceux du groupe *vulgare*, quoiqu'on ne trouve probablement pas le facteur Q (« *Squarheadedness* ») chez les premiers.

La longueur des articles du rachis est généralement beaucoup plus petite chez les *durum* et les *turgidum*, que chez les *vulgare* et les *spelta*; cela prouverait que C y est beaucoup répandu. Cette longueur est, en moyenne, chez *T. durum* et *turgidum*, de 3.2 à 3.8 mm.

Chez *T. polonicum*, le facteur C est éliminé, ne laissant que le facteur spécial d'allongement L.

RUEBNER (449') — 1933 — a récemment confirmé les observations de Raun en analysant la F' de croisements *T. dicoccoides* (p. 87) X *T. spelta* et *vulgare*:

1) Les bases génétiques de la « compacité » se trouvent localisées dans les 14 chromosomes homologues des groupes II et III et non pas dans les univalents du groupe *vulgare*.

2) Dans les croisements 28 X 42, la « compacité » dépend de quatre facteurs (A B C L) (1). De plus, un facteur S dit de « *speltation* » allonge l'*entrenœud* quand il est à l'état homozygote (SS). A l'état hétérozygote (Ss), ce facteur agit d'une façon plus irrégulière sur la compacité. Cela semble provenir du fait que, en tant que facteur régissant le degré de fermeture des enveloppes florales autour de la graine, S est influencé par des facteurs inhibiteurs, situés à la fois dans les univalents et les bivalents (2).

Enfin, STEWART et NELSON (23') — 1932 — ont étudié le comportement héréditaire du caractère « compacité », conjointement à quelques autres caractères, après un croisement entre deux variétés *vulgare*.

(1) Les lettres A B remplacent ici les premiers facteurs L' 12 de RAUM.

(2) Voir p. 120 et 124.

<i>Sevier</i> 59	X	<i>Ridit</i>	La F' fut à épi dense et ressemblait fortement à la variété <i>Sevier</i> .
épi dense		épi lâche	
» <i>aristé</i>		» mutique	
» rouge		» blanc	
grain blanc		grain rouge.	

L'analyse des F' ⁿ montra la présence de trois groupes de *compacités* différentes : des plantes homozygotes, à épis denses, plus denses même que *Sevier*, un groupe d'individus hétérozygotes, à épis lâches, plus lâches que *Ridit* ; et cela, d'après la formule normale d'un monohybride 1 : 2 : 1. A remarquer une « transgression » prononcée au delà des *compacités* des géniteurs.

Quant à la disjonction des autres caractères, elle fut, elle aussi, normale, les caractères « présence et absence d'arêtes » et « coloration des épillets » *mendélisant* d'après la formule 3 : 1, le caractère « coloration des grains » d'après celle d'un *dihybride*, 15 : 1.

Présence ou absence de barbes (1).

Nous avons vu précédemment que le caractère « Epi mutique » se montrait *dominant* vis-à-vis de la présence de barbes, aux F' de croisements entre variétés.

Deux cas de dominance du caractère « *aristé* » ont été signalés jusqu'ici à la suite de croisements entre espèces appartenant aux groupes II et III. Un premier cas fut signalé par PERCIVAL (10) — 1921 — dans un croisement *T. dicoccum* (barbu) X *T. sphaerococcum* (mutique); un deuxième par MALINOWSKI (ago) — 1922 — à la F' d'un croisement *T. dicoccoïdes* (barbu) X *T. polonicum* et *dicoccum* (mutiques).

STEWART (10) constate la dominance du caractère « mutique » et à la F', une disjonction de *dihybride* (15 : 1).

MICZYNSKI (433) — 1930 —, après un croisement *T. vulgare* (mutique, à glumelles munies de pointes courtes) X *T. sphaerococcum* (barbes courtes), obtint une F' composée de 3 individus mutiques ou à pointes courtes : 1 individu *aristé* ; parmi les plantes *aristées* apparurent des formes à barbes longues, mais exclusivement chez les types *vulgare*, alors que les « *sphaerococcum* » barbus n'avaient sans exception que de petites arêtes (1.5 à 3.5 mm.).

Le type de l'épi intervient donc ici pour modifier l'effet du facteur « *aristé* ». Soit S, le facteur *vulgare*, s, le facteur *sphaerococcum*, T, le facteur « absence d'arêtes » et t le facteur « barbu », le croisement sera SSTT (*T. vulgare*) X sstt (*T. sphaerococcum*) et, à la F', apparaîtront quatre types principaux : des S T (*vulgare* mutiques), des S t (*vulgare* à barbes longues), des s T (*sphaerococcum* mutiques) et des st (*sphaerococcum* à barbes courtes).

(1) Cf. aussi p. 62

Cette liaison entre la longueur des arêtes et le type de l'épi avait déjà été observée auparavant par **KAJANUS (6)** et **GAINES**.

CRESCINI (1892) — 1930 —, en croisant un type **aristé** et une forme **demi-aristée**, a constaté la présence de *deux* facteurs ; la disjonction après un croisement « épi **demi-aristé** à pointes courtes » X « épi **demi-aristé** à pointes longues », lui a semblé indiquer l'intervention de *trois* facteurs ; mais il fait remarquer lui-même que la F_2 comportait très peu d'individus.

RAUM (446) — 1931 — a signalé, dans les descendance issues de croisements 28×42 (1), la présence de *deux* facteurs F-G, déterminant la présence d'arêtes, avec, à côté d'eux, *deux* facteurs inhibiteurs **H** et **I**, le deuxième activant le premier. Les froments de la série du *dicoccum* possèdent F et **HH**, ceux du groupe *spelta* G et II; ces derniers peuvent posséder également **HH**, mais ce facteur se trouvant sous la dépendance de **I**. En présence de F ou de G, pour que nous ayons à faire à un individu mutique, il faut la combinaison **HI**. Cette interaction factorielle amène la constitution des formules suivantes : Amidonnier (FF **gg HH ii**) (2), *polonicum* (FF GG **hh ii**), *vulgare* mutiques (ff GG **HH II**), *vulgare* **aristés** (ff GG **hh II**), avec possibilité de l'existence de formes **FFGGhhII**. Pour que le croisement entre deux formes **aristées** donne une descendance mutique, il suffit qu'un des deux facteurs inhibiteurs (ou les deux) s'y trouve à l'état homozygote : Fg, fG, FG + HhII, HHII ou HhII, provoquant ainsi l'apparition d'individus avec **HI**. Les disjonctions normales des caractères envisagés ci-dessus montrent que les facteurs inhibiteurs ne se trouvent pas localisés dans les univalents.

RUEBNER (4492) — 1933 — a confirmé, par l'étude de l'important matériel de la F_2 , les conclusions de **RAUM**.

Caractères des enveloppes florales.

ENGLEDOW (127), en 1920, avait observé, pour le caractère « longueur de la glume » — et aussi pour la « longueur des graines » — une diminution de ces longueurs, à la F_2 , comparativement aux formes parentales. Du comportement de ces caractères à la F_2 d'un croisement *T. turgidum* X *T. durum* (402), cet auteur conclut, plus tard, à la présence de plusieurs facteurs indépendants, amenant une disjonction transgressive.

MALINOWSKI (423 à 427) a analysé plusieurs descendance provenant de croisements entre formes tétraploïdes et hexaploïdes (28×28 , 42×42 , 28×42), au point de vue de la morphologie des enveloppes florales et des épillets. Il en arrive à conclure que tous les facteurs qui déterminent les caractères fondamentaux sont « liés » entre eux et se transmettent, en groupe, aux descendance, comme s'ils constituaient un seul caractère mendélien. Dans des croise-

(1) Voir note (2), en bas de la page 113.

(2) H est inactif, à cause de l'absence de I.

meats 42 X 42 et 28 x 28, les disjonctions sont donc toujours très simples 1 : 2 : 1) ; mais cette liaison étant rompue quand une espèce du groupe II est croisée avec une du groupe III, pour former un hybride pentaploïde (à 35 chromosomes), cette rupture provoque alors l'apparition de « nova », de types *morphologiques* divers, des *dicoccum* et des *spelta* après des croisements. *polonicum* X *vulgare*, des *spelta* et des *durum* lors d'hybridations *dicoccum* X *vulgare* et d'autres formes analogues.

En ce qui concerne les différences de petite envergure, celles-ci sont dues à des facteurs complémentaires, indépendants, non liés.

PHILIPTSCHENKO (16'), après analyse de croisements *T. vulgare* X *T. compactum*, confirme la dépendance des caractères « grandeur des glumes » et « longueur du grain », d'un groupe de facteurs qui sont au moins au nombre de six.

WATKINS (479-480) 1927 —, au cours de ces importantes recherches sur la génétique et la cytologie de *Triticum*, a observé, quant au comportement des caractères des enveloppes florales (et de la compacité), un cas intéressant. Dans un croisement *turgidum* (28 chromosomes) X *vulgare* (42 chromosomes), les caractéristiques parentales étaient les suivantes : Géniteur *turgidum* (KK), glume carénée, normalement épaisse, épi de compacité moyenne ; géniteur *vulgare* (kk), glume arrondie, normalement épaisse, épi de compacité moyenne. Deux types nouveaux apparurent à la F¹ : des individus à 42 chromosomes, *vulgare-speltoïdes* (1), à épi lâche, à glumes épaisses, carénées (KK), égreinage difficile et des plantes à 28 chromosomes, *turgidum*, à épis compacts, à glumes minces, arrondies (kk).

Le croisement *speltoïde* (KK — à 42 chromosomes) X *vulgare* (kk — à 42 chromosomes) donna, à la F², une disjonction monohybride 1 : 2 : 1 ; le croisement du même type *speltoïde* (KK — à 42 chromosomes) X *turgidum* (KK — à 28 chromosomes) fournit une génération très hétérogène : enfin, *turgidum* (KK -- à 28 chromosomes) X *vulgare* (kk — à 42 chromosomes), donna une F¹ qui, rétrocroisée avec *turgidum*, se disjoigna d'après la formule 1 1.

L'explication de ces cas résiderait, d'après WATKINS (voir les détails plus loin, lors de l'étude du comportement du caractère « revêtement cireux des feuilles »), dans la présence sur un des extra-chromosomes du géniteur *vulgare* d'un groupe de facteurs liés K', semblables à K, le croisement initial étant par conséquent : KK X kk (K'K') (2).

Ces *turgidum compacts à glumes rondes* (3) ont été souvent appelés des *compactum* (*vulgare* denses), à cause de la rareté des glumes rondes dans le groupe II. Ajoutons que K et k constituent des groupes de facteurs très liés.

(1) Cf. plus loin, la description des *speltoïdes* de croisement.

(2) Les caractères localisés dans un ou plusieurs extra-chromosomes sont *entre parenthèses*.

(3) Des *durum compacts à glumes rondes* peuvent aussi apparaître dans certains croisements *durum* X *vulgare*.

Les cas connus de transfert de séries de caractères d'une espèce du groupe II sur une espèce du groupe III sont peu nombreux. Les SAPEHIN⁽⁴⁵³⁾ ont cependant signalé, eux aussi, ce fait après des croisements *durum* X *vulgare* (1).

MICZYNSKI (433), étudiant récemment le comportement du caractère collectif, longueur des épillets, des glumes et des graines, lors de croisements *vulgare* X *sphaerococcum*, signale une F' analogue à *vulgare* et, à la F', la présence de types *vulgare* et *sphaerococcum*. La longueur des épillets, des glumes et des graines suit l'allure d'une courbe bimodiale (2), un des sommets de la courbe correspondant à la moyenne *sphaerococcum*, l'autre à la moyenne *vulgare*. L'ensemble de la descendance montre une transgression non-symétrique, plus forte dans la direction des plus-variantes que dans celle des moins-variantes. Les longueurs maxima des graines, des glumes et des épillets étaient, respectivement, de 6-7, 11 et 16 mm., alors que chez le géniteur *vulgare* (la variété Marquis) ces mêmes valeurs étaient 5,5, 8,5 et 14 mm. Ici aussi l'A. enregistre une corrélation élevée entre la longueur des glumes et celle des graines.

KANIEWSKI (410') — 1932 — distingue, dans la F' d'un croisement *polonicum* X *dicoccum*, après une F' intermédiaire quant aux caractères principaux, trois types relativement distincts, d'après la longueur des glumes, comparée avec celle des fleurs du milieu un type *polonicum*, à fleur médiane de l'épillet plus courte que la pointe des glumes, un type *dicoccum* à fleur médiane dépassant cette pointe et un type *intermédiaire*, dont la fleur est au même niveau que l'extrémité de la glume, ces trois types se disjoignant d'après la formule 1:1:2.

La longueur des glumes donne donc une courbe trimodiale ; les glumes des types *polonicum* sont moins longues que celles du type parental, tandis que les enveloppes florales des types *dicoccum* sont plus longues que celles du géniteur *dicoccum*. Le contraire est vrai pour la compacité et la longueur moyenne des épis.

Le glissement (« shifting » des anglais) du caractère « compacité », à la F', est plus important que celui de la « longueur de la glume ». C'est que ce dernier caractère est déterminé par un facteur lié au type de l'épi, et qui ne peut subir que des modifications relativement peu importantes, provoquées par des facteurs additionnels, tandis que le facteur « compacité » est uniquement déterminé par des facteurs cumulatifs, indépendants du type.

KANIEWSKI obtint, dans ces croisements, une forme *polonicoïde*, ressemblant au *T. polonicum*, mais s'en différenciant par les mêmes caractères qui distinguent *dicoccum* des *durum*. Des « nova » *polonicum*, *polonicoïdes*, *dicoccum*, *durum*, *spelta* apparaissaient après divers croisements :

T. polonicum X *dicoccum* donna *T. durum*, *polonicoïdes*.

T. durum X *polonicoïdes* donna *T. polonicum*, *dicoccum*.

(1) Quant à l'interprétation cytologique de ce transfert relativement facile d'un couple de caractères d'un groupe à un autre, voir plus loin la théorie de WATKINS-KIHARA de la corrélation entre le nombre de chromosomes et le type.

(2) Cf. Tome 1.

T. polonicoides X *vulgare* donna *T. dicoccum*, *spelta* (qui n'apparaît pas après *T. durum* X *vulgare*).

Le *polonicoides* et le *dicoccum* ont donc certains caractères communs, que ne possèdent pas *T. polonicum* et *durum*.

L'analyse de tous ces croisements ont permis à KANIEWSKI de définir la présence ou l'absence, chez les types *polonicum*, *polonicoides*, *dicoccum* et *durum* de toute une série de facteurs, dont voici la nomenclature :

PP = type *polonicum* ; pp = type *dicoccum* ; Pp = type intermédiaire.

A = facteur allongeant la longueur de la glume ; ce facteur est plus actif chez PP, que chez pp.

B = facteur élargissant la glume.

C = facteur rendant droite la face dorsale des glumes ; les glumes renfermant c ont le dos arrondi.

D = facteur accroissant l'épaisseur de la glume ; contrairement à A, son activité est plus grande chez les plantes renfermant pp que chez celles renfermant PP.

E = glumes fragiles, facilement détachables sans rupture ; les enveloppes qui renferment ce facteur ont des saillies plus larges, et l'extrémité de la moitié extérieure de la glume est recourbée vers l'intérieur.

F = courbure de la dent apicale des glumes.

G = accroissement de la hauteur de la carène.

H = pubescence des glumes.

I = étroitesse des épis.

K = « lâcheté » des épis.

L = l'épi qui possède ce facteur est d'un type analogue au *squarehead*.

M = absence de barbes.

N = Rachis fragile et glumes minces, élastiques.

D'après cette nomenclature :

T. polonicum = PP AA bb CC dd EE ff GG hh ii KK 11 mm nn.

T. dicoccum = pp aa BB cc DD ee FF gg HH II kk LL MM NN.

T. polonicoides = PP aa BB cc DD ee FF gg HH II kk LL MM NN.

T. durum = pp AA bb CC dd EE ff GG hh ii KK 11 mm nn.

Les facteurs PP et pp semblent ne pas influencer :a forme des carènes. L'épaisseur de la carène est en corrélation avec celle de la glume ; elle est plus haute chez les glumes épaisses, fragiles que chez les minces, élastiques. Strictement parlant, *dicoccum* et *polonicoides* ne possèdent pas de glumes carénées, *durum* et *polonicum* seuls en ont.

Ce facteur fondamental P a été étudié aussi par LIEPIN (419), qui pense qu'il influence simultanément un groupe de plusieurs caractères, qui dépendent, en outre, de facteurs spéciaux.

Degré de fermeture des glumelles et fragilité du rachis.

Le degré de fermeture des enveloppes florales autour de la graine constitue,

au point de vue pratique, un caractère intéressant, en tant qu'il détermine la résistance ou la susceptibilité à l'égrenage. Cette résistance semble être un caractère nettement *dominant* : c'est la conclusion à laquelle arrivent e. a., CLARK, FLORELL et HOOKER (215), après un croisement entre variétés *vulgare* (Bobs X Hard Federation), ainsi que MICZYNSKI (433), dans un croisement interspécifique *T. sphaerococcum* (glumelles à fermeture solide) X *vulgare* (à égrenage facile) ; la F' se composait de 98 individus à fermeture solide, contre 33 plantes à fermeture lâche, soit une disjonction monohybride 3 : 1.

Un phénomène des plus intéressants, dans lequel le degré de fermeture des *glumelles* et de solidité du rachis ou axe de l'épi joue un rôle important, est l'apparition assez fréquente de formes spéciales, à la suite de croisements *T. vulgare* X *vulgare*, *T. vulgare* X *spelta* ; leurs caractères les rapprochent de *T. spelta*, ce qui leur a fait donner le nom de *speltoïdes*. Ces mêmes *nova* ont été trouvés dans des F' issus de croisements entre froments appartenant à la série du *dicoccum* et à celle du *spelta* (KAJANUS, RAUM, WATKINS) (1).

Les caractéristiques de ces formes *speltoïdes* (Voir fig. 22), sont les suivantes : *Epi* : rachis pas si fragile que chez *spelta*, plus fragile, dans certains cas, que chez *vulgare* ; en cas d'axe fragile, l'épi se rompt à des emplacements divers : tantôt c'est l'*entrenœud* propre à l'épillet, qui y reste adhérent (comme chez l'amidonnier), tantôt, au contraire, c'est l'article de l'épillet voisin (comme chez *spelta*) ; *entrenœuds* du rachis plus courts que chez l'Epeautre ; glumes pas si épaisses, carénées cependant, même parfois ailées (RAUM), à dent obtuse, à fermeture autour de la graine pas si solide (grain pas si « vêtu ») ; *glumelles* tantôt *aristées*, tantôt mutiques. *Grain* plus petit, plus vitreux que chez *vulgare*. *Chaume* plus court, plantes plus tardives, à vitalité souvent plus ou moins affaiblie. On peut résumer ces divers caractères des *speltoïdes*, en disant qu'ils sont des *spelta dilués*.

Ce furent les Américains LEIGHTY et BOSHNAKIAN (418), puis BOSHNAKIAN seul (39g), qui furent les premiers à examiner, au point de vue de leur comportement génétique, les formes *speltoïdes* apparues à la suite de croisements *T. spelta* X *T. vulgare*. Les caractères « *spelta* » ou de « *speltation* » sont déterminés par un complexe factoriel S, absent chez les *vulgare* ; ce complexe régit un ensemble de caractères spécifiques, liés : forme spéciale des glumes de *spelta*, rachis cassant, grain vêtu. La F' (Ss) montre une dominance *diluée* de la forme *spelta* et la F', toute la série d'intermédiaires entre *spelta* et *vulgare* : disjonction généralement d'un monohybride, soit 3 formes plus ou moins « *spelta* » : 1 *vulgare*, plus quelques rares cas de disjonction 15 : 1, avec intervention néanmoins de *facteurs modificateurs*, intensifiant ou diluant le caractère *spelta* et altérant souvent profondément la formule mendélienne ; ces modificateurs agissent parfois comme des *facteurs d'inhibition*. Leur présence explique la possibilité de l'apparition de formes synthétiques d'Epeautres, a

(1) D'autre part, une autre série de divers types *speltoïdes*, à évolution anormale, ont été décrits par l'école scandinave (NILSSON-EHLE, AKERMAN, VESTERGAARD, LINDHARD) et par WATKINS, au point de vue génétique, par WINCE, HUSKINS. au point de vue cytologique. Ces variantes sont à classer parmi les *mutations* : nous y reviendrons longuement plus loin.

la suite de croisements entre deux *vulgare* et cela malgré la dominance plus ou moins diluée du caractère *spelta* ; il suffit pour cela qu'un des deux géniteurs *vulgare* possède un facteur de « speltation », qui ne peut s'extérioriser à la suite de la présence simultanée d'un facteur inhibiteur : *ss ii (vulgare)* X *SS II (vulgare)* donnant, à la F_2 , entre autres formes, *SS ii (Spelta)*.

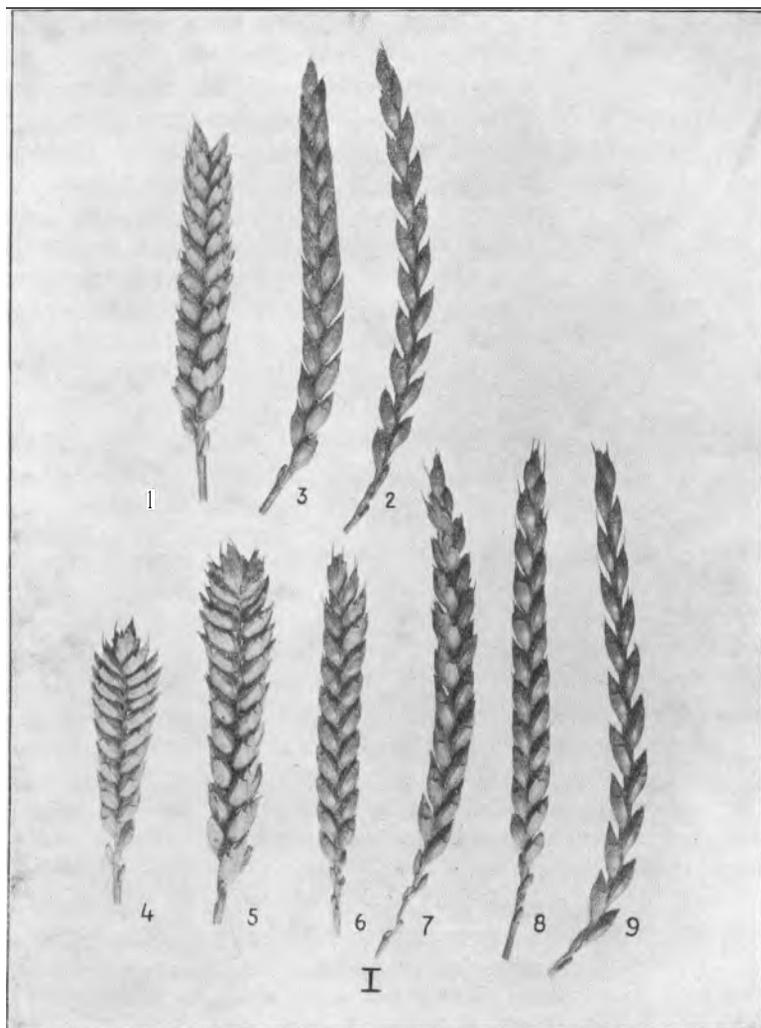


Fig. 22. — 1-2 : Géniteurs supposés de la variante *speltoïde* (1 : *T. vulgare*, var. « Ralliante », 2 : *T. Spelta*. var mutique) — 3: Variante *speltoïde* — 4 à 9 : Divers types apparus aux F_2 (4, *vulgare* en massue courte — *subcompactum* —, 5, *vulgare* en massue allongée, 6, *vulgare* de compacité régulière, semblable au géniteur, 7, *speltoïde* dilué, ressemblant à un *vulgare*, lâche, effilé, genre « froment local s, 8, *speltoïde* typique, 9, *Spelta* typique

(Gray. orig. *extr.* du *Bull. de la Soc. R. Botanique de Belgique*. 57, 1924).

BOSHNAKIAN (393) a examiné les F^1 d'un croisement *T. vulgare* dense X *spelta* lâche, au point de vue du comportement des caractères « D » (compacité des épis) et « *Squarehead-massue* ». Il existe une interaction factorielle entre les trois facteurs, S (« speltation », partiellement dominant), C (facteur de « compacité », partiellement dominant) et Q (représentant un groupe factoriel, qui détermine l'état de « *squareheadedness* »). (1).

Le degré de compacité de l'épi dépend, chez *vulgare* et *spelta*, non seulement du facteur C, mais aussi de la présence et de l'homozygotie de S; les facteurs c et Q restant constants, les plantes sans S (*vulgare* à s) sont plus denses que les épeautres avec S et les formes à Ss (*speltoïdes*) sont plus denses que celles à SS. Le facteur S agit comme un *inhibiteur partiel* de la compacité, en allongeant la longueur de l'entre-nœud de l'épi.

L'étude des F^1 de deux variations *speltoïdes* (Voir fig. 22), apparues brusquement dans des lignées pures de *vulgare*, m'a convaincu de leur origine hybride, (LATHOUWERS, 48g à 492), leurs disjonctions répondant entièrement à la composition factorielle indiquée par BOSHNAKIAN : ss DD (*vulgare*) X SS dd (*spelta*) (S = facteur de « speltation »; D = facteur de dilution), donnant une F^1 intermédiaire (Ss Dd), représentée par les variantes trouvées. La composition de la F^2 , en ne tenant pas compte du facteur « compacité », comportait : 4 *vulgare*, tous homozygotes, (1 ss DD, 2 ss Dd (2), 1 ss dd), 9 *speltoïdes* (1 SS DD, 2 SS Dd, 3 Ss DD, 4 Ss Dd) et 3 épeautres (1 SS dd, 2 Ss dd).

Cette composition de la F^1 n'a pu être exactement définie qu'après une étude attentive de la F^1 ; en effet, si des formes assez exactement intermédiaires se laissent différencier facilement des géniteurs *vulgare* et *spelta*, il n'en est plus de même quand il s'agit de formes très diluées : pour distinguer des épeautres typiques, les formes *speltoïdes* peu diluées, et des vrais *vulgare*, les variantes à degré extrême de dilution, on ne peut souvent utiliser, respectivement, que les caractères suivants : fragilité moindre du rachis et fermeture moins solide des glumelles autour du grain, d'une part, aspect des glumes, d'autre part. Ajoutons que le nombre d'individus de la F^1 est souvent trop petit et que, en outre, l'hiver peut déséquilibrer les formules, les *spelta* et les *speltoïdes* étant, généralement, plus rustiques que certains *vulgare*.

Ici aussi, comme chez LEIGHTY et BOSHNAKIAN, sont apparues des formes « *subcompactum* » et « *squarehead* » (Voir fig. 22) et les facteurs de compacité ont fait sentir leur influence : au fur et à mesure que, chez les individus de la F^1 , décroissait la compacité, au fur et à mesure aussi le nombre de *speltoïdes* et de *spelta* s'accroissait, dans leur descendance, à la V.

Ces variantes, issues de croisements *vulgare* X *spelta* ont été soumises à une étude approfondie par NILSSON-LEISSNER (441) — 1926 — et, tout récemment, par RAUM (445-446) — 1929-31 — et RUMINER (449) — 1932.

Se basant sur le fait que, si le caractère *spelta* se montre dominant dans

(1) Cf. pages 6 et 113.

(2) Homozygotes, l'hétérozygotie du facteur D restant sans effet, vu l'absence du facteur de « speltation ».

les croisements *spelta* X *vulgare*, il n'en est plus de même dans les croisements *speltoides* X *vulgare*, où le caractère *vulgare* se montre dominant, NILSSON-LEISSNER admet, contrairement aux autres chercheurs, la présence du facteur S, non pas chez *spelta* (s s), mais chez *vulgare* (S S) ; d'autre part, s serait lié étroitement, chez *spelta*, à une série de facteurs d'allongement des entrenœuds du rachis (L' L'...), facteurs *modificateurs*, qui manquent, en grande partie, chez les *speltoides* et les *vulgare*. Ayant obtenu, à la suite d'un croisement *vulgare* X *spelta*, un nombre beaucoup trop grand d'individus *vulgare* dans la descendance d'un *vulgare* hétérozygote, NILSSON-LEISSNER pense que certains types très dilués d'Epeautre ne renferment, à côté du facteur s s, que peu ou même pas de facteurs d'allongement et peuvent être, de ce fait, très facilement assimilés, à première vue, à une association pure de *vulgare*.

Les croisements effectués, non seulement à l'intérieur du groupe III (*vulgare* X *spelta*, *vulgare* X *vulgare*), mais surtout entre espèces du groupe II et III, par exemple *turgidum* X *vulgare*, ont montré à RAUM qu'il existe chez tous les froments, même chez ceux à fermeture lâche des glumelles et à rachis solide, deux facteurs : S («fermeture solide») et B («axe fragile»), facteurs qui sont toujours localisés dans les chromosomes bivalents ; chez les froments à glumelles lâchement appliqués autour de la graine et à rachis solide, ces facteurs sont dominés par des facteurs inhibiteurs, H' et H, qui, localisés chez le groupe *dicoccum*, dans les chromosomes bivalents, sont, généralement, répartis chez les espèces du groupe *spelta*, sur les univalents, ou, à la fois, sur les bivalents et les univalents.

Ces deux facteurs, S et B, se séparent très difficilement. Cependant, après des croisements *T. dicoccoides* X *vulgare* et *turgidum* X *vulgare*, RAUM a pu observer cette dissociation et enregistrer l'apparition d'individus possédant le rachis fragile des Epeautres à côté du grain nu des *vulgare* ; il a donné à ces formes synthétiques, anormales, le nom de *vulgoïdes* (1).

(1) Des individus *vulgoïdes* (grain nu, axe de l'épi cassant) et *speltoides* (grain vêtu, axe solide ou plus ou moins solide) ont été trouvés aussi par ZIMMERMAN (365¹) - 1934 — dans des descendance issues de croisements : froments à grains nus X froments à grains vêtus (groupe II et III). La rupture du rachis se faisait, chez ces *vulgoïdes*, tantôt d'après le type *dicoccum*, c'est-à-dire à la base de l'article, chaque épillet portant son propre article, tantôt d'après le type *spelta*, immédiatement en-dessous de l'épillet.

Signalons ici l'obtention, par DUCELLIER (400), à la suite de croisements *turgidum* X *spelta*, de diverses formes *speltoides* (lisses et pubescentes, mutiques et barbues, à épis blancs et roux), ainsi que des formes nouvelles, qu'il a dénommées *durelloïdes* (formes mutiques, intermédiaires entre *T. durum* et *vulgare*). Les premières, dans leurs descendance successives, n'ont donné que deux groupes d'individus, des *speltoides* et des *vulgare* ; des secondes sont issues des générations excessivement hétérogènes, comprenant des *vulgare*, des *durum* (e. a. des *durum* duveteux, mutiques), de nouveaux *durelloïdes*, etc.

Dans le même ordre d'idées, mentionnons que Mademoiselle DUSSEAU (400²), a, elle aussi, vu apparaître des formes « *durelloïdes* », à la F² d'un croisement *T. vulgare erythrospermum* (Blé de Padoue) X *T. vulg. lutescens* (*Inalettabile* 38) ; ces variantes ressemblent à *T. durum* par leurs caractères morphologiques ; phénotypiquement, elles sont donc *durum*, mais, par leur nombre chromosomique, 2n = 14, elles sont « *monococcum* ». Mlle DUSSEAU les considère comme étant des formes haploïdes du *T. durum*.

Dans un croisement *turgidum* (glumelles lâchement fermées et rachis solide) X *vulgare* (idem), apparaissent simultanément des formes *speltoïdes* (à fermeture solide des enveloppes florales et rachis solide), des formes *vulgoïdes* (à fermeture lâche, axe cassant) et des *dicoccum* typiques.

Aussi longtemps que des chromosomes univalents du groupe des 42 chromosomes sont présents dans une plante, les caractères que nous envisageons ici, glumelles solidement fermées et rachis fragile, ou leurs homologues, sont déterminés par la présence ou l'absence des facteurs *inhibiteurs* H(Hⁿ et H^s) localisés dans les univalents. Ce n'est que quand des anomalies, lors de la cinèse réductionnelle, amènent l'élimination des univalents renfermant H' et W, que les facteurs H' et H' du lot des bivalents du groupe tétraploïde (à 28 chromosomes) entrent en action. Ce rôle fondamental des univalents explique les disjonctions dans leurs rapports numériques *essentiels* ; les détails pourront être modifiés par des échanges factoriels ou chromosomiques. (Cf. plus loin, la théorie de WINGE).

Voici une application intéressante de cette théorie de RAUM : Une hybridation *T. turgidum* X *vulgare*, où les géniteurs possédaient tous deux des épillets à glumelles n'entourant que lâchement les graines, avait donné lieu à l'apparition de descendances possédant le caractère « fermeture solide des glumelles » allié à un rachis non cassant, en un mot, des *speltoïdes* de croisement (1). La formule des géniteurs était : SS HH X SS hh (H) (2), donnant une F' SS Hh (H), à fermeture lâche des épillets. Cette F' fournit, à la génération suivante 5 individus à épillets à fermeture lâche (1 SS HH (H) homozygote ; 2 SS Hh (H) se disjoignant, à la F*, comme la F' ; 1 SS hh (H), donnant, à la F', 1 SS hh (H) : 1 SS hh et 1 SS HH constant), 2 plantes à fermeture intermédiaire des épillets (SS Hh, dont la F' sera : 1 SS HH : 2 SS Hh : 1 SS hh) et 1 individu à épillets maintenant solidement les graines (SS hh, homozygote). Ces rapports, toutefois, peuvent subir des modifications par suite de l'élimination possible de l'univalent porteur du facteur (H).

Cette théorie peut donc expliquer certaines disjonctions anormales des caractères « fermeture solide ou lâche des épillets » et « rachis solide ou fragile » (Cf. plus loin, les mutations *speltoïdes* de NILSSON-EHLE (« fécondation sélective »), et la théorie cytologique de WINGE (« échanges chromosomiques ») (3), alors que les facteurs déterminant la « longueur des entrenœuds » et la « présence ou absence d'arêtes », portés par des chromosomes bivalents, manifestent une hérédité normale.

(1) Ces *speltoïdes* n'apparaissent que rarement après des croisements *homochromosomiques*, c'est-à-dire entre des froments ayant le même nombre de chromosomes.

(2) Chez *vulgare*, l'inhibiteur H n'est présent que dans un des univalents mis ici entre parenthèses.

(3) RAUM, pour expliquer l'apparition de certains *speltoïdes* après des croisements *homochromosomiques* et, en général, tout comportement héréditaire anormal des caractères envisagés ici, préfère adopter la théorie de WINGE, *des échanges chromosomiques*; il suggère, en outre, dans certains cas, la possibilité de l'influence de *causes extérieures* non encore étudiées.

D'après RAUM, les diverses espèces de *Triticum* des groupes *dicoccum* et *spelta*, auraient les formules génétiques suivantes :

T. dicoccoides et dicoccum : SS hh — BB hh (fermeture solide, rachis fragile).

T. turgidum, durum, polonicum : SS HH — BB HH (fermeture lâche, rachis solide).

T. spelta : SS hh (hh) — BB hh (hh) (fermeture solide, rachis fragile).

T. vulgare : SS hh (HH) — SS HH (hh) — SS HH(HH) et mêmes formules avec B (fermeture lâche, rachis solide).

Speltoïdes de croisement : SS hh (hh) — BB hh (HH) (fermeture solide — rachis solide).

Vulgoïdes de croisement : SS hh (HH) ou SS HH (hh) ou SS HH (HH) et BB hh (hh) (fermeture lâche, rachis fragile).

RUEBNER (449^o), a confirmé et étendu les observations de RAUM, en étudiant les F₂ des hybridations effectuées par celui-ci.

Dans l'hybride à 35 chromosomes, la moitié des gamètes possède un des extra-chromosome *vulgare*, l'autre moitié en est dépourvue. Un caractère déterminé par cet extra-chromosome se disjoindra, à la F₂, en 1 : 1. Si l'on représente la garniture haploïde des 14 chromosomes par A et l'extra-chromosome *vulgare* par (H), la moitié des gamètes de l'hybride à 35 chromosomes aura la formule A (H), l'autre moitié A (—). A la F₂, le caractère porté par H se disjoindra d'après la formule 1 : 1.

Dans un croisement *durum X vulgare*, si H porte le facteur déterminant la fois la fermeture des *glumelles* et la fragilité de l'axe, nous aurons les possibilités suivantes : chez *T. durum*, le facteur H (fermeture lâche des *glumelles*, axe solide) existe dans tous les lots haploïdes ; tous les *durum* auront donc H. Dans le groupe *vulgare*, H peut être présent dans le lot des 14 chromosomes, soit à l'état dominant, soit à l'état récessif (H ou h); quant au lot des 7 extra-chromosomes, l'un ou l'autre de ces chromosomes peut renfermer H ou h ou bien ce facteur peut être absent. Soit (l'extra-chromosome portant — ou ne portant pas H ou h est mis entre parenthèses) :

	<i>durum</i>	X	<i>vulgare</i>	F'	caractères extériorisés à la F'
a)	H	X	H (H)	HH (H)	fermeture lâche, axe solide.
b)	H	X	H (h)	HH (h)	fermeture solide, axe fragile.
d)	H	X	h (H)	Hh (H)	fermeture lâche, axe solide.
c)	H	X	H (—)	HH (—)	id. id.

Il n'y aura pas de disjonctions à la F₂, dans les croisements a) et d). Le croisement b) donnera 50 % de plantes possédant un des deux caractères et 50 % possédant l'autre caractère.

Les disjonctions à la F₂ du croisement c) seront plus compliquées. Pour le comportement de l'hybride Hh(H), deux possibilités devront être envisagées. D'après les recherches de RAUM, (H) peut être doué d'une certaine priorité vis-à-vis des facteurs localisés dans les bivalents ou en être dépourvu. La disjonction sera la suivante :

En cas de « priorité » de (H) :

	1	2	1	1	2	1
	HH (H)	Hh (H)	hh (H)	HH (—)	Hh (—)	hh (—)
fermeture :	lâche	lâche	lâche	lâche	interméd.	solide
axe :	solide	solide	solide	solide	solide	fragile

En cas de non-priorité de (H) :

fermeture :	lâche	interméd. <small>(pl. lâche que sol.)</small>	interméd. <small>(pl. sol. que lâche)</small>	lâche	interméd.	solide
axe :	solide	solide	solide <small>(un peu fragile)</small>	solide	solide	fragile

Les plantes HH (—) et hh (—) sont homozygotes, les individus hh (H) se disjoindront, à la F², d'après la formule 1 : 1 et les individus Hh (—) d'après 1 : 2 : 1.

Des plantes Hh (h) ne peuvent apparaître qu'après des croisements *spelta* X *durum*, *spelta* étant hh (h) ou après des croisements *vulgare* X *dicoccum*, quand *vulgare* est HH (h) et *dicoccum* hh (—). Ces individus Hh (h) se disjoindront d'après la formule suivante :

$$1 \text{ HH (h)} : 2 \text{ Hh (h)} : 1 \text{ hh (h)} : 1 \text{ HH (—)} : 2 \text{ Hh (—)} : 1 \text{ hh (—)}$$

En cas de priorité de (h) :

fermeture :	solide	solide	solide	lâche	interméd.	solide
axe :	fragile	fragile	fragile	solide	solide	fragile

En cas de « non-priorité » de (h) :

fermeture :	interméd. <small>(pl. lâche que sol.)</small>	interméd. <small>(pl. sol. que lâche)</small>	solide	lâche	interméd.	solide
axe :	solide <small>(un peu fragile)</small>	solide <small>(un peu fragile)</small>	fragile	solide	solide	fragile

Dans un travail qui vient de paraître (446) — 1934 — RAUM tout en confirmant ses conclusions antérieures, est d'avis qu'en ce qui concerne le comportement héréditaire et la localisation chromosomique du couple de caractères envisagés ici, il convient de faire une distinction entre les composants de ce couple : fermeture des enveloppes florales autour de la graine et fragilité de l'axe. C'est ainsi que, dans des descendance issues de croisements *homochromosomiques*, c'est-à-dire entre variétés d'un même groupe, les deux géniteurs ayant des épillets avec fermeture lâche des *glumelles*, peuvent apparaître des individus à fermeture solide, alors que, quand il s'agit du caractère « axe fragile », cela ne peut avoir lieu que dans des descendance provenant de croisements *hétérochromosomiques*, entre variétés des groupes II et III.

D'autre part, contrairement à ce que l'on observe chez H^p, les *hétérozygotes* à H^h se distinguent nettement des homozygotes.

Enfin, le facteur inhibiteur de l'axe cassant, facteur qui semble récessif, recherche certaines combinaisons *léthales*, qui, à côté d'échanges chromosomiques possibles, peuvent amener, elles aussi, des troubles dans le comportement héréditaire du caractère envisagé ; il en est tout autrement quand il s'agit du caractère « fermeture des *glumelles* » : ici, **H** semble manifester, au contraire, une répulsion assez vive vis-à-vis des facteurs léthaux.

Ajoutons encore que chez les formes *compactospelta* (1), **H'** se trouve localisé dans le 5^e ou le 6^e lot chromosomique (chromosomes 29 à 42), alors que **H'** doit l'être clans le 3^e ou 4^e ensemble des 7 chromosomes (chromosomes 15-28).

Présence ou absence d'un revêtement cireux sur les feuilles.

Après un croisement Rivet X Red Fife, **BIFFEN** et **ENGLEDOW** établirent la *dominance* du caractère « revêtement cireux » des feuilles (feuilles vert-bleuâtres, « *pruinées* ») et la disjonction 15 : 1 ; il en fut de même après des croisements homo-chromosomiques effectués par **MICZYNSKI** et par **TSCHERMAK**, dans le groupe des *spelta*. Ce caractère se montra, au contraire, *récessif*, après un croisement dans le groupe du *dicoccum* (**MICZYNSKI** — 433 — : *T. pyramidale* X *T. durum* var. *affine*), où la coloration vert-jaune de la feuille du *pyramidale* dominait nettement, à la **F'**, une disjonction monohybride simple s'effectuant à la **F'**.

Le comportement héréditaire de ce caractère a été étudié aussi par **WATKINS** (481) — 1930 — et par **WATKINS** et **CORY** (482) — 1931 — dans des croisements *vulgare* X *turgidum*, les géniteurs ayant tous deux des feuilles revêtues d'une « pruine » cireuse. A la **F**², apparurent des plantes à feuilles non cireuses, qui toutes étaient du type *turgidum*. Chez *turgidum*, le facteur « revêtement cireux » — **W** — se trouve donc dans le *génomé* haploïde normal, mais *vulgare* apporte un facteur « pruine » additionnel, localisé dans les extra-chromosomes (**W'**).

Le croisement *vulgare* — **ww** (**W' W'**) (2) — X *turgidum* — **WW** — donne une **F'** **Ww** (**W'**). A la métaphase I, **W** et **w** appartiennent normalement, (**W'**) rarement. Les gamètes formés à la **F** sont : **W(W')**, **w(W')**, **W** et **w**; aussi le *retrocroisement* **F'** X *turgidum* (**Ww(W')** X **WW**) donnera-t-il des individus à nombre chromosomique inférieur à 35, de formule **WW**, **WW(W')** (homozygotes, à revêtement cireux), **Ww** et **Ww(W')**. Les individus **Ww** se disjoindront à la **F'**, suivant la formule d'un monohybride, 3 : 1. Les hybrides **Ww(W')**, dont les gamètes seront **W(W')**, **w(W')**, **W(—)** et **w(—)**, montreront, eux, une disjonction plus compliquée dans laquelle on rencontrera, entre autres, des plantes **ww(W')**, à descendance : 3 individus à feuilles non cireuses (2 **ww(W')** **1 ww**) : 1 individu à pruine (**ww(W' W')**).

Le rétro-croisement **F'** X *vulgare* [**Ww(W')** X **ww(W' W')**] ne donnera

(1) Ces *compactospelta* sont des formes « épeautres », à épillets serrés, issues d'un croisement *dicoccum* X *spelta*; leur type est intermédiaire entre ces deux géniteurs.

(2) Les facteurs *entre parenthèses* sont localisés sur des chromosomes *univalents*.

que des types à plus de 35 chromosomes ; dans leurs descendance se formeront une très grande majorité de plantes à feuilles *pruinées*, à côté d'une infime minorité de types sans pruite (0,5 %, dont 0.2 % seront stériles), ceux, par exemple, de formule *ww*, provenant de la disjonction d'une plante *ww(W')* (1).

Le *nouveau caractère*, « absence d'un revêtement foliaire cireux », qui apparaît *normalement* dans les descendance à 28-35 chromosomes, du rétro-croisement F' X *turgidum*, se disjoint donc avec un nombre chromosomique peu élevé.

Ramification des épis dans le groupe du dicoccum.

SAX et GAINES (46o), après avoir effectué un grand nombre de croisements entre les groupes *dicoccum* et *spelta*, ont constaté que, si à l'intérieur du groupe *dicoccum* (par exemple *turgidum* à épi ramifié X *dicoccum* à épi normal), le caractère différentiel « épi branchu » se disjoint normalement, il n'en est plus de même quand on croise des formes à 28 chromosomes avec des variétés à 42 chromosomes. Dans ce cas, les caractères différentiels (ramification des épillets, dureté du grain, forme *aigue* de la carène des glumes, etc.), se disjoignent anormalement, contrairement aux caractères communs aux deux groupes, — présence ou absence d'arêtes, leur coloration, ainsi que celle des graines, etc. , qui, eux, se disjoignent d'après les formules mendéliennes.

Pubescence des enveloppes florales.

RAUM (446² 1934 —), a établi le comportement de ce caractère dans les disjonctions d'hybrides *pentaploïdes* (croisements entre variétés du groupe 2 et 3).

Des croisements entre variétés lisses *homochromosomiques* avaient déjà montré que les froments à enveloppes florales *lisses* possèdent néanmoins le facteur « pubescence », mais que celui-ci ne peut s'y extérioriser à cause de la présence *d'inhibiteurs*.

La formule monohybride (25 % de plantes à *glumelles* lisses) est plutôt rare dans les F² de croisements entre formes à épis pubescents et à épis lisses ; le plus souvent, les % de plantes à *glumelles* lisses oscillent entre 30 et 50 % (1^o groupe) ou, plus rarement entre 15-23 % (2^o groupe). Le recours aux chromosomes univalents permet d'expliquer certains de ces rapports; il en est ainsi pour la disjonction 1:1, quand, dans des croisements tétraploïdes pubescents X *hexaploïdes* lisses, le facteur d'inhibition de la pubescence est localisé dans le 5^o ou le 6^o groupe chromosomique (Cf. comportement du caractère « fragilité de l'axe », en haut de la p. 127). Mais d'autres facteurs doivent intervenir très souvent pour diminuer le nombre de plantes à *glumelles* lisses.

(1) En effet, un tel individu donnera les gamètes *w (W')* et *w (—)*, dont les combinaisons produiront des types *ww (W' W')* et *ww(—)*.

Il doit en être ainsi, dans le 2^e groupe, à formule 3 : 1 réduite, où les chromosomes univalents n'interviennent pas. Chez le premier groupe des géniteurs *vulgare*, le facteur inhibiteur peut se trouver dans les univalents, chez le deuxième groupe, dans les bivalents. D'ailleurs, cette diminution du nombre de plantes à épis lisses peut encore être due à l'intervention de combinaisons léthales.

Coloration des enveloppes florales.

C'est encore dans les travaux tout récents de RAUM (446), que nous trouvons des aperçus sur le mécanisme des ségrégations de ce caractère à la suite de croisements entre formes appartenant aux groupes du *dicoccum* et du *pelta*.

Diverses hybridations entre géniteurs à épis roux fournirent, en F₂, des individus à épis blancs d'après différentes proportions, allant de 8.62 % à 64.52 %. Il était difficile, dans ces cas, de recourir à l'hypothèse de l'interaction de 2-3 facteurs (polymérie), car alors le % de plantes à épis blancs ne pouvait dépasser 6.25 % (1 : 15) ou 1.40 % (1 : 64).

L'intervention des univalents (FF hh — *dicoccum* roux — X FF HH (hh) — *vulgare* roux), amènerait, en F₂, l'apparition de 12.5 % d'individus à épis blancs ; or, du minimum de 8.62 %, on saute directement à 22 %. L'excès d'épis bruns ne peut s'expliquer alors que par un échange factoriel (F H (h) devenant F h (H) ou par l'intervention de facteurs léthaux que porteraient les plantes à épis roux ; l'inhibiteur de la coloration amènerait de ce fait, tout comme pour le caractère « axe fragile » (Voir précédemment), une augmentation de fertilité.

Dans les cas où la proportion des individus à épis blancs se rapproche de 25 % et qu'on ne veut pas admettre l'intervention des univalents, on doit avoir recours à l'hypothèse de la néoformation de facteurs inhibiteurs de la coloration.

Enfin, quand à la F' apparaissent des épis blancs dans des proportions avoisinant 50 %, et qu'on admet l'intervention des univalents, ces résultats ne peuvent s'expliquer que par le passage du facteur H d'un chromosome bivalent sur un univalent. Sinon, il faut admettre la néoformation de l'inhibiteur, comme ci-dessus, ou sa liaison avec les éléments qui fournissent les zygotes viables.

Des raisonnements identiques s'imposent pour les disjonctions obtenues, par RAUM, après des croisements : Froments à épis roux X froment à épis blancs.

Résistance aux rouilles.

THOMPSON (463) — 1925 — avait observé que la résistance aux rouilles était fortement liée au type *durum* ; il avait cependant réussi, dans trois cas, à transférer sur *vulgare* cette résistance, qui s'y montra néanmoins atténuée.

Les recherches de TOCHIMAI et de KIHARA (469) - 1927 — ont révélé que des facteurs de « sensibilité » aux maladies, aux rouilles e. a., sont localisés dans les sept extra-chromosomes *vulgare*. En effet, des croisements *durum* (résistants) X *vulgare* (susceptibles) ont donné des descendance, comportant

des individus à 28-29 chromosomes, généralement plus ou moins résistants et des plantes à nombres chromosomiques dépassant ces chiffres et qui étaient toutes susceptibles. De même, des croisements *polonicum* (modérément résistants) X *spelta* (susceptibles) ont fourni des formes à 42 chromosomes bien plus susceptibles encore que le géniteur *spelta*. WATKINS est d'ailleurs arrivé aux mêmes résultats.

En étudiant, dans les pages précédentes, le comportement héréditaire d'un certain nombre de caractères, au cours des générations issues de croisements entre formes des groupes *dicoccum* et *spelta*, il nous a été donné d'observer tout un ensemble de faits intéressants : association de certains caractères à des nombres chromosomiques élevés ou peu élevés, — transfert aisé de certains caractères d'un groupe à l'autre, — apparition de nouveaux caractères, — disjonction, en groupe, de certains caractères.

Ajoutons encore à cette série deux autres anomalies : la non-apparition d'un des géniteurs au cours des générations successives, observée par BIFFEN (183), après un croisement *polonicum* (à enveloppes florales incolores) X *turgidum* (à enveloppes florales grises), où le parent à glumes grises ne réapparut pas au cours des F² — et le phénomène auquel les Anglais ont donné le nom de « *shifting* » ou *glissement* ; cette dernière anomalie fut signalée par CAPORN S'-CLAIR (12²) et par ENGLEADOW (12), après une hybridation *polonicum* (glumes longues) X *durum* (glumes courtes), qui donna une disjonction monohybride intermédiaire : 1 individu à glumes longues du *polonicum* : 2 plantes à longueur de glumes intermédiaire : 1 plante à glumes courtes du *durum* ; seulement, les glumes de la plante à longues enveloppes florales n'étaient jamais aussi longues que celles du géniteur *polonicum*. Ajoutons qu'un cas analogue a été trouvé par VAVILOV et JAKUSCHKINA (38g), après un croisement *persicum* X *durum*.

Comme explication cytologique de la plupart des faits génétiques que je viens de signaler, MALINOVSKI (423-427²) a proposé sa théorie des « liaisons entre chromosomes entiers ». Dans le cas ci-dessus du croisement *polonicum* X *durum*, supposons que le géniteur *polonicum* est A B et le géniteur *durum*, a b et que A est lié à B ; ces deux chromosomes gagneront toujours le même pôle ; mais, à la F¹, cette liaison peut être brisée et A-B, s'attachant respectivement à b-a, ne donneront que des gamètes A b et a B. Le facteur A étant porteur d'une différence fondamentale dans la longueur des glumes et B seulement d'une différence légère, nous aurons, à la F¹, des individus A b, à glumes plutôt plus courtes que chez le géniteur *polonicum* et des plantes a B, à glumes plus longues que le parent *durum*.

MALINOVSKI pense pouvoir expliquer, par cette théorie, outre le « shifting », l'apparition de types nouveaux dans la ségrégation d'hybrides pentaploïdes (28 X 42), la présence en excès des types *dicoccum*, comparativement aux *vulgare*, et la non-réapparition d'un des géniteurs (voir le cas de BIFFEN).

WATKINS est d'avis que l'hypothèse de MALINOVSKI n'est pas nécessaire pour expliquer tous ces phénomènes (voir p. 131, la théorie de Watkins).

Un dernier fait qui semble ressortir de certains croisements entre formes des groupes II et III est la *corrélation entre le nombre de chromosomes et le type*.

SAX (458) avait déjà constaté une relation très forte entre le nombre chromosomique et les caractères tant morphologiques que physiologiques chez des F_3 de *T. vulgare* X *T. durum* ; les individus hybrides à 14 chromosomes ressemblaient au géniteur *durum*, tant par le type de l'épi que par un caractère physiologique important, la résistance aux rouilles, le contraire s'étant réalisé chez les plantes à 21 chromosomes du type *vulgare* (1).

La relation, nombre chromosomique-type, signalée aussi par KIHARA (414L fut encore, récemment, mise en lumière par WATKINS (47g) — 1927 — dans un croisement *turgidum* X *vulgare*. Tous les individus à 42 chromosomes, issus de cette hybridation, avaient la paille creuse, caractère nettement *vulgare*, quoiqu'on connaisse des formes *vulgare* à paille pleine ou plus ou moins pleine. Les rétro-croisements F X *vulgare* donnèrent des individus à plus de 35 chromosomes, d'un type plus ou moins intermédiaire, se disjoignant en *turgidum* et *vulgare*. Le « back-cross » F' X *turgidum* fournit, en grande majorité, des *turgidum* fixés, à moins de 35 chromosomes, à côté de quelques individus de nature intermédiaire.

En vue d'expliquer tous les cas qui viennent d'être définis, y compris la corrélation nombre chromosomique : type, WATKINS propose la théorie suivante : les chromosomes *univalents* et *bivalents* portent une série similaire de facteurs ; *vulgare* étant hexaploïde et *turgidum* tétraploïde, on peut, en outre, s'attendre à y trouver plusieurs séries *semblables* de facteurs. Si un caractère est porté par un chromosome univalent, il sera associé au nombre chromosomique, à moins d'un appariement entre l'univalent et un autre chromosome ; s'il existe une liaison entre un *groupe* de facteurs, on aura une association nombre chromosomique : type.

Exemple :	<i>turgidum</i>	X	<i>vulgare</i>	
	X = glumes carénées		x = glumes rondes	
	X y Z. X y Z		x Y z (x Y z). x Y z (x Y z)	(2)
F' :	X y Z. x Y z (x Y z)			
F'' :		X y Z. X y Z =	géniteur « <i>turgidum</i> » à glumes carénées.	
	formes à 28 chromosomes	x Y z. x Y z =	<i>turgidum</i> à glumes rondes (forme nouvelle).	

(1) SAX fait observer, à cette occasion, qu'on n'a pas encore réussi — il écrit en 1923 — à créer une sorte nouvelle à grande importance économique, en partant des croisements 28 X 42, plusieurs caractères désirables des deux groupes ne pouvant se combiner en un seul hybride. La création de variétés, réunissant résistance aux maladies, qualité et rendement, doit plutôt, d'après SAX, être recherchée à l'intérieur du groupe III.

(2) Rappelons, encore une fois, que les facteurs entre parenthèses sont localisés dans un univalent.

$x Y z (x Y z) \cdot x Y z (x Y z) =$ géniteur
vulgare, à glumes rondes.

formes à 42 chromosomes

$X y Z (x Y z) \cdot X y Z (x Y z) =$ *vulgare*
à glumes carénées (*speltoïde*) (forme
nouvelle).

Le caractère *individuel* déterminé par exemple par X (glume carénée) ou par x (glume ronde) est transférable d'une espèce à l'autre ; mais le *type* (combinaison des divers caractères de l'épi, etc.), est associé au nombre chromosomique, 28 ou 42. WATKINS ajoute : « Nous pouvons comprendre ainsi pourquoi des membres de divers groupes se distinguent habituellement par de simples différences dans les *degrés* d'un caractère, plutôt que par la *nature* de celui-ci. »

Localisation des caractères distinctifs vulgare dans les extra-chromosomes vulgare.

Cette théorie attirante a été proposée par plusieurs expérimentateurs ; elle a été niée cependant, récemment, par SAPEHIN (452) — 1928 — ; WATKINS lui aussi (481) — 1930 — pense que plusieurs de ces caractères *vulgare* sont peut-être situés à la fois dans les bivalents et les univalents.

RAUM (446^o) — 1934 — est d'avis qu'il ne faut plus attacher une importance exagérée à cette conception de la localisation des caractères différenciant le groupe *vulgare* de celui du *dicoccum*, dans les 14 chromosomes somatiques que le premier possède en plus. Ces différences sont, en effet, d'ordre trop subordonné ; en effet, les groupes II et III ne se distinguent fondamentalement que par le nombre chromosomique. Même, cette *polyploïdie* n'est-elle, peut-être, due qu'à la non-réduction d'une cellule-mère de gamètes ; dans ce cas, on ne devrait donc chercher dans les 14 chromosomes spécifiquement *vulgare* autre chose que ce qui était déjà contenu dans les 28 autres. D'ailleurs, les différences morphologiques qui séparent le groupe *spelta* du groupe *dicoccum* peuvent s'échanger par croisement ; les formes à 28 et à 42 chromosomes se laissent aisément transformer l'une dans l'autre ; les croisements : races sauvages à 28 chromosomes X *vulgare* à 42 chromosomes, donnent lieu à la *néo-formation* de types *durum*, *turgidum*, *compactum*, *spelta* ; *durum*, *turgidum* X *vulgare*, produit des formes *compactum*, *spelta* ; du croisement *dicoccum* X *compactum* naissent des *vulgare* ; entre les formes denses de *dicoccum* et les types lâches de *spelta*, nous trouvons les *compacto-spelta* (1) ; divers croisements 28 X 42 donnent des *nova* n'existant pas dans la culture, e. a. des formes *speltoïdes*, *vulgoïdes*, des *hypercompactum* (2).

(1) Cf., p. 127.

(2) Cf., p. 113. — Au point de vue qui nous occupe ici, le *T. polonicum* seul constitue un type indépendant.

Fertilité et stérilité des hybrides pentaploïdes (28 X 42).

GÉNÉRALITÉS. — Il faut s'entendre, au préalable, sur la signification du mot « stérilité ». Normalement, on entend par là, la « non-formation de graines » ; quand on dit, par exemple, que telle ou telle descendance accuse 25 % de stérilité, on veut dire que, sur 100 fleurs, 75 ont donné des graines, le degré de stérilité pouvant donc être défini par le *nombre de graines* des individus de la F', ou, subsidiairement, par la *quantité de pollen avorté* ; la « non-germination » des graines ou, plutôt, la *non-formation de graines viables* peut aussi entrer en ligne de compte, avec, comme caractéristique, la forme des semences (semences petites, ridées, ratatinées,...).

Les croisements entre formes du groupe II et III donnent, généralement, des F' fertiles ou partiellement fertiles. A la F² se rencontrent tous les degrés de stérilité ; la majorité des formes sont partiellement fertiles, les individus à fertilité totale ou à stérilité complète étant en minorité. Voir MALINOVSKI (422), KAJANUS (409-410), SAX (455-457) (1), KIHARA (414), RUEBNER (449³) (2).

La plupart des auteurs observent que, plus les formes disjonctives s'éloignent du type des géniteurs, plus elles sont stériles, et vice-versa [MEISTER (429), SAX et GAINES (460), etc.], avec un accroissement corrélatif de la fertilité aux

les caractères généraux de ces descendance se stabilisant de plus en plus en des formes analogues aux géniteurs (3).

RAUM a cependant observé certaines F' montrant une stérilité plus accentuée que la F' ; il pense que l'explication de cette anomalie doit être cherchée dans le fait que l'espacement entre les plantes de la F' est généralement plus grand qu'à la F', ce qui leur assure une luxuriance plus grande de développement et une floraison plus abondante.

Les causes d'une stérilité plus ou moins prononcée des descendance d'hybrides pentaploïdes sont multiples ; nous allons successivement en passer en revue les principales.

Anomalies dans la division des cellules-mères des grains de pollen et du sac embryonnaire, chez les hybrides pentaploïdes. — Variabilité dans leur nombre chromosomique et dans le nombre de leurs chromosomes univalents.

Après SAKAMURA, KIHARA, SAX, PERCIVAL, HOLLINGSHEAD (405⁵), VAVILOV, KAJANUS, KAGAWA et en même temps que BLEIER et WINGE, c'est WATKINS

(1) SAX signale que, chez les hybrides pentaploïdes (F¹), 75 % environ des fleurs donnent des graines; les F² accusent des fertilités de 0 à 100 %, ce dernier cas étant plutôt rare.

(2) RUEBNER, continuant l'examen des descendance hybrides de RAUM (c. a. de *T. dicoccoides* X *T. spelta, vulgare*) constate, à la F' et à la F², des nombres moyens de graines par épillet, de 0.72 et de 0.78. La F', où les nombres chromosomiques s'équilibrent mieux, est plus fertile.

(3) TSCHERMAK fit la même constatation, après des croisements *T. durum, turgidum* et *spelta* X *T. villosum*, une mauvaise herbe des régions méditerranéennes.

(48^o) — 1930 — qui a travaillé le plus la cytologie des hybrides chez *Triticum* et qui en a déduit des conclusions très importantes concernant leur origine et leur **phylogénie** (voir plus loin); il a enregistré les résultats de ses recherches dans un travail des plus importants : *The wheat species ; a critique*.

Les cellules sexuelles des deux géniteurs comptent, respectivement, 14 et 21 chromosomes (nombres chromosomiques réduits du groupe du *dicoccum* (28 chromosomes somatiques) et du groupe du *spelta* (42 chromosomes diploïdes) ; leur fusion amène donc la constitution d'une F à 35 chromosomes (14 + 21) ou d'hybrides **pentaploïdes**.

Voici, maintenant, reflété dans un exemple, le schéma normal de la division **réductionnelle** (Division I) (1) d'une cellule-mère pollinique et de la division **équationnelle** (Division II) (1), qui la suit, **cinèses** qui aboutissent à la formation, chez la F', d'une tétrade pollinique.

Métaphase I (Fig. 23,A). — 35 chromosomes, soit (14 + 14) + 7 ou 14' + 7¹ (2) — Appariement de 14 chromosomes du groupe *dicoccum* avec 14 chromosomes déterminés du groupe *vulgare*, formant ainsi 14 bivalents ou *gemini*. Ce groupe des 14' se met à l'équateur de la figure achromatique. Les 7 extra-chromosomes *vulgare* restent dispersés dans le cytoplasme sous forme de 7 univalents (7').

Anaphase I (Fig. 23,B). — Les 14 partenaires dissociés des bivalents sont parvenus aux pôles du fuseau. Les deux groupes de 7 provenant du clivage des 7 univalents sont en marche vers les pôles.

Fin de l'anaphase I (Fig. 23,c). — Les 14 partenaires des bivalents ont opéré leur tassement polaire. Des 14 chromosomes provenant du clivage des 7 univalents, 5 et 6 ont respectivement rejoint les deux pôles de la figure ; mais 3 « retardataires » restent en « balade » dans le cytoplasme (« baladeurs ») et ne seront plus admis dans les deux noyaux formés aux pôles.

Télophase I (Fig. 23,D). — Formation de la **diade** (deux premières cellules-filles). Le noyau de la cellule supérieure a inclus 14 partenaires des bivalents, ainsi que 5 éléments provenant du clivage des univalents, soit au total, 19 chromosomes ; celui de la cellule inférieure comprend 20 chromosomes, soit 14 partenaires des bivalents + 6 éléments des univalents. Les 3 chromosomes « baladeurs » ont formé autant de petites inclusions **nucléiniennes** (granulations chromatiques, *micronuclei*) dans le cytoplasme.

Chaque cellule de la **diade** se divise ensuite en vue de la constitution de la tétrade (ensemble de 4 cellules polliniques) ; cette deuxième division (division II) est **équationnelle**. Les 14 partenaires provenant des bivalents se mettent

(1) Cf. note 2 en bas de la p. 111.

(2) Cf. note 3 en bas de la p. 111.

l'équateur du fuseau, se clivent longitudinalement et 14 éléments se rendent, respectivement, à chaque pôle ; les éléments des univalents se mettent tardivement en métaphase, se clivent et les moitiés issues de ce clivage se répartissent, inégalement, sur les deux extrémités du fuseau. A la *fin de l'anaphase II* (fig. 23,E), on peut ainsi observer, par exemple, dans une des cellules, deux masses polaires de 14 chromosomes chacune, avec, respectivement, 4-1 éléments d'univalents se rapprochant des pôles et, dans la deuxième, les mêmes tassements polaires de 14 chromosomes, avec, près de chaque pôle, 3 éléments d'univalents. Les 3 petits amas **nucléiniens** (*micronuclei*) se sont répartis, au hasard, dans le cytoplasme des quatre nouvelles cellules.

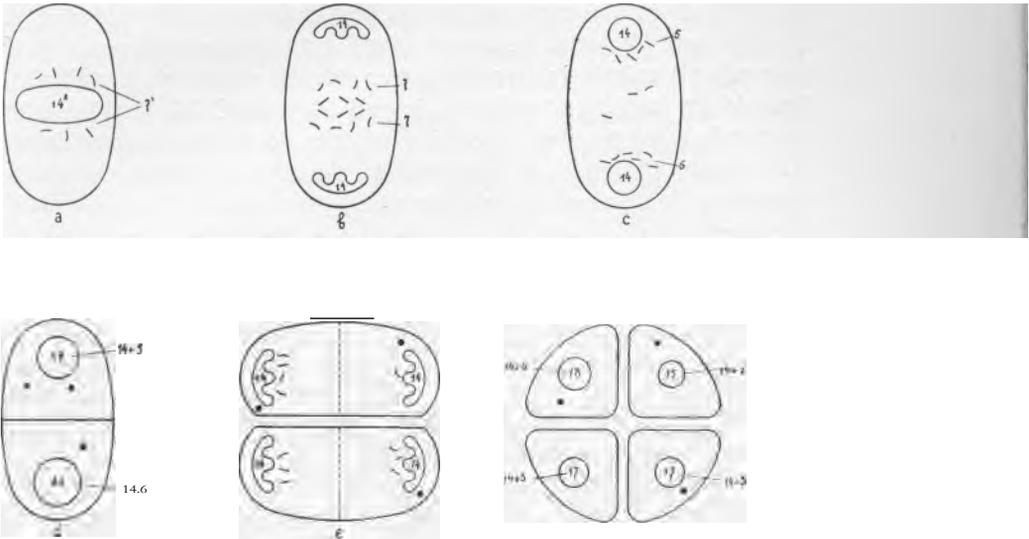


Fig. 23. — Formation de la diade et de la tétrade polliniques, chez un hybride pentaploïde de *Triticum*, d'après WATKINS (481). — Dessin libre, schématisé.

Constitution de la tétrade (Fig. 23,F). — Les noyaux des quatre grains de pollen, ainsi définitivement constitués, comprennent donc, chacun, 18 chromosomes + 1 amas **nucléinien** cytoplasmique, 15 chromosomes + 1 inclusion, 17 chromosomes, 17 chromosomes + 1 inclusion, soit l'équivalent de 35 chromosomes par **diade**.

D'après la répartition, au hasard, des éléments de clivage des univalents sur chaque noyau de la tétrade, chaque grain de pollen peut donc compter de 14 à 21 chromosomes ($14' + 0'$, $14' + 1'$, $14' + 2'$, $14' + 3'$, $14' + 4'$, $14' + 5'$, $14' + 6'$, $14' + 7'$); souvent, environ 75 % de ces grains se développent normalement, les autres étant vides ou ratatinés, stériles, incapables de germer.

Le même processus se rencontrerait, d'après WATKINS, au cours de la division des cellules-mères du sac embryonnaire, avec cette différence pourtant que la **cinèse équationnelle** (division II) ne récupère plus les chromosomes testés éventuellement, à la télophase I, hors des noyaux-filles.

Finalement, on comptera donc, chez les individus de la F_2 , de 28 à 42 chromo-

somes, suivant les diverses possibilités de rencontre, au hasard, des grains de pollen avec les oosphères :

$$\begin{array}{r}
 14 + 4 \delta, 4 \text{ ♀} + 153, \dots 14 + 21 6. \\
 15 + 6 \dots 15 + 21 3, \dots 21 + 21 3.
 \end{array}$$

Parmi les multiples observations de la variabilité du nombre de chromosomes et d'univalents, qui ont été faites récemment chez les hybrides pentaploïdes, citons celles de STEVENSON (461²), qui signale, à la F¹ d'un croisement *durum* X *vulgare*, sur 24 individus, 5 à 42 chromosomes, 11 à 28 et 8 à nombres intermédiaires, les plantes comptant 28 ou 42 chromosomes s'étant montrées constantes, fixées. HOLLINGSHEAD (405³) trouva plus de 7 univalents (jusqu'à 13⁴) dans les cellules-mères polliniques d'un croisement (Marquis X *dicoccum*) X *dicoccum*. Cet expérimentateur (405⁴) avait déjà enregistré 3-9 % de cellules-mères à univalents dans des lignées pures de *vulgare* et, à la F¹ d'hybrides hexaploïdes (*vulgare* X *vulgare*), jusqu'à 39 % de C. M. P. (1) à 1-2 univalents (très rarement plus de 8), plus même quelques rares chromosomes tri- et tétra-valents (2), avec, comme résultat, des ^{n²⁻⁴} à nombres chromosomiques anormaux et à disjonctions aberrantes.

POWERS (444⁵) — 1932 —, comparant le *Marquillo*, hybride issu de Marquis (*vulgare*) X *Jumillo* (*durum*), avec un de ses géniteurs, le *Marquis*, signale les % suivants d'anomalies cytologiques au cours des cinèses réductionnelles et équationnelles :

Anomalies	% de grains de pollen à anomalies	
	Marquis	Marquillo
Non-orientation des bivalents (3)	6.9	10.8
Pré-disjonction (4)	2.8	6.3
Non-appariement (5)	7.7	6.1
Polyvalences (6)	0.4	1.4

Enfin, VAKAR (475 et 475⁶), a étudié principalement les hybrides provenant de croisements où entrait la nouvelle espèce *T. persicum* Vav. (7). Chez des hybrides tétraploïdes, à 28 chromosomes, provenant donc de croisements à l'intérieur du groupe II, VAKAR constate un processus réductionnel presque normal, à 14 bivalents ; il en est ainsi, entre autre, après *T. persicum* X *T. dicoccoides* (8) et *T. dicoccum* X *T. pyramidale* (9).

- (1) C. M. P. = cellules-mères polliniques.
- (2) Appariement de 3-4 chromosomes lors de la préparation de la métaphase I.
- (3) Présence d'un ou de plusieurs bivalents en dehors de la plaque équatoriale au premier début de l'anaphase.
- (4) Séparation des éléments appariés chez un ou plusieurs bivalents, avant que le gros des *gemini* se séparent. (Métaphase I) .
- (5) Formation d'univalents, à la métaphase I.
- (6) Appariement de trois ou de plusieurs chromosomes, à la métaphase I (chromosomes tri-, polyvalents) .
- (7) Cf. note 1, en bas de la page 89.
- (8) Cf. p. 87.
- (9) Cf. p. 92.

Quant aux hybrides *pentaploïdes* de VAKAR (*T. persicum* X var. du groupe *spelta*), ils accusent plus d'irrégularités, sans que toutefois la formation des tétrades en devienne positivement anormale. Comme WATKINS et de nombreux autres observateurs, VAKAR signale la localisation des 7 univalents à la périphérie du groupe *métaphasique* des bivalents ou parfois, à une certaine distance de celui-ci. L'anaphase entièrement normale se montre plutôt rare ; habituellement, elle compte un certain nombre d'univalents « retardataires ». Les univalents peuvent d'ailleurs se comporter de diverses façons ; ou bien, ils se mettent au plan équatorial, après que les partenaires des *gemini* se sont séparés pour commencer leur ascension polaire, s'y clivent, pour remonter ensuite normalement vers les pôles ; ou bien, les univalents, irrégulièrement répartis le long du fuseau, ne se rangent pas à l'équateur, restent indivis et se répartissent, au hasard, sur les deux pôles ou sont, finalement, expulsés du cytoplasme.

Dans les croisements *T. turgidum* X *vulgare*, *T. sphærococcum* (1) X *pyramidale*, les *cinèses réductionnelles* de la F furent quasi-normales ; elles le furent un peu moins chez *T. polonicum* X *vulgare*, *turgidum*, *sphaerococcum*. Après un croisement *T. vulgare* X *durum*, VAKAR (475³, — 1932 — a encore constaté, à la F', quelques anomalies cinétiques, effets d'ensembles chromosomiques non encore entièrement équilibrés (2).

Elimination ou non-fonctionnement de gamètes. Combinaisons chromosomiques stériles.

SAX (456 et 458) avait déjà signalé, chez les hybrides *pentaploïdes*, l'élimination de grains de pollen à 14-21 chromosomes et le non-fonctionnement d'*oosphères* à 17-18 chromosomes (14` 3-4'), élimination, par conséquent, des combinaisons à nombres chromosomiques *intermédiaires*, avec, comme conséquence, la formation de populations de lignées homozygotes fertiles à 28 chromosomes (ressemblant au *dicoccum*) et à 42 chromosomes (analogues au *vulgare*). STEVENSON (461³, après des croisements *durum* X *vulgare*, a observé des formes stériles comportant des nombres intermédiaires de chromosomes. THOMPSON, CAMERON et HOLLINGSHEAD (462'-463-467-468) interprètent de la même façon le fait que, chez les hybrides *pentaploïdes*, il se forme généralement moins de graines viables après des *rétro-croisements* qu'après des croisements directs. D'après WATKINS, les microspores à 21 chromosomes seraient favorisées vis-à-vis des grains de pollen à 20-19 et même à 18-17 chromosomes ; il lui semble moins certain, toutefois, que le pollen à 14 chromosomes serait plus fertile que celui à 15 et peut-être même à 16 chromosomes. Quant aux *oosphères*, elles seraient beaucoup plus indépendantes que les microspores. Enfin, RAUM, se basant sur les % de stérilité obtenus dans ses multiples croisements *T. vulgare*, *compactum*, *spelta* X *T. dicoccum*, *tur-*

(1) Cf. p. 97.

(2) Ceci explique, d'après VAKAR, le fait qu'on n'est pas encore parvenu à créer un hybride *vulgare* X *durum* fixé, mutique, à haut rendement.

gidum, *durum*, *polonicum* confirme la théorie de SAX-WATKINS ; il ajoute que même la présence d'un petit nombre d'univalents amène souvent la stérilité. C'est ainsi que dans des croisement *durum*, *turgidum* X *vulgare*, les gamètes à 3-4' se sont montrées stériles et dans un croisement *dicoccoïdes* X *vulgare*, celles à 2-5'. Ces nombres correspondent, théoriquement, à une stérilité, à la F', de 54.5 % et de 87.5 %, respectivement, chiffres un peu trop élevés, en pratique, parce que, pense RAUM, les gamètes femelles sont mieux nourries que les grains de pollen.

KIHARA (414) a fait remarquer qu'il est probable que les plantes qui meurent au stade de plantule ou qui n'accomplissent pas leur stade sexué sont redevables de ce raccourcissement de leur cycle vital à des combinaisons chromosomiques mal équilibrées. Les « *combinaisons fertiles* » ou « *plus ou moins fertiles* » de KIHARA sont celles à 35 chromosomes (ou moins) ($14' + 7', 6'...0'$) et celles à plus de 35 chromosomes ($16' + 5', 19' + 2'$) (1); d'autres combinaisons, mal équilibrées, (« *combinaisons stériles* » de KIHARA), se montrent stériles ou presque stériles, ou, en tout cas, d'une végétation plus ou moins naine. (Ex.: $15' + 4', 20' + 0', ...$).

A ce point de vue, WATKINS (481) — 1930 — a élaboré la règle suivante *Toute combinaison qui renferme, à l'état bivalent, un des extra-chromosomes vulgare, sans qu'un assortiment complet de ces extra-chromosomes soit présent, est stérile.*

Si l'on représente par x les 14 *gemini* ou bivalents (chromosomes qui appa-rient) et si l'on suppose, pour simplifier, qu'il n'existe que 2 extra-chromosomes, A et B, au lieu des 7, la F' d'un croisement 28 et 42 formera les gamètes (cellules sexuelles), ♂ et ♀, suivantes : x, x + A, x + B, x + A + B. Leur combinaison donnera naissance à des zygotes (oeufs fécondés) de composition chromo-somique différente, soit :

Nombre de chromosomes	Composition du lot chromosomique	Bivalents et univalents chez l'hybride
2x	2X	x ²
2X + 1	2X + A. 2X + B	
2x + 2	f $\left. \begin{array}{l} 2x + 2A \\ 2x + 2B \\ 2x + A + B \end{array} \right\}$	(x + 1) ² — combinaison stérile x ² + 2 ¹ (2)
2X + 3	$\left. \begin{array}{l} 2x + 2A + B \\ 2x + A + 2B \end{array} \right\}$	(x + 1) ² + 1 ¹ — combinaison stérile
2x + 4	2x + 2A + 2B	(x + 2) ²

(1) Remarquons que la somme des bivalents et des monovalents est très souvent 21 ($14 + 7, 16 + 5, 19 + 2...$).

(2) Combinaison *fertile* parce qu'aucun des extra-chromosomes n'est à l'état *bivalent*.

En réalité, les cas de stérilité sont plus fréquents, parce que, dans l'exemple ci-dessus, on n'a supposé que 2 univalents (A-B), alors qu'en réalité, il y en a 7 (de A à G); seront, par exemple, encore *stériles*, les combinaisons suivantes:

$$2x + 2C + D + E \text{ ou } (x+1)^n + 2',$$

$$2x + 2A + 2B + 2C + 2D + 2E + F \text{ ou } (x+5)^n + 1';$$

alors que :

$$2x + A + B + C + D \text{ ou } x^4 + 4',$$

$$2x + 2A + 2B + 2C + 2D + 2E + F + G \text{ ou } (x+5)^n + 2'$$

seront des combinaisons *fertiles*, la première parce qu'aucun des extra-chromosomes n'y est à l'état bivalent, la seconde parce que, malgré la nature bivalente des extra-chromosomes A à E, *tous* les extra-chromosomes sont présents.

KIHARA a donné de l'extension à ces idées, par sa théorie des *groupes de diminution* (« Verminderungsgruppe ») et des *groupes d'accroissement* (« Vermehrungsgruppe »). Parmi les premiers, se rangent les plantes avec moins de 35 chromosomes, chez lesquelles le jeu des combinaisons *gamétiques* peut amener la production de zygotes (œufs fécondés), avec un nombre chromosomique atteignant la limite *inférieure* de 28 chromosomes ; au second groupe appartiennent les individus à plus de 35 chromosomes, avec une limite *supérieure* de 42 chromosomes. A l'intérieur de chacun de ces groupes, joue la règle de fertilité et de stérilité énoncée ci-dessus par **WATKINS**.

Voici un exemple dans chacun de ces groupes :

Groupe d'accroissement. — Géniteurs : *T. turgidum X vulgare*.

Chromosomes : (2 X 14) X [(2 X 14) + (2 X 7)] ou 2 x X [2 x + 2 (A + B + C + D + E + F + G)].

Ce croisement peut donner, e, a., un individu à 40 chromosomes : 19' + 2', par exemple 14' + (5' + 2') ou 2x + 2(A + B + C + D + E) + F + G.

Cet hybride peut donner des gamètes à 19 chromosomes (19), à 20 chromosomes (19 + F ou 19 + G), à 21 chromosomes (19 + F + G).

Leurs combinaisons amèneront la formation des zygotes suivantes :

	zygote à	Combinaisons <i>stériles</i> , parce que quelques <i>extra-chromosomes vulgare</i> y sont à l'état de bivalents, la totalité des univalents n'étant pas présente.
19'	= 38 chromosomes	
19' + 1' (F)	= 39 »	
19' + 1' (G)	= 39 »	
19' + 1' (FF)	= 40 »	
19' + 1' (GG)	= 40 »	
19' + 1' + 1' (F + G)	= 40 »	
19' + 1' + 1' (FF + G)	= 41 »	
19' + 1' + 1' (F + GG)	= 41 »	
19' + 2' (FF + GG)	= 42 »	
		Combinaisons <i>fertiles</i> .

Conclusions : Toutes les plantes à moins de 40 chromosomes sont stériles ; parmi les plantes à 40 chromosomes, certaines sont stériles, d'autres fertiles ; enfin, tous les hybrides à plus de 40 chromosomes sont fertiles.

Groupe de diminution : Soit une plante à 30 chromosomes ($14^2 + 2^1$, par exemple $2 \times + 2 \text{ F}$ ou 2 G), provenant d'un croisement *turgidum* X *vulgare* (28×42) ; soit les gamètes 14 , $14 + \text{F}$, $14 + \text{G}$, $14 + \text{F} + \text{G}$. Leurs combinaisons donneront les zygotes :

	zygote à	
14^2	= 28 chromosomes	Combinaisons fertiles, parce qu'aucun des extra-chromosomes <i>vulgare</i> n'est à l'état bivalent.
$14^2 + 1^1$ (F)	= 29 »	
$14^2 + 1^1$ (G)	= 29 »	
$14^2 + 2^1$ (F + G)	= 30 »	
$14^1 + 1^1$ (FF)	= 30 »	Combinaisons stériles, parce que 1 ou 2 des extra-chromosomes sont à l'état bivalent, alors que tout le lot n'est pas présent (de A à E).
$14^1 + 1^2$ (GG)	= 30 »	
$14^1 + 1^1 + 1^1$ (FF + G)	= 31 »	
$14^1 + 1^1 + 1^1$ (F + GG)	= 31 »	
$14^2 + 2^2$ (FF + GG)	= 32 »	

Conclusions : Toutes les plantes à moins de 30 chromosomes sont fertiles ; les plantes à 30 chromosomes sont ou stériles ou fertiles ; celles à plus de 30 chromosomes sont stériles.

WATKINS (47g) signale deux cas très différents d'éliminations chromosomiques chez des hybrides. Dans le premier, un hybride de 38 chromosomes ($17^2 + 4^1$), a formé beaucoup de grains de pollen de 17 à 21 chromosomes. Normalement, il aurait dû y avoir autant de microspores à 17, que de grains de pollen à 21 chromosomes ; or, **WATKINS** a dénombré 20 % des premiers contre 17 % seulement des seconds, avec 90 % de combinaisons stériles ; il y a donc eu une très forte élimination chromosomique. Au contraire, chez un deuxième hybride, à 31 chromosomes ($14^2 + 3^1$), **WATKINS** a compté 43 % de grains de pollen à 14 chromosomes contre 1 % de grains à 17 chromosomes, avec 30 % seulement de combinaisons stériles. Ces deux cas se différencient donc par le fait que la perte de chromosomes a augmenté le nombre de combinaisons stériles d'une plante à nombre chromosomique supérieur à 35, tandis qu'elle a diminué ce nombre chez l'hybride à moins de 35 chromosomes.

Influence sur le degré de stérilité d'albumens chromosomiquement mal équilibrés.

L'albumen (1) joue un rôle important dans le développement de l'embryon en une plantule viable, puisqu'il constitue le tissu nutritif de celui-ci.

(1) Je ne puis me résoudre à employer ici le mot « *endosperme* » (tissu nutritif de l'embryon chez les *Gymnospermes*), employé couramment par les auteurs allemands et anglais, pour désigner l'albumen des *Angiospermes* ; en effet, si ces deux tissus sont quasi

On sait qu'à l'origine de l'albumen se trouve un noyau *triploïde*, deux **ensembles** chromosomiques, provenant de la fusion de deux noyaux polaires du sac embryonnaire, s'y unissant, en effet, à un troisième lot apporté par le deuxième noyau mâle du tube pollinique (voir fig. 24). Chez *T. vulgare*, le noyau, dont les bipartitions successives vont constituer l'albumen, possède donc $(21 + 21) + 21$, soit 63 chromosomes, et chez *T. dicoccum*, $(14 + 14) + 14$ ou 42 chromosomes.

Lors de croisements entre espèces du groupe II et III, ce noyau comptera des nombres chromosomiques différents, d'après que le géniteur maternel — celui qui fournit les graines hybrides — appartient à l'un ou à l'autre groupe (Voir fig. 24). Exemple :

$p\ 42\ X\ \delta\ 28 \rightarrow (21 + 21) + 14 = 56$ chromosomes.

$p\ 28\ X\ \delta\ 42 -s\ (14 + 14) + 21 = 49$ chromosomes.

Les graines à albumen à 49 chromosomes, ne possédant *qu'une* garniture haploïde (21') des chromosomes *vulgare*, germent souvent mal, alors que celles qui possèdent un albumen à 56 chromosomes, renfermant, au contraire, le lot diploïde (21'), germent normalement. Ces faits sont **encore** mis en évidence par les **rétrocroisements** ; le *back-cross* $p\ 28\ X\ \delta\ F'$ (14-21 chromosomes) fournit *deux* types de graines : des graines lisses, ventruées, de bonne germination, donnant naissance à des plantules à 28 chromosomes et des graines ridées à mauvaise germination, d'où sortiront des plantes souffreteuses à 31-35 chromosomes ; alors que le rétro-croisement $y\ F'\ X\ \delta\ 28$ ne donnera que des graines bien remplies, de bonne germination.

Cette influence favorable qu'exerce le choix, comme géniteur maternel, du parent qui possède le nombre chromosomique le plus élevé, a été mise en lumière, e. a. par MEISTER⁽⁴²⁹⁾, SAX (457) et THOMPSON (465²) ; de même, WATKINS signale, après des croisements $42\ X\ 28$ et $28\ X\ 42$, une faculté germinative respective de 84 et de 38 %.

Dans les croisements où interviennent des espèces du groupe du *spelta*, c'est donc toujours celles-ci qui doivent être choisies comme géniteurs maternels ; c'est une conclusion importante au point de vue de l'amélioration (1) (2)

identiques au point de vue de leur rôle physiologique, la nutrition de l'embryon, ils ont une origine nettement différente ; l'albumen de la graine des Angiospermes est en effet le résultat de la fusion du deuxième spermatozoïde avec le noyau du sac embryonnaire, alors que l'endosperme des Gymnospermes est dû aux divisions successifs de ce noyau, sans aucun acte de fécondation préalable.

(1) Cette règle fournit aussi, sans doute, l'explication du fait que les croisements interspécifiques difficiles (par exemple *T. vulgare* X *monococcum* ; cf. plus loin) et les croisements **intergénériques** (Froment X Seigle, Froment X *Aegilops* ; cf. plus loin) ne réussissent normalement que dans un sens unique.

(2) Signalons cependant aux sélectionneurs le fait que les graines plus ou moins ratatinées ne doivent pas toujours être exclues a priori ; ce sont, en effet, celles-ci qui contiennent, très souvent, des nombres **intermédiaires** d'univalents *vulgare* et peuvent, de ce fait, posséder des combinaisons factorielles importantes au point de vue pratique.

WATKINS estime que cette règle s'applique à tous les hybrides **polyploïdes** ; d'après lui, c'est le mauvais équilibre chromosomique de l'albumen, extériorisé par le **ratatinement** de la graine, qui est souvent la cause de la faible faculté germinative des graines de la F' et des générations ultérieures. Toutefois, **WATKINS** pense que la *constitution elle-même de l'embryon* peut aussi influencer le degré de stérilité ; mais, dit-il, cette suggestion n'a pas encore été étayée par des preuves directes.

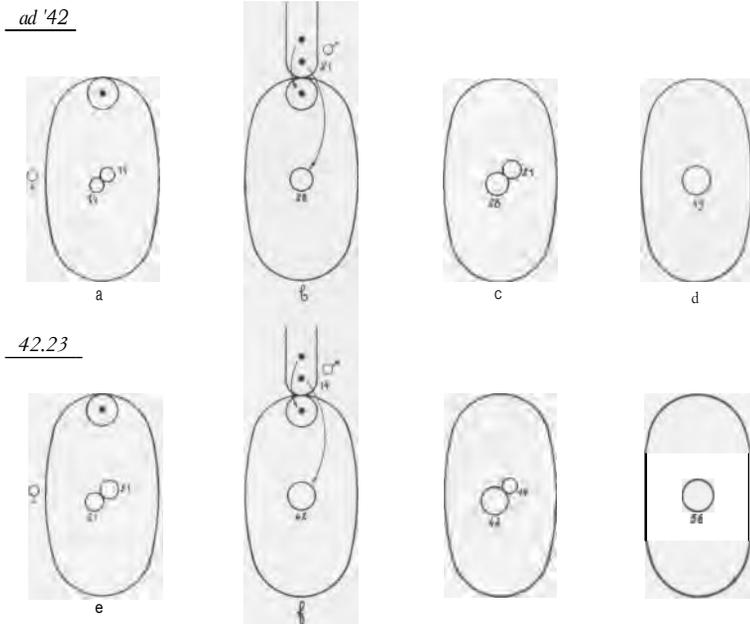


Fig. 24. — Schéma de la formation, dans le sac embryonnaire d'un hybride **pentaploïde**, du noyau qui donnera naissance à l'albumen. *En haut*, le géniteur maternel est un **Triticum** du groupe II; *en bas*, le géniteur maternel est une variété appartenant au groupe III.

a et e. — Fusion des deux noyaux polaires. En haut, l'**oosphère**.

b et f. — En haut, le tube pollinique avec les deux noyaux σ , dont l'un va se fusionner avec le noyau ρ (**oosphère**), et l'autre avec le noyau **diploïde** du sac embryonnaire.

c et g. — Cette fusion.

d et h. — Le noyau du sac embryonnaire à **triple** garniture chromosomique, origine de l'albumen.

D'après **KIHARA**, *l'avortement plus ou moins prononcé de l'albumen* serait la cause prépondérante de la **mortalité zygotique**, qui frappe les oeufs issus de la fécondation entre gamètes à nombres chromosomiques **intermédiaires** ; cet avortement, total ou partiel, affecterait les œufs fécondés qui réunissent plus de 14 bivalents, sans avoir suffisamment d'univalents pour atteindre le nombre total 21 (1).

(1) Cf. note (1) en bas de la page 138.

Nous avons vu, p. 111, que les cellules sexuelles de *T. monococcum* renferment un groupe de 7 chromosomes, auquel on a donné le nom de « génome » A et que les gamètes du groupe II (le groupe *dicoccum*) et le groupe III (le groupe *spelta*) possèdent, respectivement, 2 et 3 génomes (A B et A B D). Les formules *génomatiques* des noyaux générateurs de l'albumen, chez les trois groupes, seront donc A A A ou 3 A (1), chez le groupe du *monococcum*, A A A B B B ou 3 AB, chez le groupe du *dicoccum* et A AA BBB D D D ou 3 ABD chez le groupe III, celui du *spelta*. Si maintenant, nous fécondons un froment du groupe *spelta* par du pollen d'une variété appartenant au groupe II, le noyau diploïde (1) du sac embryonnaire AA BB DD, se *fusionnant* avec un des deux noyaux mâles du tube pollinique (A B), formera un noyau de l'albumen de la formule AAA BBB DD ; l'albumen sera donc triploïde pour les génomes A B et seulement diploïde pour l'extra-génome D du groupe III. Si, au contraire, c'est une variété du groupe *dicoccum*, qui fonctionnerait comme plante maternelle, la constitution *génomatique* du noyau de l'albumen serait AAA BBB D (AA BB

A B D), haploïde donc pour D. Ceci peut s'exprimer par la règle : chez les hybrides *pentaploïdes*, l'extra-génome est *diploïde*, dans le noyau générateur de l'albumen de la graine, quand c'est la plante à nombre chromosomique élevé (21) qui a été choisie comme géniteur maternel, et il sera *haploïde*, quand c'est, au contraire, la plante du groupe III qui aura fourni le pollen. Le *tableau* suivant résume les diverses constitutions *génomatiques* des cellules sexuelles, de l'embryon et de l'albumen de la graine :

Autofécondation et hybridation	No. chromo- somiques des gamètes	Constitutions <i>génomatiques</i>		
		des gamètes	de l'embryon	de l'albumen
T. <i>spelta</i> × <i>spelta</i>	21 × 21	ABD × ABD	2 ABD	3 ABD
T. <i>durum</i> × <i>durum</i>	14 × 14	AB × AB	2 AB	3 AB
T. <i>monococ.</i> × <i>monococcum</i>	7 × 7	A × A	2 A	3A
T. <i>vulgare</i> × <i>durum</i>	21 × 14	ABD × AB	2 AB + D	3 AB + 2D
T. <i>durum</i> × <i>vulgare</i>	14 × 21	AB × ABD	id.	3AB + D
T. <i>durum</i> × <i>monococcum</i>	14 × 7	AB × A	2A + B	3A + 2B
T. <i>monococcum</i> × <i>durum</i>	7 × 14	A × AB	id.	3A + B
T. <i>vulgare</i> × <i>monococcum</i>	21 × 7	ABD × A	2A × BD	3A + 2BD
T. <i>monococcum</i> × <i>vulgare</i>	7 × 21	A × ABD	id.	3A + BD

Voici les conclusions d'un travail récent du Japonais WAKAKUWA (478') — 1934 —, quant à l'influence qu'exerce la constitution *génomatique* du noyau de l'albumen sur la faculté et l'énergie germinatives des graines.

1) La germination est la meilleure chez les semences, dont l'albumen renferme tous les génomes à l'état *triploïde*.

2) Quand l'extra-génome est présent dans l'albumen des graines hybrides, à l'état *diploïde*, la germination est meilleure que quand il n'y est qu'à l'état *haploïde*.

(1) Cf. p. 141.

3) Quand l'albumen renferme 2 extra-génomés différents (par exemple, 3 A + B D ou 3 A + 2 B D), la germination est plus faible que quand il n'en renferme qu'un seul (par exemple 3 A + B, 3 A + 2 B, 3 A B + D, 3 A B + 2 D).

4) Lors des croisements réciproques entre espèces de *Triticum homochromosomiques* (1), le degré de fertilité est élevé, les graines hybrides sont bien remplies, ventruées et de bonne germination ; lors de croisements entre variétés de froment *hétérochromosomiques*, quand c'est l'individu au nombre chromosomique le plus élevé qui fait fonction de géniteur maternel, le degré de fertilité est peu élevé, mais, en revanche, les semences issues de l'hybridation sont ventruées et douées d'une bonne faculté germinative ; quand, au contraire, la plante à nombre chromosomique élevé fournit le pollen, le % de fertilité est très satisfaisant, mais la graine hybride est ratatinée et de mauvaise germination (2).

5) Quand la plante à nombre chromosomique élevé fait fonction de géniteur maternel, l'embryon et l'albumen croissent plus rapidement qu'après autofécondation de cette plante. D'autre part, dans toutes les hybridations entre variétés *hétérochromosomiques*, les embryons sont plus petits qu'après autofécondation du géniteur maternel.

Ces différences dans le comportement de l'embryon et de l'albumen sont dues au fait que, dans les croisements réciproques, le développement de l'albumen dépend de sa constitution *génomatique* (relation numérique entre les chromosomes du noyau mâle et du noyau diploïde du sac embryonnaire), alors que celui de l'embryon dépend des nombres chromosomiques relatifs de la gamète mâle et de l'oosphère.

C'est ainsi que, d'après WATKINS (481^a), le rapport normal entre les noyaux de la gamète mâle et du sac embryonnaire étant de 1 : 2, s'il devient 1 : >2, le développement de l'albumen est réduit. Quant au rapport entre le noyau mâle et l'oosphère, celui-ci étant normalement de 1 : 1, s'il devient 1 : >1, le développement de l'embryon est encore bon, mais s'il est de 1 : <1, l'embryon est réduit.

En ce qui concerne le développement de la graine hybride elle-même, il dépend, finalement, de celui de l'embryon et de l'albumen.

Non-fécondation d'oosphères viables.

Chez les hybrides *pentaploïdes*, il arrive que des *oosphères* viables ne sont pas fécondées. Des observations de WATKINS sur plusieurs sacs embryonnaires n'ont montré que cette cause de stérilité, à la F', peut s'étendre aux générations suivantes. C'est ainsi que chez plusieurs individus F', 43 % des *oosphères*, morphologiquement normales, restèrent *infécondées* alors que 8 % seulement des gamètes étaient avortées. KIHARA adhère lui aussi à cette théorie.

(1) De même nombre chromosomique.

(2) Dans les croisements entre des variétés du groupe I et II, le croisement 7y X 21 ♂ donne des graines non viables, alors que les semences obtenues par 21 y X 7 ♂ sont de bonne germination.

Degré de parenté entre les géniteurs.

RAUM (446^s) — 1934 —, à la suite d'une longue série de recherches récentes, trouve que c'est encore la théorie de **KIHARA-WATKINS** qui concorde le mieux avec les résultats obtenus, sans qu'elle le satisfasse cependant entièrement. Des facteurs, dont nous avons signalé les plus importants, peuvent encore accentuer le degré de stérilité. RAUM est porté à admettre, en outre, la possibilité de l'intervention, prépondérante même dans certains cas, d'une plus ou moins grande *parenté entre les géniteurs*. Il pense que tous les chromosomes du groupe *dicoccum* ne s'appartient peut-être pas avec les 14 *vulgare*. Les espèces du groupe III se montrent d'ordinaire beaucoup moins fertiles avec *T. dicoccum* qu'avec *T. durum* et, parmi elles, c'est *spelta* qui se montre, généralement, le plus fertile. A l'intérieur d'une même espèce, certaines variétés se sont toujours montrées plus fertiles que d'autres, lors des mêmes croisements ; un *vulgare* italien, par exemple, a seulement montré, dans ses croisements avec une même variété de *T. compactum*, une fertilité d'environ 20 %, alors que des *vulgare* allemands accusaient, dans les mêmes circonstances, une fertilité se rapprochant de 65-70.

L'influence du milieu.

KIHARA (415^s, — 1932 — ayant observé que, dans une longue série d'essais, tous les hybrides se montraient bien plus fertiles Kyoto qu'à Sapporo (Japon), en conclut que le milieu est un facteur, dont l'influence sur le degré de stérilité des hybrides ne doit peut-être pas être sous-estimé.

B. — Croisements entre le groupe r (du *monococcum*)
et les groupes II et III.

Nous avons déjà signalé (1) que le *T. monococcum* (Engrain) occupait, morphologiquement, une place tout à fait spéciale parmi les espèces du genre *Triticum* ; il en est de même au point de vue de ses aptitudes au croisement avec les variétés appartenant aux groupes du *dicoccum* et du *spelta*. Si les hybrides *triploïdes* (2) se réalisent avec une facilité relative, il n'en est plus de même des hybrides *tétraploïdes* (3), qu'on ne réussit qu'avec de grandes difficultés ; ces hybrides sont d'ailleurs stériles à un haut degré.

(1) Cf. p. 87. — Des études morphologiques détaillées des chromosomes de *T. monococcum* ont été faites par **KIHARA** et, tout récemment, par **DE SOUSA DA CAMARA** (399^s) — 1934.

(2) *Triticum* du groupe II (du *dicoccum*) X *T. monococcum*, soit 14 + 7 — 21 chromosomes dans l'œuf fécondé ou *trois fois* le nombre chromosomique de base du genre *Triticum*.

(3) *Triticum* du groupe III (du *spelta*) X *T. monococcum* (21 + 7 ou 28 chromosomes).

Transmission héréditaire de certains caractères.

Dans les croisements du *T. monococcum* avec des froments des deux autres groupes, ce sont surtout les caractères *monococcum* qui dominent à la F' et qui donnent à celle-ci son aspect typique : rachis cassant, épi aplati, glumes très carénées à fortes nervures latérales, chaume plein, immédiatement en-dessous de l'épi. Certains caractères *dicoccum* ou *vulgare* apparaissent cependant également : le développement de l'hybride est plus rapide, ses épis sont plus longs, plus fournis en épillets [TSCHERMAK (474)] • MELBURN-THOMPSON (430) et VAVILOV (476) ont également observé, chez un hybride tétraploïde, la dominance de deux caractères *spelta* : chaume creux et large épaulement des glumes et THOMPSON (466) — 1930 — signale, à une F', la dominance de trois caractères *monococcum* et de sept caractères *dicoccum*.

La F' d'un croisement *T. aegilopoides* (1) X *dicoccum*, réussi par PERCIVAL, montra la pubescence du rachis de l'*aegilopoides* et celle des jeunes feuilles, ainsi que la forme des glumes du *dicoccum* ; l'épi était plus long que chez les géniteurs, sa largeur et son épaisseur étant intermédiaires.

Signalons l'apparition, à la F', d'un croisement *T. monococcum* X *dicoccum*, déjà réalisé dès 1886 par BEYERINCK (393), d'un caractère nouveau : la désarticulation spontanée du rachis de l'épi, telle qu'elle se fait chez la forme sauvage *aegilopoides*.

BLARINGHEM (394) a décrit une forme *constante* (*T. monodurum*) sortie d'une hybridation *T. monococcum* X *durum*; le grain était de bonne qualité, mais l'épi trop lourd au bout d'un chaume trop long, trop peu résistant,, rendait cette nouveauté impropre à la culture. D'autres types constants, analogues aux formes parentales, ainsi qu'à *T. dicoccum*, *dicoccoides*, *spelta*, *vulgare* (Squarehead) et à des froments du type *eligulatum* (2), ont été signalés par VAVILOV et JAKUSCHKINA (38g).

La cytologie des hybrides triploïdes. — Leur degré de stérilité.

Si les hybrides entre les groupes II (*dicoccum*) et III (*spelta*) ont fait l'objet, ces dernières années surtout, de recherches approfondies au point de vue de leur constitution cytologique, il n'en a pas été de même des hybrides triploïdes, à 21 chromosomes, résultant de croisements entre des froments du groupe II (n = 14) et du groupe I (n = 7). Le degré élevé de stérilité de la F' fut la cause de cette déficience.

D'après les premières observations de SAX (456) - 1922 —, le processus cytologique des deux *cinèses* qui préparent les cellules sexuelles chez les individus hybrides de la F', est le suivant : L'œuf fécondé, dans les croisements *T. dicoccum*, *turgidum*, *durum* X *T. monococcum*, possède donc 14 + 7, soit 21 chromosomes ; à la métaphase I, les 7 chromosomes « *monococcum* » apparaissent avec 7 chromosomes « *dicoccum* », pour former 7 *gemini* ou bivalents (72),

(1) Cf. p. 87.

(2) Cf. p. 93.

les 7 autres chromosomes « *dicoccum* » restant à l'état d'univalents (7¹) ; ceux-ci ne se mettraient pas à l'équateur de la figure achromatique et ne se cliveraient pas, mais rejoindraient au hasard l'un ou l'autre des deux pôles, pour ne se cliver qu'à la métaphase II.

THOMPSON (464) 1926 —, KIHARA et NISHIYAMA (416) — 1928 — et AASE (392) — 1930 —, en étendant les recherches de SAX, ont constaté la présence, à la métaphase de la *cinèse réductionnelle*, de 3-7 bivalents (le plus souvent 5²) et, en concordance avec ces nombres, de 15 à 7' (1) ; tous, ou presque tous, s'ordonnent dans le plan équatorial, mais avec un certain retard sur les bivalents, se clivent dès la première *cinèse* et rejoignent, le plus souvent normalement, leur pôle respectif; au contraire, la *cinèse équationnelle* qui suit se caractérise par un grand nombre de chromosomes « baladeurs », répandus irrégulièrement dans le cytoplasme. Il en résulte, pour les grains de pollen, des tétrades normales, des arrangements en *diades* fig. 26, d), en *triades* (fig. 25, d), etc. Ces microspores à nombre chromosomiques très variables sont, en très grande majorité (plus de 98 %), déformées, non viables, stériles. Aussi les F' de ces croisements 14 X 7 sont-elles stériles, à un très haut degré : 0.1 % seulement des fleurs de la F', soit 1 sur 850, produisent une graine et cela, dans des cultures en plein air, où une légère intervention de l'*allogamie* (fécondation croisée naturelle) est à craindre ; ce % de fertilité est encore moins élevé quand les inflorescences sont enfermées dans des sachets d'isolation. Voici, à ce sujet quelques résultats obtenus dans des « *retrocroisements* » :

×	Nombre de fleurs pollinisées	Nombre de graines obtenues	Fertilité en %
F' × <i>T. monococcum</i>	39 ⁰	0	0
<i>T. monococcum</i> × F ¹	44 ⁰	0	0
F ¹ × <i>T. durum</i>	3 ⁶⁵	3	0.8
<i>T. durum</i> × F ¹	258	1	0.4

Une bonne méthode pour obtenir, à la F', suffisamment de graines pour constituer une F', c'est d'avoir le plus d'individus F' possible et de les planter en les espaçant assez largement, en conditions culturales très favorables. C'est par cette technique que THOMPSON a pu étudier de nombreuses F' d'hybrides triploïdes. La grande majorité des individus des F₂ avaient 28 (40 %) ou 29 chromosomes (20 %), 30 % en possédaient plus de 29 (30, 35, 36, 42 chromosomes) et 10 % en accusaient moins de 28 (27, 26 chromosomes).

Remarquons qu'on n'a pas pu enregistrer la présence d'individus à 14 chromosomes (nombre diploïde du *T. monococcum*) ; ce fait différencie notablement ces hybrides triploïdes des *pentaploïdes*, où un assez grand nombre de plantes de la F' se rapprochent, par leur nombre chromosomique, du géniteur *dicoccum*.

(1) WATKINS (481) signale la possibilité de la présence de 1-3 chromosomes *trivalents* (appariement de deux monovalents avec un bivalent) et le clivage des univalents, tantôt au cours de l'*hétérotypique* (Cinèse I), tantôt seulement à l'*homéotypique* (Cinèse II).

Au point de vue de leur fonctionnement, les grains de pollen les plus actifs sont ceux à 14 chromosomes ou plus ; ceux à 21 chromosomes ont une activité

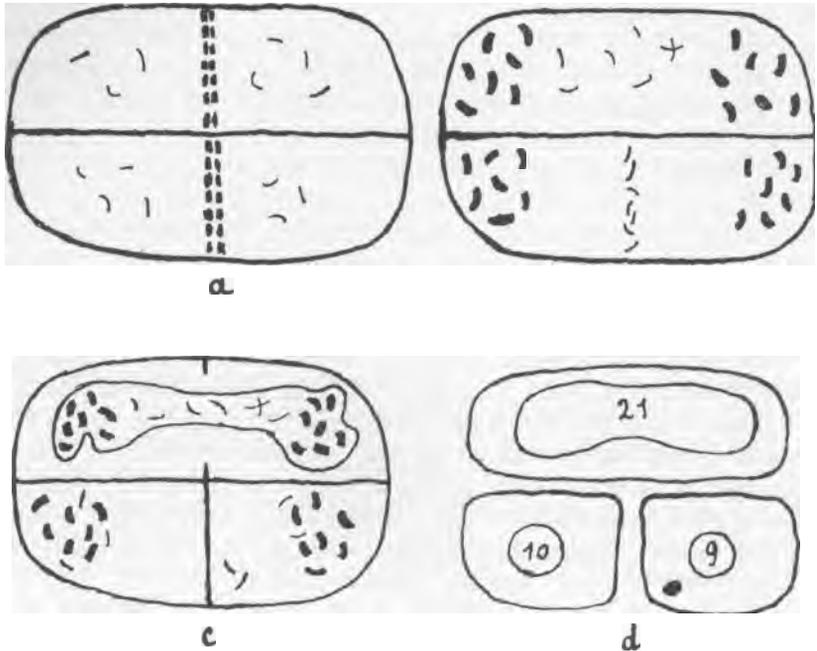


Fig. 25. — Formation des grains de pollen chez un hybride triploïde de *Triticum* (groupe du *dicoccum* X groupe du *monococcum*). — Anomalies dans la division homéotypique (cinèse II, équationnelle).

- a. *Métaphase II*. Dans les deux cellules de la *diade*, les 7 partenaires des bivalents se clivent dans le plan équatorial. Les 7 univalents sont encore dispersés dans le cytoplasme.
- b. *Anaphase II*. Dans la cellule supérieure, les 7⁺, sans avoir formé de plaque équatoriale, constituent un « pont » entre les deux masses polaires *anaphasiques*, formées par les partenaires des *gemini*. Dans la cellule inférieure, les 7⁻ se sont mis, à leur tour, à l'équateur du fuseau.
- c. Cellule supérieure : Les deux masses chromosomiques polaires et les univalents intercalés s'entourent d'une membrane nucléaire commune et forment un noyau en « haltère ».
Cellule inférieure : Les univalents de la plaque équatoriale ne se sont pas clivés et ont partiellement rejoint, par groupes de 3-2, les masses polaires; deux « baladeurs » sont restés dans le cytoplasme de la cellule de droite.
- d. Formation de la « triade » : un grain de pollen possède un gros noyau « de restitution » à 21 chromosomes, le noyau du deuxième a 10 chromosomes et celui du troisième, 9, plus un amas *nucléinien* de 2 chromosomes. — [(Dessin schématisé d'après THOMPSON (464)1.

quelque peu réduite. Les gamètes à 13 chromosomes ne fonctionnent que rarement, celles à 12, probablement jamais et celles à un nombre chromosomique inférieur à 12, certainement jamais ; la présence, dans ces derniers cas, d'environ 98 % de pollen avorté, montre qu'il s'agit ici d'une vraie *stérilité gamétique* et non pas d'une *mortalité zygotique*.

Quelques individus ont accusé des nombres chromosomiques très élevés : 35-36 et même 42 ; ces derniers peuvent avoir comme origine la rencontre de deux gamètes à 21 chromosomes (7 + 14).

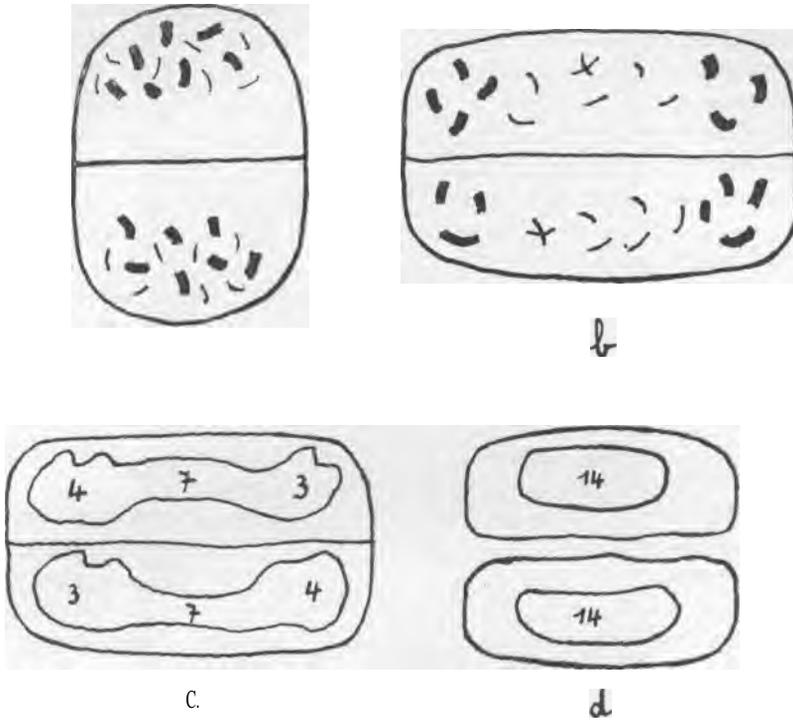


Fig. 26. — Formation de grains de pollen à 14 chromosomes, chez un hybride triploïde *Triticum*, groupe du *dicoccum* X *T. monococcum*.

- Télophase I. — Deux masses polaires normales constitués par 7².
- Division équationnelle : les 7², sans passer par un stade métaphasique, s'ordonnent en deux masses polaires de 4-3 chromosomes reliés, en « pont » par les 7¹.
- Formation de deux noyaux de « restitution ».
- Constitution, au lieu de la « tétrade », d'une « diade » de grains de pollen à 14 chromosomes.

(Dessin schématisé d'après THOMPSON).

Voici comment THOMPSON explique la présence de ces microspores à 21 chromosomes. Lors de la cinèse réductionnelle, il ne se passe généralement rien d'anormal, quasi tous les univalents sont régulièrement incorporés dans les noyaux des cellules-filles de la diade ; les noyaux interphasiques contiennent, dans ce cas, 7 partenaires de bivalents et 7 moitiés d'univalents clivés (voir fig. 26, a) (ou 6² + 9¹, 5¹ + 11¹, ...), avec quelques rares exceptions, dans le cas où un ou quelques univalents seraient restés indivis à un des pôles, au lieu de se placer à l'équateur de la figure achromatique. Mais c'est la division homéotypique (deuxième cinèse, équationnelle), celle qui va constituer la tétrade, qui s'est montrée généralement très irrégulière. Souvent les moitiés d'univalents s'attar-

dent longtemps dans la région équatoriale du fuseau et se meuvent lentement et même irrégulièrement vers les pôles, sans se cliver, les plus lents d'entre eux restant en dehors des nouveaux noyaux, sous forme de *micronuclei* (1).

Mais la figure cinétique prend parfois des aspects plus bizarres ; une longue série d'univalents forme souvent un *pont* chromatique entre les noyaux-filles, pont qui peut être étroit, mais dont la largeur atteint quelquefois celle des masses polaires (voir fig. 25, b et 26, b). Ces chromosomes entrent en repos en même temps que les bivalents ; il se constitue ainsi un noyau *unique* en forme de « *haltère* », avec, parfois, une ébauche de membrane médiane, mais qui se résorbe ensuite (fig. 25, c) ; de là, des noyaux à forme irrégulière (fig. 25, d), totalisant 21 chromosomes (somme des gamètes parentales) ($7 + 7 + 7$, $6 + 9 + 6$, $5 + 11 + 5$, etc., dans les cas respectifs de 7^2 , 6^2 , 5^2 , etc. à la métaphase I). THOMPSON leur a donné le nom de « *noyaux de restitution* » (« *restitution nuclei* ») ; ils ont été également observés par ROSENBERG (447-449), à la suite de cinèses réductionnelles irrégulières et par HAKANSSON chez le Saule (2). Ajoutons que KOSTOFF (417²) — 1932 —, a observé également la formation de quelques gamètes à 21 chromosomes, à la F' d'un croisement *T. dicoccum* X *T. monococcum* ; cette F' croisée avec un *T. vulgare* a donné deux plantes à 42 chromosomes ($14 + 7 + 21$), renfermant donc les trois garnitures (génomés) *dicoccum monococcum + vulgare*.

Quant au processus de formation des gamètes à 14 chromosomes, il arrive occasionnellement qu'au début de la cinèse II, les 7^2 ne s'ordonnent pas en un plan équatorial et ne subissent donc pas de clivage ; ils forment ainsi, aux extrémités du noyau, deux groupes polaires reliés par le pont des 7^2 , d'où constitution d'un « noyau de restitution » à 14 chromosomes. (Voir fig. 26).

H. — HYBRIDES INTERGÉNÉRIQUES.

A. — Croisements Froment - Seigle.

À côté des nombreux cas d'hybridations *spontanées* entre le froment et le seigle, dont nous passerons rapidement en revue les principaux, quand nous parlerons de la biologie florale de *Triticum*, plusieurs expérimentateurs ont étudié des hybrides provenant de croisements artificiels *Triticum* X *Secale*.

Tous ces hybrides ont *quelques caractères communs* : tous, à quelques rares exceptions près, sont le résultat de la fécondation des fleurs de froment par du pollen de seigle. Leur fertilité est très réduite et la première génération (F') présente, outre quelques caractères intermédiaires, un mélange de dominances paternelles et maternelles, (fig. 27) ; leur aspect général les rapproche cependant plus du froment que du seigle et cette analogie s'accroît dans les générations ultérieures. En outre, les individus de la F' sont presque toujours *autostériles*

(1) Cf. p. 134.

(2) Signalons l'observation, par KAGAWA et CHIZAKI (572²), lors de croisements *T. compactum* X *Secale cereale* (Seigle), de noyaux de « restitution » ronds ou en « anneaux ».

et les F_2 obtenues sont les produits de « **rétrécissements** » des F_1 avec le géniteur « Froment » ou « Seigle ».

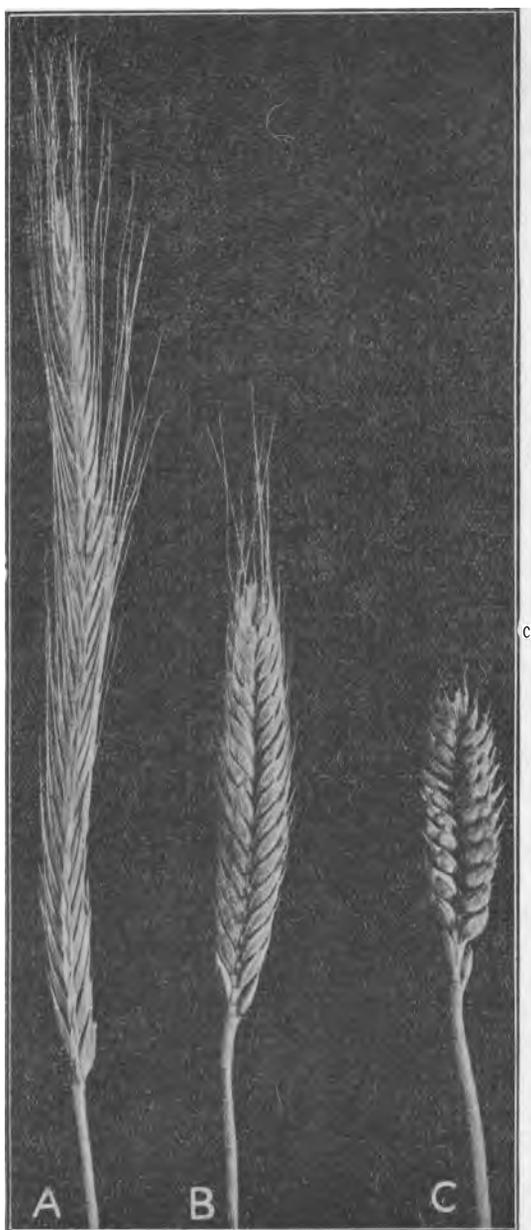


Fig. 27. — Géniteurs et hybride de première génération (F_1) d'un croisement **intergénérique** Froment X Seigle.

A = Seigle « Rosen », ♂ ; B = Hybride F_1 ; C = Froment e Hybride 128» .

(Fig. extraite de FLORELL, *A genetic study of wheat X rye hybrids and back-crosses*, dans *J. Agric. Res.*, 42).

Le premier croisement Froment X Seigle paraît avoir été effectué, en 1875, par WILSON (Edimbourg) (545), qui obtint *deux* plantes stériles, à anthères mal conformées.

En 1883, CARMAN, éditeur du *Rural New-Yorker* et sélectionneur-amateur, obtint un vrai hybride *Triticum X Secale*.

RIMPAU, en 1888, enregistra, sur 12 F' issues d'un croisement *Froment local de Saxe X Seigle de Schlanstedt*, quelques graines hybrides; un certain nombre de descendances fixées, provenant de ces croisements, furent longtemps cultivées à certaines stations agronomiques allemandes. De nombreuses hybridations ultérieures effectuées par RIMPAU furent stériles.

MICZYNSKI obtint en 1905, des F' fertiles (par autofécondation ou par rétro-croisement ?), mais ses F' furent stériles.

De 1908 à 1912, JESENKO (520) pollinisa plusieurs variétés de froment avec du pollen de seigle *Petkus*; 6000 essais de fécondation lui donnèrent 6 graines hybrides (soit 0.1 %); il n'en obtint qu'une F' composée d'un seul individu qui donna, exceptionnellement, par autofécondation, une plante F². Des essais ultérieurs de fécondation des F' par leur propre pollen, extrait des anthères indéhiscentes, échouèrent complètement; en revanche, la pollinisation des F' par du pollen de froment et de seigle donna, respectivement, 0,3 % et 0,02 de réussites.

En 1913, JESENKO signala (521) que sur 3500 fleurs de seigle pollinisées par du pollen de froment, pas une ne fut fécondée, confirmant ainsi les observations précédentes concernant l'impossibilité d'effectuer l'hybridation dans le sens Seigle X Froment.

Vers 1915, un croisement *Turkey X Seigle de Suède* donna à Mc FADDEN (530), ♂ épis hybrides, avec 9 graines, dont deux seulement germèrent; les fleurs des derniers épis apparus sur ces F', fécondées par du pollen d'une autre variété de froment, le *Kharkov*, fournirent quelques graines de deuxième génération.

Un croisement *Triticum X Secale* donna, à LEIGHTY et TAYLOR (527) une F' autostérile, avec une fertilité de 0.7 % à l'air libre, à la suite, sans doute, de fécondations par du pollen de froment ou de seigle. LOVE et CRAIG (529) observèrent, à leur tour, le degré élevé de stérilité des croisements Froment X Seigle (*Dawson's Golden Chaff X Secale*); deux des F' se montrèrent cependant autofertiles.

En vue d'étudier les circonstances qui favorisent ces croisements intergénériques, FIRBAS (515) — 1929 —, fit agir le pollen d'une population de seigle sur les organes femelles de diverses variétés de froment; il obtint les pourcentages d'hybrides ci-après :

Froment de Bokhara	x Seigle	: 15.8	Froment Epp blanc	X Seigle	
Barbu rouge de Galicie	X id.	: 3.1 %	Froment rouge de Saxe	X id.	0 %
Froment du Banat	x id.	: 2.1 %	Froment 0315 de Svalöf	X id.	
Molds Squarehead	x id.	: 0.8 %	<i>T. compactum</i>	X id.	

FIRBAS conclut que ce sont principalement des différences raciales et individuelles qui sont ici en jeu; certaines circonstances physiologiques, entre autre

la simultanéité des floraisons des deux géniteurs, peuvent cependant influencer favorablement la fécondation.

Cette compatibilité spécifique, que possèdent certains froments vis-à-vis de *Secale* (et réciproquement), a été démontrée par les croisements effectués par des expérimentateurs américains. **BACKHOUSE** (509), en 1916, **LEIGHTY** et **SANDO** (526), en 1928, observèrent le haut degré de fertilité d'une variété de froment dite « Froment de Chine »; fécondée avec du pollen de seigle, elle montra une fertilité qui s'approchait de 100 % (pour chaque observateur, respectivement, 80 et 90.5 %). Cette aptitude au croisement interspécifique (« crossability ») s'est montrée héréditaire; une autre variété de froment, qui ne s'hybridait que très difficilement avec *Secale*, fut croisée par **BACKHOUSE** avec le « Froment de Chine »; la F' de cette hybridation fut croisée, à son tour, avec le seigle et, à la première génération de cet hybride, fut enregistrée une fertilité de 4 % et une de 16 à 87 % à la F'.

De même, **LEIGHTY** et **SANDO** (526), ayant trouvé, dans le Froment de Chine, deux individus d'un autre type qui, hybridés avec le seigle, ne manifestèrent qu'une compatibilité de 1 %, les croisèrent avec le type normal à aptitude de 100 % et obtinrent ainsi une F' franchement intermédiaire.

Plus récemment, de multiples croisements et essais de croisements (1) furent effectués par **EHLER** (537) — 1931 — et par **FLORELL** (516) — 1931 —; la plupart de leurs résultats sont concordants. Les *Triticum* à 42 chromosomes (groupe du *spelta*), et tout spécialement les races à floraison précoce, se laissent hybrider avec *Secale*, avec une facilité relativement grande; il n'en est plus de même quant aux variétés des deux autres groupes, ceux du *dicoccum* et du *monococcum*, chez lesquels la fécondation au moyen de pollen du seigle est très difficile et même impossible. La F' s'est montrée stérile dans la très grande majorité des cas; le pollen est le plus souvent non viable, les ovules le sont très souvent et l'autofécondation au moyen de pollen extrait des anthères indéhiscentes est toujours restée sans résultat. La floraison libre de la F' a donné une fertilité de 0.08 % (**Ehler**); l'isolation des fleurs sous sachet réduit la fertilité d'environ 20 % (**Florell**). Les rétrocroisements augmentent la fertilité et, de génération en génération, leurs descendance se rapprochent de plus en plus du Froment et les types parentaux y réapparaissent.

Dès 1925, **BLARINGHEM** (510-511) avait obtenu, en F', quelques individus fertiles après des croisements *T. spelta, turgidum* X *Secale*; en 1932, **VASILJEV** (544+), réalisa, lui aussi, divers croisements *T. vulgare, compactum, spelta* et *persicum* X seigle d'été; 6500 fleurs fécondées fournirent 507 graines hybrides, soit une fertilité de 7.8 %. Aucune hybridation avec *T. durum* ne réussit.

(1) Formules pour représenter les descendance issues de croisements et rétrocroisements: le croisement *Triticum* X *Secale* ou T X S donne une F' ou T S' (**Florell**); le produit du rétrocroisement de cette F' avec le géniteur Froment ou (T X S) X T sera la F'2 (**Ehler**) ou T S' T' (**Florell**) et celui du rétrocroisement de cette F'2 avec le même géniteur *Triticum*, ou [(T X S) X T] X T, sera la F'3 ou T S' T' T', etc. **Florell** exprime, en outre, par les formules T S' T', T S' T' T', l'autofécondation de T S' T' et de T S' T' T'

Les Américains LEIGHTY, LONGLEY, SANDO et TAYLOR signalent même (576 à 579) des hybrides entre la graminée *Aegilops*, *Triticum* et *Secale*; un croisement *Aegilops ventricosa* (une des multiples espèces de cette herbe sauvage, que certains présumant être un des ancêtres de nos froments cultivés) X *T. turgidum* var. *Alaska* leur a donné un hybride *Aegilobtricum* qui, fécondé à son tour par du pollen de *Secale* (Seigle des Abruzzes et Rosen), a donné deux hybrides complexes, auxquels les expérimentateurs ont donné le nom d'*Aegilobtricale*; ces hybrides seront étudiés plus loin.

Jusqu'en 1922, tous les hybrides intergénériques *Triticum* X *Secale* (qu'on a appelés, plus tard, des « *Tricale* »), avaient été les résultats de la pollinisation des fleurs du Froment avec du pollen de Seigle; toutes les tentatives d'effectuer le *croisement réciproque* Seigle ♀ X Froment ♂ avaient échoué.

Ce furent GAINES et STEVENSON (518) - 1922 —, qui réussirent les premiers cette hybridation, en choisissant comme plante maternelle la variété de seigle « Rosen ». Elle fut réalisée ensuite avec succès par MEISTER et TJUMIAKOFF (534-535) — 1927 — avec une fertilité de 2.5 %; cet hybride réciproque se montra identique à celui obtenu par le croisement normal. Puis ce fut BUECHINGER (514) — 1931 —, qui obtint 4 graines, dont deux normales, en fécondant le premier épi apparu sur une plante tardive de *Seigle de Champagne* par du pollen provenant d'un individu très précoce du *Froment de Bokhara*; la floraison de la F', qui se fit avec les épillets largement ouverts, fut longue, les anthères se montrèrent indéhiscents et le pollen stérile; le chaume était pubescent dans sa partie supérieure; l'épi était analogue à celui du croisement direct et accusait une ressemblance assez poussée avec celui du Froment. BLEDSOE (513) — 1932 — observa les mêmes caractéristiques chez l'unique F' obtenue dans un croisement *Seigle des Abruzzes* X *Froment de Chine*; le type végétatif de l'hybride le rapprochait plutôt du Seigle, la longueur de l'épi et celle des *glumelles* étaient intermédiaires et les épillets avaient trois fleurs et plus.

Enfin, TSCHERMAK (544) — 1933 — décrivit, lui aussi, la F' d'un croisement *Secale* X *Triticum*; elle ressemblait morphologiquement et cytologiquement à l'hybride direct, elle était stérile et, *recroisée* avec du pollen parental, elle ne donna que très peu de graines. L'habile opérateur conseille, en vue de réussir ces croisements, d'effectuer successivement de nombreuses pollinisations, de *soigner* tout particulièrement la mise en germination des graines ratatinées, ainsi que l'hivernage. STEINER (540) a examiné comparativement les hybrides Froment X Seigle et les hybrides réciproques de TSCHERMAK, au point de vue de leur comportement respectif vis-à-vis d'inoculations, faites en serre, avec des spores de rouilles; il a constaté qu'ils se comportaient d'une façon identique vis-à-vis du *Puccinia triticina* (Susceptibilité) et du *P. dispersa* (Immunité ou forte résistance). Cette diagnose par les rouilles confirme donc l'analogie phéno-et génotypique des deux séries d'hybrides.

*Caractéristiques morphologiques des générations hybrides issues de croisements
Triticum X Secale.*

1°) *Premières générations hybrides (F₁).*

(F = le caractère envisagé se rapproche du Froment ; S = idem, du Seigle
Dom. = caractère dominant ; **Int.** = caractère intermédiaire entre les deux
géniteurs ; **Trsg.** = caractère **transgressif**, dépassant, en grandeur ou en inten-
sité, celui des géniteurs).

Chaume :

Pubescence en-dessous de l'insertion de l'épi : S [**BLARINGHEM**, **LEIGHTY** (avec
des exceptions !), **LEIGHTY** et **SANDO**, **JESENKO** (sans que ce caractère
soit un critérium *certain* de la nature « hybride »), **MEISTER**, **EHLER**],
Int. (**GAINES** et **STEVENSON**, **HOOVER**, **LOVE** et **CRAIG**).

Longueur : **Trsg.** (**BLARINGHEM**, chez **Epeautre X Seigle** : **Epeautre**, 112 cm.,
Seigle, 125 cm., F₁, 140-165 cm.), **Int.** (**GAINES** et **STEVENSON**, **HOO-**
VER, **JESENKO**, **LEIGHTY**).

Nombre d'entrénœuds : **Int.** (**LEIGHTY**).

Couleur des nœuds : F (**EHLER**).

Diamètre intérieur : F (**Epeautre**) (**BLARINGHEM**).

Épaisseur des parois : S (**BLARINGHEM**).

Compacité de la moelle : **Int.** (**GAINES** et **STEVENSON**), paille très creuse (**BLA-**
RINGHEM : **Epeautre X Seigle**).

Revêtement cireux (« pruline ») : S (**TSCHERMAK**).

Tallage : S (**TSCHERMAK**).

Formation de repousses à épis, au cours d'une deuxième année de culture :
S (**TSCHERMAK**).

Feuilles et gaines :

Largeur : F (**Epeautre**, **BLARINGHEM**).

Stomates : Nombre : **Trsg.** (**MEISTER** : Froment, 77, Seigle, 78, F₁, 26) —
grandeur : **Int.** ou S (**MEISTER** : Froment, 52.8 μ, Seigle, 46.5 μ,
F₁, 47 μ).

Oreillettes : Couleur et forme : F (**EHLER**) — plus développées que chez Seigle
(**TSCHERMAK**), plus ou moins embrassantes, poilues, rougeâtres.

Longueur de la gaine : F (**Epeautre**, **BLARINGHEM**) — Coloration : S (**TSCHER-**
MAK).

Epi :

Forme générale : F (**Epeautre**) (**BLARINGHEM**).

Longueur : **Trsg.** (**JESENKO-TSCHERMAK**), S (**JESENKO**), (GAINES et **STE-**
VENSON, **HOOVER**, **LEIGHTY**, **EHLER**).

Largeur (étroitesse) : S (**JESENKO**).

Épillets :

Nombre : **Int.** (**EHLER**).

Longueur, largeur (étroitesse) : S ou **Int.** (**JESENKO**).

Arêtes (barbes) : absence : Dom. (**JESENKO**) — courtes, comme le géniteur S (**BLARINGHEM**, **JESENKO**), comme le géniteur **F** (**LEIGHTY**), **Int** (**EHLER**) — direction : Dom. (**EHLER**).

Enveloppes florales (glumes et **glumelles**) : aspect général : **Int.** (**GAINES** et **STEVENSON**, **LEIGHTY**, **LOVE** et **CRAIG**, **EHLER**) — angle d'écartement lors de la floraison : **Int.** (**JESENKO** : $F = 25^{\circ}-30^{\circ}$, $S = 45^{\circ}$, $F' = 30-40^{\circ}$).

Glumes : longueur, largeur (étroitesse) : S (**BLARINGHEM**, **JESENKO**), **Int.** (**JESENKO**) — index (longueur : largeur) : **F** (**EHLER**) — couleur : **F** (**LEIGHTY**) — stries vertes : S (**BLARINGHEM**) — nombre de nervures : **F** (**JESENKO**).

Fleurs :

Nombre de fleurs par épillet : **Trsg.** ou F (**JESENKO**, **LEIGHTY**), F (**EHLER**).

Anthères : courtes comme chez F (**JESENKO**) ou comme chez **Epeautre** (**BLARINGHEM**) — *jamais déhiscentes* (il faut les inciser, si l'on désire obtenir du pollen) — vides (**BLARINGHEM**).

Pubescence du rachis : Dom. ou **Int.** (**JESENKO**).

Compacité : **F** (**EHLER**).

Pollen : très irrégulier de forme et de grandeur, rarement rond, petit, transparent.

Fertilité : *autostérilité* sous isolation (**LEIGHTY** et **TAYLOR**, **MEISTER**) — à l'air libre : *fertilité très réduite*, après pollinisation avec du pollen de Froment : 5-10 % (**MEISTER**), 1 % (**LEIGHTY**, avec des différences individuelles allant jusqu'à 5 %), 0.7 % (**LEIGHTY** et **TAYLOR**), 0.3 %, fécondé par du pollen de Froment, 0.02 %, fécondé par du pollen de Seigle (**JESENKO**), avec de très rares cas *d'autofertilité* (**LOVE** et **CRAIG**, 2 plantes).

Dans ses croisements **Epeautre** X Seigle, **BLARINGHEM** (510) a observé que la fertilité, toujours très réduite, de la F', est limitée aux épis portés par des **chaumes tardifs**, peu vigoureux, chez lesquels un chimisme (croissance !) ralenti n'a pas encore absorbé les matières utilisées, dans le rachis de l'épi, en vue de la formation des embryons ; au contraire, chez les chaumes à chimisme accéléré, chez ceux qu'une imprégnation rapide de lignine a stabilisés à une longueur réduite et qui forment **précocément** leurs épis, la stérilité serait de règle. D'après **BLARINGHEM**, *la stérilité des hybrides inter génériques* serait donc sous la **dépendance** des *conditions de croissance* ; elle pourrait être éliminée par l'intervention **intelligente** de l'expérimentateur.

Précocité : **Int.** (**JESENKO**).

CONCLUSIONS :

L'aspect général de l'hybride de première génération entre froment et seigle est plutôt celui d'un *froment* (1), du moins après une observation superficielle ; quand on y regarde plus attentivement, on découvre des caractères intermédiaires et même quelques caractères « seigle ». La prépondérance de l'aspect « froment » reste cependant plus ou moins profondément marquée (2). (Voir fig. 27, p. 151).

MEISTER, en examinant des milliers d'hybrides *spontanés*, les répartit en trois groupes : des plantes du type « froment » (se différenciant cependant un peu du type normal *Triticum*), des plantes du type « seigle » et des plantes d'un type intermédiaire. Les individus du deuxième groupe sont tout à fait exceptionnels et constituent même, pour la plupart, des mélanges accidentels.

Mentionnons ici, à titre documentaire, une théorie émise par BLARINGHEM (512), d'après laquelle, dans les croisements *interspécifiques*, l'hybride hériterait de la mère les caractères qui touchent à l'organisation même de la plante et du père les caractères à rôle plus secondaire, plus superficiels, ceux que BLARINGHEM nomme « ornementaux ».

2°) Deuxièmes générations hybrides et suivantes (F' , F' , ...).

Ces générations, du moins quand elles réunissent un nombre suffisamment grand d'individus, montrent une grande hétérogénéité, mais la ressemblance générale avec *Triticum* s'accroît au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la F' ; il en est de même de la fertilité, les anthères sont en grande partie déhiscentes et les grains de pollen, quoique de grandeur encore assez irrégulière, sont généralement ronds et remplis.

MEISTER a dénombré, dans ses importantes F' , 43 % de plantes « froment », à fertilité normale (excepté certains *Squarehead*, qui se montraient souvent stériles), 1 % de plantes « seigle », elles aussi fertiles, 50 % de plantes plus ou moins intermédiaires, à fertilité croissante au fur et à mesure qu'elles se rapprochaient de *Triticum* et, enfin, 6 % de « nova », plantes à épis longs, à rachis assez fragile, à glumes « froment », *plurinerviées* et à feuilles étroites. La fertilité de ces F' fut irrégulière : 29 % des plantes furent stériles, 42 % donnèrent « une » graine, 18 % se montrèrent d'une fertilité intermédiaire et 11 % d'une fertilité normale.

Au cours des générations suivantes (F^3 - F^4), le nombre des formes typiquement « froment », et constantes, augmenta sensiblement.

Dans les F^n succédant à des croisements *Froment X Seigle*, GAINES et STEVENSON (518) enregistrèrent : 60 % de plantes mutiques, alors que les deux géniteurs étaient barbus, 75 % de plantes à chaume pubescent (caractère

(1) Cf. aussi VASILJEV (544)

(2) THOMPSON, sur 18 caractères étudiés, enregistre 6 caractères « froment », 5 caractères intermédiaires, mais se rapprochant du froment, 3 caractères intermédiaire avec tendance « seigle », 2 caractères « seigle » et 2 caractères exactement intermédiaires.

« seigle »), 80 % de plantes à paille creuse (caractère « froment »); 7 % seulement des plantes se montrèrent normalement fertiles, les autres accusant des stérilités de 50 à 100 %. La fertilité fut de même très variable chez les F' résultant du croisement inverse *Seigle X Froment*, réussi par ces expérimentateurs : elle allait de 0 à 100 %; la pubescence du chaume, vers la région d'insertion de l'épi, fut, ici, de 46-70 %, alors qu'elle était de 66 % chez le géniteur « seigle » et de 0 % chez le géniteur « froment ».

La cytologie des cellules sexuelles chez les hybrides Froment X Seigle.

JESENKO (521), dès 1913, expliquait la composition hétérogène de la deuxième génération hybride après un croisement interspécifique *Triticum X Secale* par la présence simultanée dans l'œuf fécondé, formé à la suite de l'hybridation, de la moitié des « masses héréditaires » des géniteurs « froment » et « seigle »; la répartition, au hasard, entre les diverses cellules sexuelles mâles et femelles de l'hybride issu de ce zygote, tantôt d'ensembles héréditaires uniques, « froment » ou « seigle », tantôt de mélanges où prédomine l'un ou l'autre géniteur, provoque nécessairement, d'après les diverses combinaisons de grains de pollen et d'ovules, l'apparition d'une F' hétérogène.

Nous avons vu, plus haut, les résultats des recherches de KIHARA et de SAX sur la cytologie des hybrides interspécifiques chez *Triticum* ; la plupart des observations faites par ces chercheurs trouvent, ici aussi, leur application. C'est dans les anomalies qui se montrent lors des divisions des cellules-mères polliniques, celles qui préparent les tétrades, qu'il faut surtout chercher l'explication des phénomènes que nous venons d'étudier, et, tout spécialement, des phénomènes de stérilité plus ou moins complète des premières générations hybrides.

Ces anomalies nous pouvons les résumer, avec ZALENSKI et DOROSHENKO (54⁶) - 1924 —, comme suit : non-appariement des chromosomes, et, par suite, absence ou rareté des chromosomes bivalents et forte prépondérance des univalents — absence du stade métaphasique (plaque équatoriale), et même anaphasique, par suite de l'éparpillement des chromosomes à travers la cellule — présence normale, entre les deux pôles de la figure achromatique, d'un certain nombre de chromosomes dits « baladeurs », retardataires univalents qui, au stade téléphasique, sont encore loin des pôles ou se trouvent même encore, en ce moment, dans la région équatoriale du fuseau — aberrations dans les nombres chromosomiques — présence, dans les cellules sexuelles, de noyaux supplémentaires provenant de la réunion d'un certain nombre de ces chromosomes « baladeurs » ou d'inclusions nucléiennes spéciales dans le cytoplasme, dans le cas où ces « retardataires » restent plus ou moins individualisés — formation, à la suite de ces anomalies, au lieu des tétrades polliniques normales, de groupements de 5-6-8 cellules et de grains de pollen de forme et de grandeur très irrégulières, à double ou triple noyau, accompagné ou non de granules de chromatine ; ce pollen dégénère le plus souvent et se vide de son contenu.

THOMPSON (541) - 1926 —, en soumettant à une étude cytologique les hybrides issus de son croisement *Froment de Chine X Seigle* « Prolific »,

est arrivé aux mêmes conclusions. Lors de la première **cinèse réductionnelle** de la F', les 28 chromosomes (*Triticum* à $n = 21$ -I- *Secale* à $n = 7$) sont représentés par une très grande majorité *d'univalents*, accompagnés seulement par 2-3 bivalents (Fig. 28, a) appariés bout à bout (1), formant ainsi des séries 28', 26' + 1', 24· A- 2', 22' + 3'. Cette **cinèse** est caractérisée par *l'absence complète d'un plan équatorial* (Fig. 28, a) ; tout le groupe s'arrange graduellement en deux sous-groupes, sans clivage des univalents, les bivalents se séparant normalement en leurs deux partenaires, ce qui amène la formation de nombreux « baladeurs » ou chromosomes retardataires, constituant ultérieurement des *noyaux supplémentaires* de grandeurs diverses. Ceux-ci, pénétrant dans la cellule qui renferme le noyau principal, peuvent fusionner avec celui-ci ou rester indépendants (Fig. 28, b) ; quelques-uns, même, s'entourant d'une membrane propre, peuvent constituer ainsi des *cellules supplémentaires*, avant le début de la deuxième **cinèse, équationnelle** (Fig. 28, c). On peut, en outre, trouver dans les cellules de simples *inclusions nucléiniennes* (Fig. 28, b et c), dont l'origine doit être cherchée dans les derniers chromosomes « retardataires » restés individualisés.



Fig. 28. — Anomalies cytologiques lors de la division **réductionnelle** chez la F' de *Triticum* X *Secale*.

- a. Pas de métaphase. — 16 univalents répartis irrégulièrement et 2 bivalents appariés *end to end*.
- b. Grain de pollen avec 2 noyaux supplémentaires et 2 inclusions **nucléiniennes**.
- c. Grain de pollen avec cellule et noyaux supplémentaires, et à inclusions **nucléiniennes**.
(Dessin schématisé d'après THOMPSON (541))

La deuxième division cellulaire (division **homéotypique**) se fait d'après THOMPSON, selon un processus beaucoup plus régulier ; elle comporte, très souvent, une phase **métaphasique** normale, sans que cependant les irrégularités signalées ci-dessus soient exceptionnelles. La répartition irrégulière des chromosomes sur les deux pôles de la figure achromatique à la **réductionnelle** et lors du clivage des univalents « baladeurs » à l'**équationnelle**, ainsi que la présence des cellules **multinucléées**, amènent de grandes variations dans les nombres chromosomiques, s'extériorisant par un pourcentage excessivement élevé de grains de

(1) Appariement lâche, **télosyndétique** ou *end to end*.

pollen anormaux (1). C'est ainsi que THOMPSON, lors de l'examen microscopique du pollen de ses hybrides (2), ne compte que 1 % environ de microspores normales.

BLEIER (553) — 1930 — signale à la prophase de certaines C. M. P. (3), des noyaux munis d'un bourgeonnement, dans lequel les chromosomes se trouvent à un stade plus jeune de leur développement ; dans quelques cellules, un ou deux petits noyaux se sont même complètement séparés du noyau principal. Cet expérimentateur a observé, en outre, chez certaines métaphases de la première cinèse, la présence de deux fuseaux. (Voir, plus loin, au paragraphe qui traite des « Théories cytologiques générales », celle de BLEIER sur la « cryptogonométrie »).

FLORELL (517) — 1931 — comme THOMPSON, dénombra, à la F' autostérile d'un croisement *Froment hybride 128* ($n = 21$) \times *Seigle Rosen* ($n = 7$), 0 — 3 bivalents (généralement 2⁺). En rétrocroisant la F' avec le géniteur *Triticum*, il observa quelques oosphères comptant 28 chromosomes (soit la somme des chromosomes des géniteurs, gamètes diploïdes ou somatiques de TSCHERMAK) : leur fusion avec des grains de pollen à 21 chromosomes donna lieu à la formation de plantes à 49 chromosomes, ressemblant très fort au Froment (4).

LEBEDEV (522') — 1932 —, trouva, dans le produit d'un rétro-croisement (T X S) X S (5) à 35 chromosomes (21 chromosomes *Triticum* + 14 chromosomes *Secale*), 12-14 bivalents, dont 7 résultant de l'appariement entre chromosomes homologues *Secale*, les autres de l'appariement autosyndétique (6) des chromosomes *Triticum*. Parmi les gamètes formées à la F², seules celles à 14 chromosomes (ou 15-16) étaient viables, les plantes de la F' possédant donc normalement 28 à 32 chromosomes. Dans la descendance d'une plante F² autofécondée, fut trouvé un individu à 28 chromosomes, qui, à la cinèse I, donna 14' ; cette plante était morphologiquement intermédiaire entre les deux géniteurs et accusait une fertilité de 60 % (7).

Un croisement *Triticum* \times *Secale* fournit à BLEIER (513⁺, — 1933 — 29 souches pures de *Triticum vulgare*, chez lesquelles ne s'extériorisa aucun caractère *Secale*. En vue de s'assurer de l'existence éventuelle de chromosomes ou de fragments de chromosomes *Secale* dans les descendance de cet hybride, il recroisa ces formes *vulgare* avec *T. vulgare*, *T. durum* et *Secale*. Chez la F' d'un de ces croisements, 63 % des cellules n'accusaient que des chromosomes

(1) THOMPSON signale 2 « diades », 4 « triades », 9 « tétrades » normales, 36 groupements de 5 microspores, 26 de 6, 14 de 7, 3 de 8 et 2 de 9.

(2) Observation dans une goutte du mélange fuchsine — acide lactique.

(3) Cellules-mères polliniques.

(4) PLOTNIKOVA (539⁺, — 1932 —, étudiant les noyaux somatiques du méristème racinaire de quelques hybrides naturels *Triticum* \times *Secale*, trouva, chez une plante à 46 chromosomes, un noyau à nombre chromosomique dédoublé, c'est-à-dire à 92 chromosomes.

(5) Cf. note p. 153.

(6) Autosyndèse = appariement entre chromosomes appartenant à une même garniture chromosomique d'un même géniteur.

(7) Voir, plus loin, les théories sur l'amphidiploïdie des hybrides intermédiaires, constants.

univalents (28', soit la somme de 21 *vulgaris* + 7 *Secale*), aucun des 7 chromosomes *Secale* n'ayant donc trouvé de partenaire, 1,7 % montraient 2', appariés bout-à-bout, 0,7 %, 1' (1) et, enfin, 0,6 % avaient des *gemini* typiques, clans lesquels BLEIER voit plutôt des appariements autosyndétiques de chromosomes *Triticum*, par accolement, bout-à-bout, de partenaires de longueur inégale. Les chromosomes *Secale* et *Triticum* ne purent pas être identifiés. Le processus cinétique réducteur suivit le schéma habituel, sans noyaux de restitution (Cf. p. 150), sans cryptogométrie (voir plus loin) et sans clivage de tous les chromosomes (2). BLEIER en conclut qu'aucun élément Seigle n'est retenu dans la F'; si ces souches hybrides se distinguent de la plante-mère Froment (F¹) par le rendement, la qualité du grain, la résistance à l'hiver, la précocité (MEISTER, 1928), ces différences ne doivent pas être cherchées dans les facteurs *Secale* : l'idée de BLEIER est que chez les plantes analogues au *Triticum*, qui composent la F' de (T X S) X T, les chromosomes *Secale*, ne trouvant pas de partenaires, s'éliminent partiellement, d'où formation de gamètes à nombre de chromosomes *Secale* fortement réduit ; cette élimination s'accroissant de génération en génération, la population hybride tend à la constitution de garnitures (le chromosomes *Triticum* de plus en plus homogènes.

Enfin, voici, à titre documentaire, le relevé des bi-, tri- et tétravalents, ainsi que des univalents, trouvés par KATTERMANN (521¹) — 1934 — chez 2 plantes d'une F² : (T X S) X S et (T X S) X T.

Hybride	Nombre de chromosomes (2n)	Nombre de				Nombre de cas en %	Observations
		Biv. lents	Triva- lents	Tétra en	ni en		
(T X S) X S	35 (21 + 7) + 7	5	—	—	25	0,3 %	Bivalents appariés bout-à-bout et quelques anneaux id. id. id. id. id.
		6	—	—	23	5,5 %	
		7	—	—	21	89 %	
		8	—	—	19		
		9	—	—	17	4,5 %	
		10	—	—	15		
		11	—	—	13	0,6 %	
		12	—	—	11		
(T X S) X T	49 (21 + 7) + 21	16	—	2	7	1-4 %	(3) Plus de 21 ² , soit par autosyndèse entre les 7 chromosomes <i>Secale</i> (peu probable!), soit par allosyndèse (2 <i>Secale</i> trouvant des partenaires chez 2 <i>Triticum</i>). (4) 21 chromosomes <i>Triticum</i> appariés à 21 chromosomes <i>Triticum</i> (soit 21') + 7' <i>Secale</i> .
		17	1	1	8	id.	
		17	—	2	5	id.	
		18	—	1	9	10-20 %	
		19	—	—	11	1-4 %	
		19	1	—	8	id.	
		19	—	1	7	50 %	
		20	—	—	9	10-20 %	
		20	—	1	5	1-4 % (3)	
		21	—	—	7	10-20%(4)	
22	—	—	5	1-4 % (3)			

(1) Chromosome trivalent, composé soit d'un chromosome *Secale* intercalé entre deux chromosomes *Triticum*, soit de trois chromosomes du lot *Triticum*.

(2) Ce clivage de la totalité des chromosomes donne des noyaux, dont chacun renferme donc les 4 « génomes » de l'hybride [(3 X 7) (1 X 7)1.

Retenons de ce qui a été dit ci-dessus concernant le processus des générations successives qui succèdent à un croisement *Froment X Seigle*, que les anomalies, qui se manifestent lors des premières *cinèses*, disparaissent graduellement : les nombres chromosomiques deviennent plus normaux, les chromosomes bivalents sont plus nombreux, les métaphases et les anaphases plus normales, le nombre de chromosomes « retardataires » devient de plus en plus petit et la proportion de tétrades normales de plus en plus élevée. Il en résulte l'apparition, en nombre toujours plus grand, de plantes dont les caractères, à la suite de l'accumulation de chromosomes *Triticum*, se rapprochent de plus en plus de ceux du Froment et dont une stérilité plus ou moins prononcée laisse seule reconnaître l'origine hybride.

Il nous resterait à parler des *hybrides intermédiaires, fixés et fertiles* trouvés par les sélectionneurs de Saratov (Russie), à la suite de certains croisements Froment X Seigle ; ces formes se sont montrées du plus haut intérêt au point de vue cytologique [LEWITZKY et BENETZKAIA (528) et LEBEDEV (522')] et sont analogues à d'autres hybrides intermédiaires, e. a. aux *T. turgidovillosum* de TSCHERMAK (473 à 474⁴) et aux *Aegilotricum* du même (5g8). Ces hybrides qui, sexuellement di-haploïdes et *végétativement* diploïdes, réunissent dans les noyaux de leurs cellules les garnitures chromosomiques des deux géniteurs, ont reçu le nom d'*amphidiploïdes* ; ceux-ci ont été étudiés récemment par tout un groupe de cytologistes (TSCHERMAK, SAPEHIN, LEBEDEV, BLEIER, LEWITZKY et BENETZKAIA) ; nous passerons plus loin en revue, dans un paragraphe spécial, les « théories cytologiques » qui essaient d'interpréter ces formes si intéressantes.

B. — Croisements *intergénériques Aegilops X Froment et Aegilops X Seigle* (1).

L'*Aegilops*, généralement regardé comme étant un des ancêtres présumés du Froment, est une Graminée sauvage des régions méditerranéennes ; l'espèce la plus commune est *A. ovata* (fig. 29), aux glumes renflées enveloppant complètement l'épillet (fig. 31 a) et munies de 1-5 arêtes, longues de 2-5 cm. (fig. 32 a).

Ce fut vers le milieu du 19^e siècle que GODRON (559 à 563), JORDAN (568-569), REGEL (587 à 589) et GROENLAND (2) (564) firent une étude déjà assez complète du genre *Aegilops* ; GODRON effectua même un certain nombre de croisements *A. ovata triaristata X T. vulgare, spelta et durum*. Ce ne fut toutefois que ces dernières années que les hybrides *Aegilotricum (Aegilops X Triticum)* et *Aegilocale (Aegilops X Secale)* furent l'objet de recherches approfondies (3).

(1) Nous étudierons déjà ici les hybrides *Aegilops X Seigle*, et non pas au chapitre qui traitera de l'amélioration de cette dernière céréale, d'abord parce qu'*Aegilops* est un des ancêtres présumés du Froment et, ensuite, parce que ces croisements ont donné lieu, comme ceux entre *T. turgidum* et *villosum*, à certaines théories générales communes, que nous exposons plus loin.

(2) Sous-directeur des sélections de Vilmorin.

(3) Les anciens hybrides *Aegilops X Triticum* furent nommés *A. triticoides*, *A. speltae*.

Aegilops est un genre très polymorphe, riche en formes de transition ; aussi, le classement systématique des espèces en est-il assez difficile, ce qui explique les divergences entre les deux monographies de cette Graminée : celle de

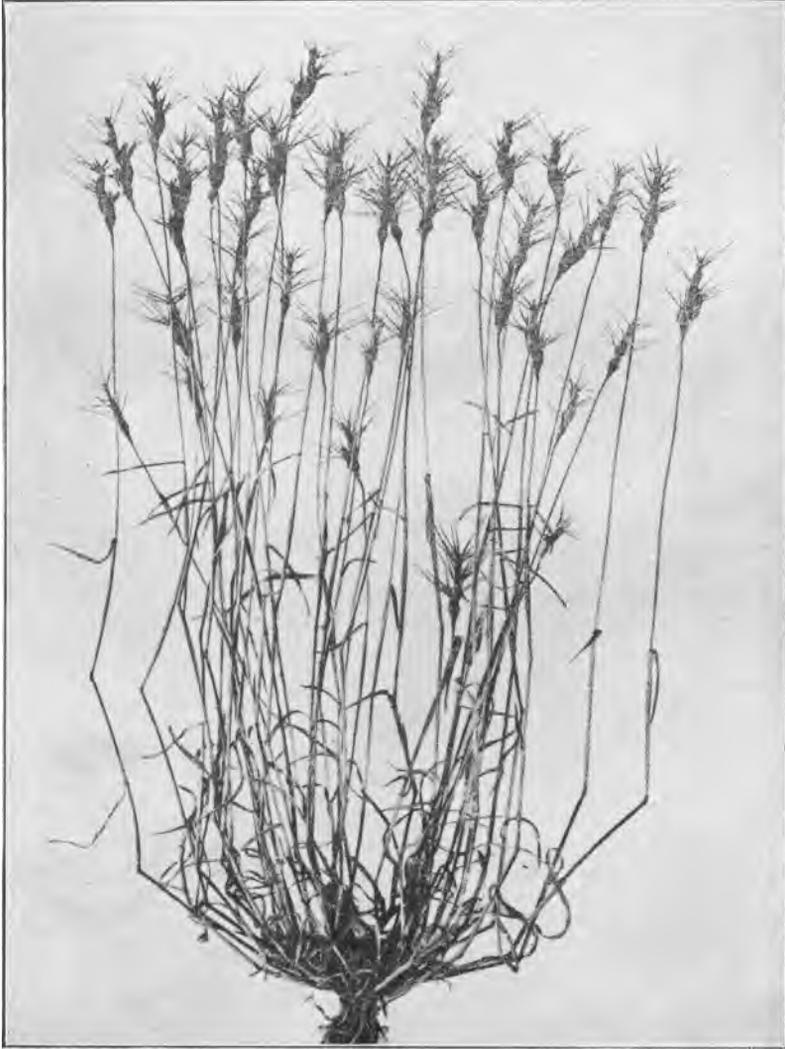


Fig. 29. — Touffe d'*Aegilops ovata*.

(Fig. extraite de : LEIGHTY, SANDO et TAYLOR, *Intergeneric hybrids in Aegilops, Triticum and Secale*, dans *J. Agric. Res.*, 33).

Formis : TSCHERMAK a introduit les dénominations citées ci-dessus, ainsi que les suivantes: *Aegilotricale* [(*Aegilops* X *Triticum*) X *Secale*], *Aegiloditricum* [(*Aeg.* X *Trît.*) X *Trît.*], *Diaegilotricum* [(*Aeg.* X *Trît.*) X *Aeg.*].

ZHUKOWSKI (601) — 1928 — qui décrit 20 espèces, classées en 9 sections et celle d'EIG (555) — 1929 — qui range ses 22 espèces en 6 sections seulement. MICZYNSKI (582) mit ces monographies au point pour certains caractères morphologiques, e. a. la villosité des feuilles.



Fig. 30. — Plantes d'*Aegilops ovata* (C), de *Triticum vulgare* (A) et de l'hybride F¹ (B) *A. ovata* X *T. vulgare*. (Fig. extraite de LEIGHTY, SANDO et TAYLOR, *Intergeneric hybrids in Aegilops, Triticum and Secale*, dans *J. Agric. Res.*, 33).

Voici une nomenclature des principales espèces, ainsi que leur nombre chromosomique haploïde (1) :



Fig. 31. — Epis d'*Aegilops ovata* (A), de *Triticum durum* var. Kubanka (C) et de l'hybride F¹ (B) *A. ovata* y \times *T. durum* σ .

(Fig. extraite de LEIGHTY, SANDO et TAYLOR, *Intergeneric hybrids in Aegilops, Triticum and Secale*, dans *J. Agric. Res.*, 33

(1) Ces nombres chromosomiques ont été établis, en grande partie, par SCHIEMANN (594) et SOROKINA (596).

A. <i>bicornis</i> (1)	7	A. <i>ligustica</i> (1)	7	A. <i>triaristata</i> (f. <i>dipl.</i>)	14
A. <i>biuncialis</i>	14	A. <i>longississima</i>	7	A. <i>triaristata</i> (f. <i>tripl.</i>)	21
A. <i>caudata</i>	7	A. <i>mutica</i> (1)	7	A. <i>triuncialis</i>	14
A. <i>columnaris</i>	14	A. <i>ovata</i>	14	A. <i>umbellulata</i>	7
A. <i>comosa</i>	7	A. <i>scharonensis</i> (1)	7	A. <i>uniaristata</i>	7
A. <i>cylindrica</i>	14	A. <i>speltoides</i>	7	A. <i>variabilis</i> (1)	14
A. <i>Kotschii</i> (1)	14	A. <i>squarrosa</i>	7	A. <i>ventricosa</i>	14

Hybrides interspécifiques *Aegilops* X *Aegilops*.

PERCIVAL (586) a effectué des croisements entre diverses espèces d'*Aegilops* ; *A. ovata* X *A. cylindrica* (la F¹ ressemble beaucoup à *A. triuncialis*) et *A. triuncialis* X *A. cylindrica* lui ont donné des hybrides tétraploïdes (à 28 chromosomes, soit 4 X 7, nombre chromosomique de base pour le genre *Aegilops*), avec un nombre maximum d'univalents de 12-13, 5-6 des bivalents s'appariant normalement, les autres bout-à-bout (télосyndèse). De même le nombre de gemini fut, au maximum, de 7 chez les hybrides issus de *A. ovata* et *cylindrica* X *ventricosa* ; la F¹ de ce dernier croisement montrait beaucoup d'analogies avec *T. spelta*.

KAGAWA (572') enregistra lui aussi, à la F¹ d'*A. cylindrica* X *A. triuncialis*, à côté d'un certain nombre d'univalents, 6'-7' (rarement 11'), ainsi que quelques chromosomes trivalents. L'observation des F¹ de divers croisements *A. cylindrica* X *speltoides*, *ovata* et *ventricosa* (KAGAWA et CHIZAKI (572') — 1934 — a confirmé ces investigations : présence de 4 à 12 bivalents (le plus souvent 6 à 10), à côté de quelques chromosomes trivalents en V, Y ou en bâtonnet droit ; les bivalents, dont quelques-uns forment des O, ne sont, le plus souvent, appariés que très légèrement, par télосyndèse ; enfin, des noyaux de restitution, ainsi que l'accumulation, dans une seule des deux cellules de la diade, de tout le lot chromosomique, peuvent amener la constitution (le grains de pollen diploïdes.

Quant au comportement des principaux caractères chez les hybrides interspécifiques d'*Aegilops*, il a été étudié par MICZYNSKI (582') : le rachis solide domine le caractère « fragilité de l'axe de l'épi » ; le chaume plein d'*A. ovata* et *triuncialis* domine le caractère « chaume creux » chez *A. speltoides* X *ovata*, mais il se montre récessif dans *A. ovata* X *ventricosa* et *A. triuncialis* X *crassa* et intermédiaire chez *A. triuncialis* X *ventricosa*. La longueur et le nombre des arêtes sont le plus souvent exactement intermédiaires et il en est de même d'un certain nombre d'autres caractères quantitatifs. Les caractéristiques des glumes et des épillets d'*A. ventricosa* dominant chez *A. ovata* X *ventricosa*.

Hybrides inter génériques *Aegilops* X Froment.

Comme on l'a vu, des croisements *Aegilops* X *Triticum* furent réussis et

(1) Espèce décrite et étudiée au point de vue cytologique par SCHIEMANN (594)

étudiés, dès 1854, par GODRON (559); PHIL. DE VILMORIN (600) signale que ces mêmes hybridations furent effectuées, en 1856, à Verrières, où une quarantaine de graines furent obtenues de 10 plantes hybrides. Enfin, TRABUT (597) obtint un hybride stérile d'un croisement *A. ventricosa* X *T. durum* ; il le nomma *T. Rodeti*.

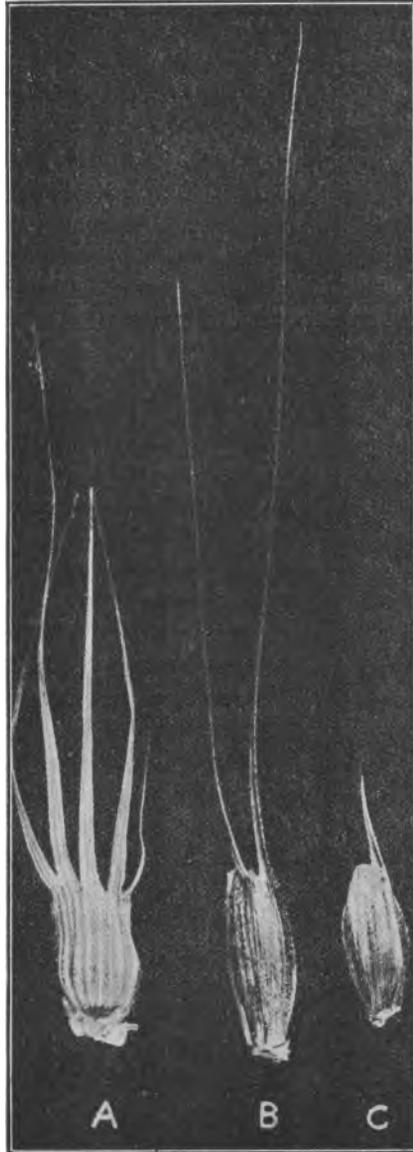


Fig. 32. — Glumes d'*Aegilops orata* (A), de *Triticum vulgare* (C) et de l'hybride F¹ (B) *A. ovate?* X *T. vulgare* g. (Fig. extraite de LEIGHTY, SANDO et TAYLOR, *Intergeneric hybrids in Aegilops, Triticum and Secale*, dans *J. Agric. Res.*, 33)

Comportement des caractères morphologiques chez les hybrides
Aegilops X *Triticum*.

LEIGHTY, TAYLOR et SANDO (576-577) étudièrent de nombreux croisements *Aegilops* X *Triticum*, effectués dès 1913 ; malgré la dominance de certains caractères *Aegilops*, l'aspect général des F' rappelait néanmoins celui du Froment (fig. 30, b et 31, b). On peut dire que la F' est intermédiaire ou qu'elle présente plutôt un *mélange* de caractères parentaux ; caractères *Aegilops* : Longueur des *entrenœuds*, glumes *scabres*, à nervures proéminentes, à dents courtes, à arêtes longues (fig. 32, b) ; caractères *Triticum* : croissance érigée (fig. 30, b), chaume à parois épaisses, *nœuds* pubescents, rachis non désarticulé, glumes glauques, carénées, *glumelles* à arêtes longues.

Mais ce fut surtout **EHLER** (582), — 1933 — qui soumit à une étude *morphologique* approfondie les nombreuses F' provenant de croisements entre les divers *Aegilops* et les *Triticum* des trois groupes cytologiques. Il cite parmi les caractères *dominants* à la F' : du géniteur *Aegilops* : Couleur des *nœuds*, pubescence des gaines, forme des oreillettes, fragilité de l'épi entier, compacité, nombre d'arêtes aux glumes et *glumelles*, présence de longues arêtes aux épillets terminaux ; du géniteur *Triticum* : forme de l'épi (partiellement), longueur du rachis, des glumes et des *glumelles* ; parmi les caractères *intermédiaires*, il annote : le tallage, la longueur et le diamètre du chaume, la pubescence des feuilles et de leur bord, la forme et la longueur des articles du rachis, le nombre d'épillets, la forme, la structure, la longueur des glumes et des *glumelles*, la longueur et le nombre des arêtes aux épillets terminaux.

Fertilité chez les hybrides *Aegilops* X *Triticum*.

BLARINGHEM (550) signale la stérilité complète de la F' des croisements *Aegilops ovata* et *ventricosa* X *Triticum monococcum*, une fertilité peu élevée chez les mêmes *Aegilops* X Froments des groupes 2 et 3 et une grande fertilité chez *A. ventricosa* X *T. monodurum* (1).

Les hybrides *Aegilops* X *Triticum*, réalisés et étudiés par **TSCHERMAK** dès 1904, possédaient généralement des fleurs à anthères desséchées, contenant très peu ou pas de pollen et montraient une stérilité très prononcée ; leur fertilité s'accrut cependant rapidement au cours des descendance issues de *recroisements* avec les géniteurs *Triticum*, *recroisements* qui fournirent des types ressemblant de plus en plus au Froment (2). Le choix, comme géniteurs, de formes très précoces, à *maturité sexuelle concordante*, augmentait sensiblement, comme chez les hybrides Froment X Seigle, le degré de fertilité.

En 1920-21, furent obtenus deux nouveaux hybrides, dont **BLEIER** (599) étudia les caractères morphologiques et cytologiques. Des croisements *A.*

(1) Forme stable obtenue par **BLARINGHEM** du croisement *T. monococcum* X *durum*.

(2) Ce fait explique la croyance ancienne de la transformation des *Aegilops* en *Triticum* (**FABRE** (557)).

ovata X *T. dicoccoides* (Blé de Palestine) (1) et *T. durum* (« *Arraseita* » d'Abyssinie) sortirent, respectivement, les *Aegilotricum* n° 1 et 2, à F' presque stériles, aux F₂ fertiles, de belle végétation ; au cours des générations ultérieures, apparurent des formes constantes très luxuriantes, fertiles, à nombre chromosomique doublé (2 n = 56) (2) et à cinèses réductionnelles normales.

D'autres expérimentateurs encore ont vu naître ces hybrides constants après des croisements d'*Aegilops* et de Froment, e. a. KIHARA et KATAYAMA (575) après *A. ovata* (n = 14) X *T. dicoccoides*. PERCIVAL, d'autre part, signale un croisement *A. ovata* X *T. turgidum* var. *iodurum* (Poulard d'Australie), chez lequel des épis portés par des chaumes faibles, tardivement développés, se montrèrent fertiles (3), avec formation ide C. M. P. de dimensions anormales, produisant des gamètes à 28 chromosomes (nombre diploïde !).

Les cellules de la diade donnèrent directement deux microspores (grains de pollen).

D'après LEIGHTY, SANDO et TAYLOR (576-577-5962), quoique l'autofertilité peut exister, l'autostérilité est la règle chez les *Aegilotricum* ; diverses F' d'un croisement *A. ovata* X *T. dicoccum* ont montré une stérilité complète dans 40 % et de l'autofertilité dans 2 % des cas, avec une forte accentuation de la fertilité chez les générations suivantes : stérilité dans 9-20 % et autofertilité dans 35-50 % des cas.

Enfin EHLER, étudiant récemment de multiples croisements *Aegilops* X *Triticum* (582') — 1933 — constata une stérilité complète (0 % de graines formées sur le nombre total de fleurs) chez *A. sharonensis* et *longississima*, une fertilité peu élevée de 0.2 à 0.3 % chez *A. speltoides* et *ligustica*, de 2 à 9 % chez *A. squarrosa*, *uniaristata*, *triaristata* (n = 14), *comosa*, *umbellulata*, *caudata* et *Kotschii*, une fertilité plus prononcée chez *A. ventricosa*, *columnaris*, *biuncialis*, *triaristata* (n = 21), *ovata*, *triuncialis*, *cylindrica*, *variabilis*. Les F' furent presque toujours stériles ; les autofécondations par du pollen extrait des anthères fermées ne réussirent pas ; les épis, fleurissant librement, se montrèrent fertiles, 5 descendants exceptés ; enfin, les rétrocroisements F' X A, F' X T accusèrent une fertilité moyenne de 0.3-0.4 %. Le nombre d'épis stériles et fertiles et le nombre maximal de graines par épi sont très différents d'hybride à hybride et indépendants des relations de parenté entre les géniteurs. EHLER confirme la constatation déjà faite par d'autres observateurs que l'hybridation réussit surtout quand on choisit comme géniteurs les espèces d'*Aegilops* à floraison précoce.

Quinze espèces d'*Aegilops* croisés avec diverses races de *T. villosum* (4)

(1) Cf., p. 87.

(2) Voir, plus loin, au paragraphe traitant des « théories cytologiques générales » les idées actuelles concernant les hybrides intergénériques constants. Il est admissible que plusieurs de ces formes aient été prises auparavant pour des mutations.

(3) Cette fertilité anormale des épis portés par des chaumes tardifs, faibles est à rapprocher de la théorie émise par BLARINGHEM à l'occasion de certains croisements Epeautre X Seigle (voir p. 156).

(4) *T. villosum* Bieb. (Syn.: *Secale villosum* L., *Agriopyrum villosum*, *Haynaldia villosa* Schur.) est une graminée annuelle de la Méditerranée, à glumes bicarénées, fortement pubescentes.

fournirent à **EHLER** (582°) — 1933 (1935) — une fertilité moyenne de 3.6 %; les croisements réciproques, les autofécondations artificielles, les **rétrocroisements**, les floraisons libres restèrent stériles.

Nombres respectifs de chromosomes univalents, bivalents, etc. chez les hybrides
Aegilops × **Triticum**.

Expérimentateurs	Année	No. bil	Géniteurs	No. de chromosomes		Remarques
				ch. m. de tétr.	No. de bivalents et v. chez l'br	
Sax	1924	592	A. cyl. × T. vulg.	14 + 21	7 ² + 21 ¹	7 <i>Aegil.</i> + 7 <i>T.</i>
Percival	1926	584	A. ovata × T. dic.	14 + 14	0 ²	Appar. faible.
Bleier	1927	397	A. ovata × T. monoc.	14 + 7	0 ² + 21 ¹	Parfois 5 ² à app. lâche.
—			A. ovata × T. will.	14 + 7	0 ² + 21 ¹	
—			A. ventr. × T. vill.	14 + 7	4 ²	
—			A. cyl. × T. durum	14 + 14	4 ⁰²	
—			A. cyl. × T. spelta	14 + 21	7 ² + 21 ¹	
Bleier	1928	398	A. ovata × T. dicocc.	14 + 14	0 ²	Ou app. lâche <i>end to end</i> de 2-4 ² .
—			A. ovata × T. durum	14 + 14	0 ²	id. id.
—			A. cyl. × T. spelta	14 + 21	7 ² + 21 ¹	Allosyndèse
Kagawa	1929	57 ²	A. ovata × T. 2° groupe	14 + 14	0 ² + 28 ¹	Ou app. lâche de quelques bivalents.
Percival	1930	586	A. divers × T. 3 groupes	—	2 ² -7 ²	Para-et télosyndèse (fig. (1) 332 et b).
Katayama	1931	573 ³	A. ventr. × T. durum	14 + 14	0 ² -5 ²	
Chizaki	1932	554 ²	A. spelt. × T. monoc.	7 + 7	1 ² -7 ²	Le plus souvent 2 ² -3 ² . Quelques rares trivalents en V ou en Y.

Aspect cytologique des cinèses I et II, préparant les éléments sexuels.

BLEIER (397) — 1927 — a étudié la cytologie des hybrides de **TSCHERMAK**; pas de **geminis**, pas de stade **métaphasique** p. d., à la **réductionnelle** des F' stériles; les univalents, répartis le long de toute l'aire **fusoriale**, se ramassent cependant, avec répartition assez régulière, en deux tassements polaires; on trouve 1-2 **micronuclei**. La division **équationnelle** est assez normale et les tétrades sont, le plus souvent, régulières; parfois, se forment des groupes de 5-6 microspores ou des grains de pollen à gros noyau, accompagnés de 1-4 **micronuclei**.

Comme les autres observateurs, **BLEIER** signale la présence assez fréquente de deux chromosomes homologues ou parfois de grandeur très différentes, reliés, par un filament plus ou moins mince, en un appariement fragile, facilement dissociable (2).

(1) Le nombre de bivalents dépend de la température: à 5-6°: 5², à 24°, 1², au-dessus de 25°, 0.

(2) D'après **BLEIER**, ce sont souvent des *circonstances extérieures* qui provoquent l'appariement ou le non-appariement.

A la F² d'A. *ovata* X *T. vulgare*, BLEIER a trouvé deux plantes à 50 chromosomes environ, avec un nombre chromosomique plus élevé donc que celui de la F¹ ; 20 *gemini* s'y rangeaient en un plan équatorial et 6 retardataires « errants » se clivaient assez normalement. Ses croisements lui ont aussi fourni la preuve de la différence profonde existant entre les chromosomes d'*Aegilops cylindrica* et *ovata* ; PERCIVAL a fait la même observation, à la suite d'un croisement A. *ovata* X *cylindrica*, qui fut stérile.

Commentant les résultats obtenus au cours d'une autre série d'hybridations, BLEIER (553) — 1930 — fait remarquer que les partenaires des bivalents se clivent déjà aux pôles, alors que les univalents retardataires ne se rangent à l'équateur et ne se clivent qu'après le clivage, au fuseau ou hors du fuseau, des univalents normaux. Il émet à ce sujet une hypothèse de travail ; c'est que le retard mis par les univalents à se ranger en métaphase et à se cliver, ne doit pas être attribué à une différence dans la rapidité du mouvement, mais à un manque de simultanéité, dû à la nature différente des chromosomes, chromosomes entiers, partenaires de bivalents, d'une part, moitiés chromosomiques des univalents clivés, d'autre part ; ce manque de simultanéité peut même être renforcé par un vrai pouvoir de répulsion entre ces deux formes chromosomiques.

LONGLEY et SANDO (579) — 1930 — ont trouvé assez fréquemment des masses chromatiques centrales d'univalents, sans indication de clivage, masse qui se divise peut-être amitotiquement (1). Ne s'agirait-il pas de « noyaux de restitution » de forme ronde, comme ceux observés par KAGAWA et CHIZAKI ?

PERCIVAL (586) — 1930 — a étudié, en détail, la cytologie de nombreux hybrides issus de croisements A. *ovata*, *cylindrica*, *triuncialis* et *ventricosa* avec des Froments des 3 groupes. Il confirme, généralement, les observations précédentes : à la division réductionnelle, la plaque métaphasique est très rare (fig. 33 a, b, c). Parfois, certains univalents se clivent, les autres restant indivis et parfois aussi, aucun des univalents se divise longitudinalement. En cas de clivage, celui-ci a lieu à la métaphase, quand il n'y a que des univalents en présence (fig. 33, c), il sera, au contraire, anaphasique, quand il existe un certain nombre de bivalents ; dans le premier cas, la répartition des moitiés d'univalents entre les deux pôles de la figure achromatique est généralement régulière, dans le second, ces moitiés restent fréquemment groupées et vont à un même noyau de la diade. Malgré la présence assez fréquente, à la division homéotypique qui suit la réductionnelle, de plaques métaphasiques complètes, cette cinèse se montre très souvent anormale, avec formation de tétrades à noyaux à nombres chromosomiques différents, avec présence de micronuclei et d'inclusions chromatiques (fig. 34) ; fréquemment, on observe des groupes de 3 ou de 5 cellules ou des « tétrades » à 6-8 cellules de même grandeur, provenant de fuseaux I, tri-ou tétrapolaires (fig. 33, d).

La plupart des observations d'ordre cytologique qui viennent d'être émises ont encore été confirmées par CHIZAKI (554) , — 1932 —, à la suite d'un croisement A. *speltoides* X *T. monococcum*.

(1) Par division directe, sans figure cinétique.

Apparition de types spéciaux.

LAUMONT (575' 575') — 1932, 1934 — a enregistré l'apparition, aux F' et aux générations ultérieures d'une hybridation *A. triuncialis* X *T. durum*, de formes *speltoïdes*, *durelloïdes* et *tendroïdes* ; il estime que ces dernières, souvent nombreuses, pourront fournir un matériel intéressant au point de vue économique, utilisable comme tel ou comme géniteur, vu le peu de longueur de leur chaume, le nombre de leurs talles et leur caractère xérophytique.

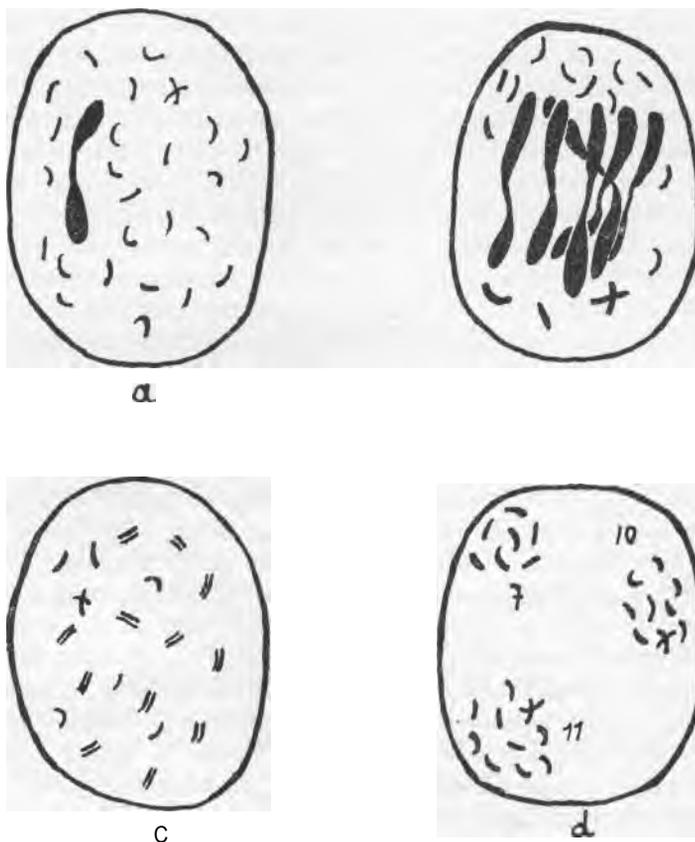


Fig. 33. — Croisements intergénériques *Aegilops* X *Triticum*. — Métaphases I dans les cellules-mères polliniques.

- a. *Aegilops ovata* X *Triticum dicoccoides*. — 21' + 1^z à appariement télésyndétique léger. « Plaque équatoriale » absente.
- b. *A. triuncialis* X *T. durum*. — 16' + 6' à appariement léger. Pas de « plaque équatoriale ».
- c. *A. ovata* X *T. dicoccoides*. — 12' clivés, 8' non clivés. Pas de « plaque équatoriale ».
- d. *A. ovata* X *T. turgidum*. — Fuseau tripolaire à 28'.

Dessins schématisés d'après PERCIVAL, *Cytolog. studies of some hybrids of Aegilops species X wheats* (*J. of Genet.*, 22, 1930).

Croisements réciproques Triticum ♂ *Aegilops* ♂ .

La presque totalité des croisements *intergénériques Aegilops* × *Triticum* ont été effectués en choisissant comme géniteur paternel le Froment. LEIGHTY et ses collaborateurs ont, les premiers je pense, réussi des *Aegilotriticum* en fécondant les fleurs castrées du Froment avec du pollen d'*Aegilops*.

TSCHERMAK (544)^a, — 1933 —, lui aussi féconda avec succès *T. dicoccoides*, *dicoccum*, *turgidum* et *durum* avec du pollen d'*Aegilops ovata*.

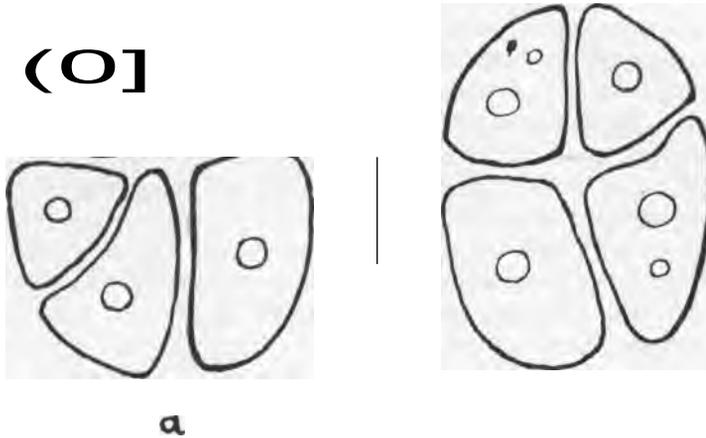


Fig. 34. — Croisements *intergénériques Aegilops* × *Triticum*. — Tétrades polliniques.
a. *A. ovata* × *T. dicoccoides*. Tétrade en groupe de 5 cellules, dont 2 à chromosome extranucléaire.

b. *A. ovata* × *T. monococcum*. Deux grains de pollen normaux, un avec un *micronucleus*, un avec un *micronucleus* et un corpuscule chromatique.

(D'après PERCIVAL, *idem*).

Hybrides intergénériques Aegilops × Seigle.

TSCHERMAK (470), dès 1913, avait réalisé la fécondation de l'*Aegilops* par du pollen de Seigle ; vers la même époque, LEIGHTY, SANDO et TAYLOR (577), ayant effectué les croisements *A. ovata*, *triuncialis* × *Secale*, avaient observé que, si 40 % des fleurs fournirent des graines, celles-ci étaient mal formées, de germination difficile et ne donnaient que des plantes stériles. D'autres hybrides *Aegilops-Secale* furent encore décrits par MOLDENHAWER (582').

Les premières analyses étendues d'hybrides *Aegilocalc* (*Aegilops* × *Secale*) ont été faites par KARPECHENKO-SOROKINA, HEINZ VON BERG et BLEIER.

KARPECHENKO et SOROKINA (573^a, — 1929 — obtinrent 17 hybrides d'un croisement *A. triuncialis* ♂ × *Secale cereale* ♂ . Enregistrons tout d'abord le comportement, à la F', de quelques caractères *morphologiques* : ses caractéristiques générales rapprochent l'hybride du géniteur *Aegilops*, fait qui avait déjà été signalé par les premiers expérimentateurs. Le croisement de la forme d'*A. triuncialis* à épis pubescents, à arêtes noires par un Seigle à épis blancs, lisses, mutiques, a montré la dominance de la coloration noire des barbes et

de la pubescence. Chez certaines races de *Secale*, le rachis est cassant, chaque segment de l'axe de l'épi restant attaché à son épillet respectif, dont il semble former le prolongement ; ce caractère s'est montré dominant dans les croisements interspécifiques de *Secale* [TSCHERMAK (470)]. La fragilité du rachis d'*Aegilops* est d'un type différent : le segment de l'axe reste adhérent à la face postérieure de l'épillet ; la dominance de ce caractère chez les hybrides *Aegilocala* n'a pu être déterminé avec certitude.

Un fait intéressant est le comportement du caractère « présence d'arêtes » aux *glumelles* ; chez les *Aegilops* barbus, les *glumelles* ne sont pas munies de barbes, seules les glumes sont *aristées*, alors que chez le Seigle les *glumelles* le sont aussi. Chez les hybrides *Aegilocala*, les *glumelles* ne sont *aristées* que dans les cas où un des géniteurs est un *Aegilops* barbu, c'est-à-dire un *Aegilops glumes aristées* ; c'est donc la présence d'arêtes aux glumes de l'*Aegilops* qui détermine la présence de barbes aux *glumelles* de l'hybride. Il est intéressant de rapprocher ce détail des observations faites par TSCHERMAK (470), PERCEVAL (584) et LEIGHTY-SANDO-TAYLOR (577) lors des croisements *Aegilops* X *Triticum*, où les glumes sont toujours *aristées* chez l'hybride *Aegilotricum*. quand le géniteur Froment possède des *glumelles aristées*.

Quant à leur comportement *cytologique*, les hybrides de KARPECHENKO-SOROKINA possédaient le nombre attendu de 21 chromosomes, somme des nombres chromosomiques des géniteurs (*A. triuncialis*, $n = 14$, *Secale cereale*, $n = 7$). A la métaphase de la division *hétérotypique*, *réductionnelle*, on n'observait que de rares plaques équatoriales plus ou moins régulières ; les chromosomes présents, tous assez allongés, ne ressemblaient nullement aux chromosomes courts, trapus de la *cinèse réductionnelle* des *C. M. P.* de *Secale* et d'*Aegilops*. Très tôt, à l'anaphase, on comptait généralement 5 (6-7) chromosomes bivalents, à appariement lâche *end to end* et 7-11 univalents éparpillés le long du fuseau ; ceux-ci, se groupant plus tard à l'équateur, s'y clivaient immédiatement et regagnaient en désordre les pôles. A la télophase, on pouvait observer fréquemment des noyaux supplémentaires, formés par des chromosomes retardataires. Les divisions *équationnelles* se montraient généralement plus normales ; des *diades*, des *triades* et des groupements de 5-6 microspores n'étaient cependant pas rares. Les auteurs ont laissé indécise la question de savoir s'il y avait *autosyndèse* (appariement des chromosomes *Aegilops* entre eux) ou *allosyndèse* entre éléments *Aegilops* et *Secale*.

HEINZ VON BERG (565) — 1931 — étudiant, comme les expérimentateurs russes, l'hybride *A. triuncialis* X *Secale cereale*, constata lui aussi la présence, à la F', de 5-6' (plus rarement 7' ou un nombre inférieur à 5) et de 9-11', (plus rarement 7', parfois moins). Chez l'hybride réunissant $5_2 + 11'$, soit 21 chromosomes, on pouvait distinguer 7 univalents longs, volumineux (*Secale*) et 4 courts, minces (*Aegilops*), les 5 bivalents étant représentés par des éléments minces (*Aegilops*), lâchement reliés par de fins tractus. Les nombres d'univalents grêles (*Aegilops*) et de bivalents (*Aegilops*) étaient très souvent corrélatifs, de manière à réaliser le total des chromosomes du géniteur maternel *Aegilops* (14) : soit, $4_1 + 5_2, 2_1, 4_1, 6', 0' + 7_2$.. On avait donc apparemment à faire avec un appariement *autosyndétique* entre chromosomes *Aegilops* ;

si on admettait, en effet, un appariement **allosyndétique** entre deux lots de chromosomes grêles *Secale* et *Aegilops*, la garniture haploïde *Aegilops* aurait été alors constituée de deux types différents de chromosomes : des chromosomes minces et des éléments épais. Or, toutes les observations cytologiques ont démontré l'homogénéité des chromosomes d'*Aegilops triuncialis*, qui est tenu par ZHUKOWSKI (601), comme étant une très vieille espèce.

'Quant au processus cytologique des deux **cinèses** qui préparent les cellules sexuelles chez l'hybride *Aegilocala*, les observations de HEINZ VON BERG confirment les constatations de KARPECHENKO-SOROKINA.

Les F' obtenus par les précédents observateurs étaient stériles ; BENÈS a obtenu un hybride *Aegilocala* fertile, dont BLEIER (554) - 1931 — a fait une analyse morphologique. Quelques caractères Seigle et *Aegilops* dominaient à la F', qui tenait de *Secale*, la longueur des chaumes, des épis et des épillets, le nombre de ceux-ci et leur fertilité et d'*Aegilops*, les glumes fortes, **aristées**, l'absence de pubescence du chaume en-dessous de l'épi et la fragilité de celui-ci, l'épi se détachant d'une pièce à maturité. La disjonction des caractères à la F' ne fut pas très prononcée ; elle se caractérisait cependant par la répartition des plantes en *deux* groupes : un groupe comportant des plantes à épis ne se détachant pas et longuement **aristés**, un deuxième groupe réunissant des plantes à épis munis de courtes arêtes et à base du rachis cassante. Les générations suivantes se montrèrent très hétérogènes ; y apparurent, notamment, des types *Triticum vulgare*, parmi lesquels des formes plus ou moins **speltoïdes** et un *Squarehead* ; leur origine doit être cherchée dans un croisement naturel de l'hybride *Aegilocala* avec *Triticum* (1). Ces formes possèdent donc, à côté d'un cytoplasme *Aegilops* un noyau de *Triticum vulgare* et des parties de noyaux *Aegilops* et *Secale*. Aussi leur aspect montre-t-il d'une façon prépondérante l'influence de la garniture *Triticum* ; chez l'une d'entre elles, BLEIER ne put même déceler la moindre intervention du cytoplasme maternel dans l'extériorisation des caractères morphologiques. La grande analogie que possèdent ces types avec le Froment est certainement due à l'accumulation de chromosomes *Triticum*.

Récemment, FHLER (582') - 1934 — réunit un ensemble d'observations intéressantes à la suite du croisement de 19 espèces d'*Aegilops* avec du Seigle. De même que pour les croisements *Aegilops* \times *Triticum*, le pourcentage des graines formées d'après le nombre de fleurs **pollinisées**, est très différent d'après les espèces et dépend en première ligne de la concomitance des floraisons chez les deux géniteurs ; il fut de 0 % chez *A. sharonensis*, *longississima*, *ligustica* et *squarrosa*, de 1-5 % chez *A. speltoïdes*, *caudata*, *uniaristata*, *columnaris*, *umbellulata*, de 6 à 10 % chez *A. cylindrica*, *comosa*, *Kotschii*, *triaristata* (n = 14), de 11 à 15 % chez *A. ventricosa*, de 16 à 20 % chez *A. variabilis* et *biuncialis* et de 21 à 25 % chez *A. triuncialis*, *triaristata* (n = 21) et *ovata*.

Les caractères suivants *Aegilops* se sont montrés dominants : la forme de végétation, la longueur et le diamètre du chaume (partiellement), la présence

de moelle, la coloration des **nœuds**, la présence de cils sur les gaines, la forme des épis (partiellement), la formation de l'épillet terminal et d'épillets rudimentaires à la base de l'épi, la compacité, la forme, la structure et la pubescence des articles du rachis, le nombre de fleurs par épillet, la forme, la nervation et la structure des glumes, l'absence de carène et le nombre d'arêtes aux glumes et aux **glumelles**. Un caractère *Seigle* dominait nettement : la pubescence du chaume en-dessous de l'insertion de l'épi. D'autre part, le tallage, la forme et les cils des oreillettes, les cils du limbe et des bords foliaires, la fragilité des épis, la longueur de leurs arêtes, se sont montrés intermédiaires. Pour la plupart des caractères, les hybrides *Aegilocalé* étaient nettement différenciés des *Aegilotricum*.

Le pollen de toutes les F' était stérile ; ni les autofécondations, ni les rétro-croisements avec *Aegilops*, *Secale* et *Triticum* n'ont donné de graines.

En 1927, LEIGHTY et SANDO (576) ont réalisé un hybride combiné, *Aegilotricale* fertile : (*A. ventricosa* X *T. turgidum*) X *Secale cereale*.

Le croisement donna deux plantes à chaumes pubescents à l'endroit de l'insertion de l'épi ; il s'agissait donc bien certainement d'hybrides. Remarquons que *A. ventricosa* X *Seigle* est stérile alors que *Aegilotricum* X *Secale* s'est montré fertile ; il est donc possible, par la voie d'une hybridation complexe, de combiner indirectement chez un même individu des caractères qui ne se laissent pas combiner directement.

III. — QUELQUES THÉORIES CYTOLOGIQUES

Déjà, au cours des pages précédentes, nous avons mentionné et esquissé certaines théories cytologiques expliquant les allures plus ou moins anormales des diverses générations issues des croisements **interspécifiques** ; citons, e. a., les théories de KIHARA (combinaisons fertiles et stériles, groupes d'accroissement et de diminution), RAUM, THOMPSON (noyaux de « restitution »), WATKINS. Les anomalies plus profondes constatées après certains croisements **interspécifiques** *Triticum* X *Triticum* et après des croisements **intergénériques** *Triticum* X *Secale*, *Aegilops* X *Triticum*, *Aegilops* X *Secale*, ont donné lieu à tout un ensemble d'interprétations, que, dans un but d'unité, j'ai préféré réunir en un paragraphe spécial.

Hybrides interspécifiques et intergénériques intermédiaires, fertiles, fixés. — Amphidiploïdie.

Nous avons déjà signalé précédemment l'apparition, à la suite de croisements Froment X *Seigle* (1) et *Aegilops* X Froment (2), d'hybrides intermédiaires, fixés, fertiles. TSCHERMAK a été le premier à les faire connaître ; il a étudié e. a., un hybride **intergénérique** *Aegilotricum* (*Aegilops* X *Triticum*) (59⁸), et un hybride **interspécifique** *T. turgidovillosum* (*T. turgidum* X *T. vil-*

(1) Cf., p. 162.

(2) Cf., p. 169.

losum) (1) (473 à 474²), tous ceux intermédiaires, stables (2) et fertiles. TSCHERMAK a proposé, comme interprétation de ces nouveaux hybrides, sa théorie de l'*amphidiploïdie*.

Soit un croisement *interspécifique* ou *intergénérique* entre deux géniteurs à nombre chromosomique différent ; les noyaux diploïdes de leurs cellules somatiques renferment, respectivement, $2m$ et $2n$ chromosomes et les noyaux haploïdes de leurs gamètes (grains de pollen et oosphère) auront nt et n chromosomes. Au moment de la formation des zygotes (œufs fécondés) F', les chromosomes des noyaux des gamètes mâles et femelles restent *séparés* et au lieu de former des zygotes diploïdes $2mn$, ils produiront des œufs fécondés $m + n$, *dihaploïdes* et donneront naissance à des plantes F' *dihaploïdes*. Celles-ci formeront des gamètes mâles $m + n$ et des gamètes femelles $m + n$, au lieu de gamètes à nombre chromosomique réduit et les zygotes qui vont donner les F' seront donc $2m + 2n$, *di-diploïdes* ou *amphidiploïdes* (3).

Si le croisement se fait entre espèces à nombres chromosomiques identiques ($2m + 2m'$), les gamètes parentaux seront m et m' , le zygote F', $m + m'$, les cellules sexuelles F', $(m + m') + (m + m')$ et les zygotes F', $2m + 2m'$.

C'est ainsi que les F', F², etc. de l'hybride *turgidovillosum*, issu de *T. turgidum* ($n = 14$) X *T. villosum* ($n = 7$), ont comme formule chromosomique $28 + 14$, soit 42, à la suite des combinaisons suivantes : géniteurs, 28×14 ; gamètes, $14 + 7$; zygotes F' et cellules somatiques F', $14 + 7$ (*di-haploïdes*) au lieu de 21 ; gamètes F', (δ $14 + 7$) + (γ $14 + 7$) ; zygotes F' et cellules somatiques F', $28 + 14$ (*amphidiploïdie*). Il y a donc apparence de *diploïdie*, alors qu'en réalité, il ne s'agit que d'une addition (*di-haploïdie*) de deux lots chromosomiques haploïdes, dans les gamètes ($m + n$), de deux lots diploïdes ($2nt + 2n$), dans les cellules somatiques. *Descriptivement*, on peut donc parler du nombre *haploïde* parental doublé chez les gamètes F' et du nombre *diploïde* parental doublé chez les zygotes F' et les cellules somatiques de l'hybride ; sexuellement, ces hybrides sont di-haploïdes, *végétativement*, di-diploïdes.

Cette théorie de l'*addition* explique la *non-réduction* du nombre diploïde parental lors de la formation des gamètes F', ainsi que la *luxuriance de végétation* de ces séries *amphidiploïdes* ; d'autre part, l'appariement ne pouvant se faire qu'à l'intérieur de chaque garniture parentale, elle rend compte aussi de la conservation de la *fertilité* à travers une longue série de générations. Enfin, les *génômes* des deux géniteurs, se trouvant côte à côte, sont et restent indépendants, ce qui explique la *fixité*, la constance de l'hybride.

La théorie permet de définir la composition cytologique (voir le tableau p. 178) des plantes issues de *retrocroisements* des hybrides intermédiaires avec l'un ou l'autre géniteur et de croisements de ces mêmes hybrides avec une autre espèce ou avec un autre hybride *interspécifique* ou *intergénérique*.

(1) Voir note, page 169.

(2) La sixième génération (F⁶), composée de près de 1000 plantes, s'est montrée encore très homogène et identique à la F¹.

(3) C'est le dernier terme, proposé par les Russes LEWITSKY, BENETZKAIA et NAVASHIN, qui a prévalu.

Croisement	Gamètes parentales	Zygote F1	Gamètes F1	Zygote F
Hybride interspécifique ou intergénérique fertile x un des géniteurs	$(m + n) + n$ di-hapl. haploïde	$2m + n$ $m + 2n$ haplo-diploïde	$m + n$ di-haploïdes	$2m + 2n$ di-diploïde
id. X autre espèce	$(m + n) + p$ di-hapl. + haploïde	$m + n + p$ tri-haploïde	$m + n + p$ tri-haploïdes	$2m + 2n + 2p$ tri-diploïde
id. x autre hybr. interspécifique ou intergénérique				
a) un des géniteurs est le même	$(m + n) + (m + p)$ di-hapl. di-hapl.	$2m + n + p$ di-haplodiploïde	$m + n + p$ tri-haploïdes	$2m + 2n + 2p$ tri-diploïde
b) les deux géniteurs sont différents	$(m + n) + (p + q)$ di-hapl. di-hapl.	$m + n + p + q$ tétra-haploïde	$m + n + p + q$ tétra-haploïdes	$2m + 2n + 2p + 2q$ tétra-diploïde

La plupart des produits de **rétrocroisement** (F₂) d'hybrides *Tricale* (Froment du groupe *Spelta* X Seigle) obtenus par FLORELL (516-517) montraient de l'**haplodiploïdie** ($7 + 21 + 21$, soit 49 chromosomes). D'après TSCHERMAK, cette F₂ produirait, à côté de gamètes di-haploïdes, des gamètes simplement haploïdes, d'où formation, à la F₃, d'hybrides di-diploïdes intermédiaires constants, fixés, d'hybrides **haplodiploïdes** semi-intermédiaires et de plantes diploïdes normales, ressemblant au géniteur réemployé.

MEISTER (531) et TJUMIAKOV (54₁-54₂), sélectionneurs à la Station de recherches de Saratof (U. R. S. S.), signalèrent, en 1927, l'apparition d'hybrides intermédiaires, fixés, à la F₂ d'un croisement Froment X Seigle ; ils en donnèrent, plus tard, une description morphologique, sous le nom de *T. Secalotriticum Saratoviense* MEISTER. [Voir TJUMIAKOV, (542)].

L'étude cytologique de ces hybrides fut faite par LEWITSKY et BENETZKAIA (528-528^b) ; treize de ces hybrides, choisis dans des F₁, F₂ et F₃, comptaient exactement 56 chromosomes dans les noyaux de leurs cellules somatiques, soit la somme des nombres diploïdes des espèces parentales (42 X 14) et deux fois le nombre **chromosomique** somatique de la F₁ [2 X (21 + 7)].

Les auteurs, avec NAVASHIN, ont donné à ces formes intermédiaires, fixées et fertiles, le nom d'**amphidiploïdes**.

Ces formes sont généralement caractérisées par des anomalies dans le mécanisme des **cinèses réductionnelle** et **équationnelle**, qui préparent la constitution des cellules sexuelles, anomalies que nous avons déjà bien souvent passées en revue, précédemment : présence d'univalents isolés entre les masses polaires (27 — 2 — 27 ; 26 — 4 — 26 ; 25 — 6 — 25), noyaux de « reconstitution », chromosomes irrégulièrement dispersés le long du fuseau, éliminations de chromosomes, noyaux additionnels, etc.

Très important est le fait de l'absence d'appariements entre chromosomes, donc *l'absence de réduction* ; ce refus de conjuguer attire d'autant plus l'attention que toutes les conditions militant en faveur d'un appariement sont présentes, sous forme de deux garnitures diploïdes normales de chromosomes **homologues**. Nous avons donc à faire ici à une certaine « incompatibilité génétique », ou à des influences extérieures aux chromosomes, par exemple une **influence** exercée par le protoplasme maternel sur le noyau d'un autre genre, qui y pénètre. En tout cas, observons ici un bel exemple montrant comment des différences locales insignifiantes peuvent provoquer, à l'intérieur d'une cellule, des changements importants dans les processus cytologiques.

Quant à l'origine même de cette **amphidiploïdie**, LEWITZKI et BENETZKAIA mentionnent trois possibilités : 1° « Tétraploïdie » **gemmaire** ou **sectoriale** (1) ; 2° Dédoublément chromosomique du **génôme** somatique diploïde dans l'oosphère fécondé qui va donner la F₁ (2) (c'est la théorie de TSCHERMAK, qui a

(1) Cette théorie a été proposée par NEWTON et PELLEW pour expliquer le nombre chromosomique de *Primula Kewensis* (1926) et par JOERGENSEN pour *Solanum Lycopersicum X luteum* (1928) (Journ. of Genet., 2g).

(2) Théorie de WINGE (1917), admise par CLAUSEN et GOODSPEED pour *Nicotiana glutinosa X N. Tabacum* (1925) (Genetics 10), par ICHIJIMA pour *Fragaria bracteata X F. Heleri* (1926) (Genetics, 11) et par TSCHERMAK et BLEIER pour *Aegilotriticum* (1926).

été exposée ci-dessus) ; 3°) Fusion, à la F¹, de deux gamètes à garniture chromosomique somatique (1), par suite de non-appariement et de l'inclusion, à la division I., de tous les univalents dans une membrane nucléaire commune (« noyaux de reconstitution », cf. p. 150), avec formation, après la division II, non d'une tétrade, mais d'une simple diade, à gros grains de pollen. Aucune de ces trois hypothèses ne semble pouvoir être invoquée, les deux premières à cause de l'absence d'amphidiploïdes (hybrides intermédiaires fertiles) à la F¹, la dernière parce qu'on ne trouve, dans chaque cellule de la diade, qu'une partie de la garniture *Triticum* et *Secale* ; la formation de « noyaux de reconstitution », lors de la division de ces noyaux défectifs, ne peut donc reconstituer une garniture somatique complète dans les grains de pollen de la F¹. D'après les deux auteurs russes, la question reste ouverte.

C'est aussi l'avis de WINGE (482²), en ce qui concerne la plupart des hybrides intermédiaires fixés, e. a. les *Aegilotriticum* et *T. turgidovillosum* (2).

Cependant HEINZ VON BERG (405³), ayant soumis à une étude morphologique approfondie les chromosomes de *Triticum turgidum*, de *T. villosum* et de leur hybride intermédiaire, conclut que les mensurations effectuées lui ont permis de distinguer, avec une très grande probabilité, les deux garnitures contenues dans le nouveau lot haploïde de *T. turgidovillosum* ; cela et l'étude attentive de la cinèse réductionnelle prouverait l'exactitude de la conception de TSCHERBAK des additions chromosomiques.

Un amphidiploïde morphologiquement analogue aux hybrides intermédiaires de Saratov fut signalé, en 1931, par LEBEDEV (522⁴), dans une F² de T X S ; il accusait un % de grains de pollen normaux de 78.4 et une fertilité de 38 %. La même année, quelques plantes très fertiles de la F¹ (dépassant 46 fois la fertilité moyenne de la F¹) donnèrent, en F², une descendance presque exclusivement amphidiploïde (2 n = 56), avec quelques hypo-amphidiploïdes (2 n

53 55) (3). Il s'agissait donc d'une apparition massale d'hybrides intermédiaires homozygotes, due, d'après LEBEDEV, à un développement apogamique (4), sans division réductionnelle, développement qui est une caractéristique génotypique de la F¹, due aux formes de *Triticum* entrant dans la combinaison. Ce qui paraît militer en faveur de cette conception, c'est l'indéhiscence des anthères et le très haut degré de stérilité du pollen (5).

KATTERMANN (525⁵), dans un travail récent (1934), examine, lui aussi, (voir LEWITSKY et BENETZKAJA), les divers processus qui peuvent donner naissance aux amphidiploïdes : 1°) Dédoublément chromosomique somatique

(1) Théorie de KARPECHENKO pour *Raphanobrassica* (1927) (*Hereditas*, g).

(2) Ainsi que *Aesculus carnea* (*A. hippocastanus* X *pavia*), *Spartina Townsendii*, (*S. stricta* X *alternifolia*), *Primula Bulleyana* X *Beesiana*, etc.

(3) Ces nombres aberrants seraient dus au fait que tous les chromosomes ne se clivent pas à la division équationnelle.

(4) Sans fécondation.

(5) ZALENSKY et DOROSHENKO (546) ont compté 1 grain de pollen normal sur 203000 et THOMPSON (545) a observé que, sur 500 grains, 4 seulement se coloraient au mélange fuchsine-ac. lactique.

(= Tétraploïdie gemmaire ou sectoriale de LEWITSKY et BENETZKAJA), qu'il estime impossible chez les hybrides intermédiaires *Triticum-Secale* ; 2° Développement apogamique de l'œuf, à la F' (Thèse défendue aussi par LEWITSKY et BENETZKAJA) ; 3° Fusion de gamètes possédant le nombre diploïde (somatique) de chromosomes (processus qui ne pourrait être qu'infiniment rare, vu la non-déhiscence des anthères et la nécessité de la rencontre fortuite d'un grain de pollen à nombre chromosomique non-réduit et d'une gamète femelle qui serait dans les mêmes conditions cytologiques) ; 4° Théorie de KIHARA, de la formation d'amphidiploïdes en trois étapes : a) Formation de l'hybride F' : *Triticum* (génôme AA BB CC) X *Secale* (génôme DD), donnant les gamètes ABC X D et la F', A B C D ; b) Rétrocroisement de cette F' avec *Triticum* : F' (génôme A B C D) X *Triticum* (génôme AA BB CC), donnant les gamètes non-réduites AB CD X ABC et l'hybride heptaploïde F', AA BB CC D ; c) Rétrocroisement de cet hybride heptaploïde F' avec *Secale* : F' (génôme AA BB CC D) X *Secale* (génôme DD), avec formation de gamètes de « reconstitution » (Cf. p. 150), AA BB CC D X D, donnant un individu F' octoploïde, amphidiploïde, AA BB CC DD ; 5° Combinaison de deux gamètes, non réduites quant aux chromosomes *Secale*, d'une plante F' heptaploïde ($2n = 49$) ; 6° Rétrofécondation de l'hybride F' simultanément par du pollen *Triticum* et *Secale* : une oosphère non-réduite A B C D (cas pas très rare) X à la fois par du pollen A B C (*Triticum*) et D (*Secale*), donnant une F', AA BB CC DD. KATTERMANN a commencé des essais dans ce sens. Faisons remarquer que la production d'hybrides interspécifiques (ou intergénériques) intermédiaires fixés et fertiles (amphidiploïdes) pourrait être intéressante au point de vue économique.

Enfin, BRIEGER a développé encore une autre théorie pouvant interpréter l'apparition d'hybrides intermédiaires, fertiles, constants, celle de la *parthénogénèse par croisement*. Lors de la réunion de deux gamètes étrangères l'une à l'autre, il peut arriver qu'une seule des deux se développe en un embryon, la garniture chromosomique de l'autre gamète étant éliminée ; c'est par une excitation particulière ou par une disharmonie quelconque entre le noyau et le cytoplasme que se forme une F' haploïde. BRIEGER appelle ce phénomène, une *pseudoparthénogénèse génasthénique (1) par croisement*. Malgré la fécondation, il ne se forme ainsi, à la F', qu'un *haplonte* à demi-garniture chromosomique, soit *maternelle* (développement parthénogénétique de la garniture gainétique ♀) ou *paternelle* (développement parthénogénétique du lot chromosomique de la gamète g) . D'où formation de « *pseudohybrides* » constants *matroclins* (*Gynogénèse* de BRIEGER) ou *patroclins* (*Androgénèse* de BRIEGER), avec possibilité d'une modification plasmogène. Ceux-ci, à la suite d'une division *maturative* sans réduction, pourront donner des gamètes typiquement haploïdes et, à la F', par la fusion des gamètes haploïdes en un zygote diploïde, des individus donnant une descendance régulière, ressemblant *cytologiquement* à un des géniteurs.

(1) Asthénie des gènes. — TSCHERMAK, partisan lui aussi de cette théorie, l'a appelée « *pseudoparthénogénèse géophysique* ».

De nombreux cas *intermédiaires* sont naturellement possibles : des disjonctions partielles, avec addition chromosomique partielle, entre la **disjonction** normale et l'addition complète des chromosomes tous univalents ; des additions chromosomiques partielles, avec **génasthénie** partielle, entre l'addition chromatique totale accompagnée de **pseudoparthénogénèse** pure et la **génasthénie** complète d'une des deux garnitures chromatiques ; la **génasthénie** partielle des deux lots chromosomiques, entre la **pseudoparthénogénèse** pure et la stérilité complète.

Le processus réductionnel et l'hérédité. — Théorie de L. A. Sapehin.

SAPEHIN, L. A. (453-453), ayant croisé entre elles deux lignées pures de Froment, dont l'une accusait toujours de grandes irrégularités dans la division des cellules-mères polliniques, alors que l'autre lignée était très normale à ce point de vue, observa que les individus de la F' montrèrent tous des divisions **réductionnelles** normales et que, à la F₂, il se faisait une ségrégation de ce caractère. Il conclut de ce fait que les différences dans les processus **réductionnels** sont de nature *factorielle* : elles dépendent de facteurs dominants, que **SAPEHIN** appelle « organisateurs » de gènes et de facteurs récessifs, qui sont des « désorganiseurs » de gènes. Ces facteurs régissent, par conséquent, l'apparition de gamètes diploïdes, les additions chromosomiques et toutes autres anomalies dans les divisions nucléaires.

Hérédité de l'index d'irrégularité. — **SAPEHIN**, ayant suivi, pendant plusieurs années, une lignée de *T. vulgare*, sélectionnée à la station expérimentale d'Odessa, constata que d'année en année il s'y produisait diverses anomalies au cours des **cinèses réductionnelles**. Après un croisement de cette lignée avec deux autres à **cinèses** absolument normales, il observa, à la F', quant au caractère « index (%) d'irrégularité », la ségrégation suivante :

Index d'irrégularité	Nombre de plantes	Index d'irrégularité	Nombre de plantes
0-4	44	30-34	2
5-9	12	35-39	3
10-14	6	40-44	1
15-19		45-49	1
20-24	4	50-54	1
25-29	5	55-59	1
		60-64	1

SAPEHIN rapproche cette ségrégation de celle des caractères dits « **quantitatifs** ». Il ajoute cependant que *le milieu* peut modifier considérablement cet index ; c'est ainsi que l'influence de la *température* ne peut être niée : en 1930, par temps froid, cet index n'était que de 5.17 %, alors qu'en 1929, année normale, il s'étendait de 9 à 60 % ; il variait aussi (de 9 à 35 %) d'après la place occupée par les cellules dans l'anthere et encore d'après que le matériel