

LA NUTRITION MINÉRALE DES PHANÉROGAMES PARASITES ET DES GREFFES. INTÉRÊT DE CES PLANTES COMME MATÉRIEL D'ÉTUDE

PAR Danielle SCHEIDECKER

(Laboratoire de Physiologie végétale de la Sorbonne).

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	308
LA NUTRITION MINÉRALE DES PHANÉROGAMES PARASITES	308
A. — LES LIENS HÔTE-PARASITE. NATURE ANATOMIQUE ET PHYSIOLOGIQUE	308
B. — LA COMPOSITION MINÉRALE DES PHANÉROGAMES PARASITES	310
1) <i>Les faits connus</i>	310
a) Holoparasites	310
b) Hémiparasites	311
2) <i>Possibilités d'interprétation</i>	313
3) <i>Discussion des résultats</i>	314
4) <i>Orientation possible et intérêt de recherches ultérieures</i>	315
LA NUTRITION MINÉRALE DES GREFFES	315
I. — CONSÉQUENCES DE L'OPÉRATION DE GREFFAGE. EFFETS MÉCANIQUES	315
A. — <i>Réalisation de la soudure. Structure anatomique du bourrelet</i>	315
B. — <i>Effet du bourrelet cicatriciel sur la répartition des éléments chimiques à l'intérieur des greffes</i>	316
1) <i>Les faits connus</i>	316
2) <i>Interprétation et discussion des résultats</i>	320
3) <i>Orientation possible et intérêt de recherches ultérieures</i>	322
II. — INFLUENCES RÉCIPROQUES DU PORTE-GREFFE ET DU GREFFON SUR LA COMPOSITION MINÉRALE DES PARTENAIRES DE LA GREFFE	322
A. — <i>Les faits connus</i>	323
1) <i>La composition minérale du greffon. Influence du porte-greffe</i>	323
2) <i>La composition minérale du greffon. Indépendance à l'égard du porte-greffe</i>	329
3) <i>La composition minérale du porte-greffe. Variations provoquées par l'association avec le greffon</i>	331
B. — <i>Interprétation et discussion des résultats. Intérêt et orientation possible de recherches ultérieures</i>	331
BIBLIOGRAPHIE	334

INTRODUCTION

Normalement, les plantes supérieures puisent les éléments par l'intermédiaire de leurs racines, dans un sol ou une solution nutritive. Les racines peuvent cependant être relayées par d'autres organes dans leur rôle d'absorption et il arrive qu'un organisme vivant joue le rôle de milieu nutritif.

Il en est ainsi pour les Phanérogames parasites et les greffes. Les recherches faites sur leur nutrition minérale — sans préjuger de leur intérêt propre — apportent une contribution intéressante pour l'étude de certains problèmes généraux : ceux que posent l'absorption et le transport des éléments en fonction des voies qu'ils peuvent emprunter et ceux du rôle respectif du système racinaire et des organes aériens dans leur pénétration et leur accumulation.

LA NUTRITION MINÉRALE DES PHANÉROGAMES PARASITES

A. — LES LIENS HÔTE-PARASITE.
NATURE ANATOMIQUE ET PHYSIOLOGIQUE

La nature des relations entre l'hôte et le parasite n'est pas la même pour les hémiparasites chlorophylliens et pour les holoparasites presque totalement dépourvus de chlorophylle. Les premiers prélèvent essentiellement dans les tissus de leur hôte de l'eau et des substances minérales. Leurs propres racines paraissent incapables de subvenir à leurs besoins. Ce déséquilibre entre les possibilités du système racinaire et les exigences de l'appareil aérien serait à l'origine du parasitisme des Rhinanthoïdées et même peut-être, de l'avis de certains auteurs, de celui des Phanérogames en général (KOSTYTSCHEW, 1922). Les seconds, n'ayant plus qu'une activité photosynthétique insignifiante, empruntent à leur hôte les substances élaborées dont ils ne peuvent plus assurer la synthèse.

Les Phanérogames parasites offrent une gamme continue de formes partant des espèces normalement pourvues de chlorophylle pour aboutir à celles qui n'en contiennent plus que des traces infimes.

Dans la seule sous-famille des Rhinanthoïdées on trouve tous les intermédiaires allant des *Euphrasia* et des *Odontites* dont le chevelu racinaire peut encore — en cas de nécessité — assurer la survie autotrophe, jusqu'à des genres sud-africains comme les *Harveya* et les *Hyo-banche* dont les feuilles sont si réduites qu'ils sont amenés à puiser chez leur hôte la plus grande partie des substances organiques qu'ils ne peuvent plus synthétiser. Les maillons intermédiaires de la chaîne correspondent

à des genres (*Rhinantus*, *Pedicularis*, *Melampyrum*, *Bartsia*, etc.) qui sont incapables de subvenir seuls à leurs besoins en eau, mais dont la photosynthèse est aussi active que celle de leur hôte (KOSTYTSCHEW, 1924). Il faut enfin mentionner les genres dont la forme de parasitisme change au cours du développement, comme les *Toxija* et les *Striga*, qui se comportent en holoparasites en début de cycle et en hémiparasites un peu plus tard (HÄRTEL, 1959). On retrouve chez les Loranthacées une série de formes comparable.

Le caractère des relations physiologiques entre l'hôte et le parasite conditionne des modes de liaison anatomiques différents. Les plantes supérieures parasites plongent dans les tissus — racines, tiges ou branches — de leur hôte des organes d'absorption particuliers, suçoirs ou haustoria. Il ne convient pas de discuter ici de leur origine anatomique, de leur différenciation et du détail de leur organisation. On a montré depuis longtemps que l'origine anatomique de ces organes n'est pas la même que celle des racines (LECLERC DU SABLON, 1887 ; FRITSCHÉ, BOUILLENNE-WALRAND et BOUILLENNE, 1958).

Ce qu'il faut retenir des études faites dans ce domaine peut se résumer ainsi (d'après HÄRTEL, 1956 et 1959) :

1° Chez les hémiparasites, en règle générale, le contact s'établit entre les vaisseaux du xylème de l'hôte et du parasite. Les suçoirs du parasite pénètrent dans les vaisseaux de l'hôte ou se collent étroitement à eux. Il peut y avoir passage de la sève brute par l'intermédiaire de cellules vivantes du suçoir ou soudure directe des vaisseaux après résorption des parois. Dans le second cas, on a un type d'union comparable à celui qui se réalise entre porte-greffe et greffon ; on en trouve de bons exemples chez les Loranthacées.

2° Chez les holoparasites, en règle générale, l'union se fait par l'intermédiaire du phloème et non plus du xylème.

3° Il existe des formes de liaison anatomique hôte-parasite mixtes ou exceptionnelles.

a) Quand une espèce holoparasite a des besoins en eau très importants, l'union des vaisseaux du bois peut venir compléter l'union des tissus libériens. C'est le cas des *Rafflesia*, holoparasites extrêmes dont les fleurs exigent de grandes quantités d'eau.

b) Habituellement le parasite ne puise pas d'eau dans le parenchyme de l'hôte. Il arrive cependant qu'il le fasse :

α) quand l'hôte est une Monocotylédone (ex. : *Loranthus sphaerocarpus* sur *Dracaena*) ;

β) quand l'hôte est une plante succulente (ex. : *Viscum minimum* sur les Euphorbes succulentes).

Quelle que soit la forme anatomique de l'union réalisée, les processus mis en jeu par les Phanérogames parasites pour absorber l'eau et les substances dissoutes dans les tissus de leurs hôtes sont analogues à ceux qui assurent l'absorption normale par voie radiculaire. Les plantes

supérieures parasites pourvues de feuilles transpirent généralement plus activement que leurs hôtes. La pression osmotique est généralement plus élevée dans les tissus des parasites ; ceci est vrai surtout pour les organes de succion (HÄRTEL, 1937, 1941, 1956 et 1959 ; SCHMUCKER, 1959). Mises à part les observations dont on dispose sur la valeur des forces de succion, on sait peu de choses sur la physiologie cellulaire des zones de contact hôte-parasite. Il semblerait que la perméabilité cellulaire y soit plus élevée qu'ailleurs (THATCHER, 1942).

B. — LA COMPOSITION MINÉRALE DES PHANÉROGAMES PARASITES

1) LES FAITS CONNUS

On ne dispose que de données extrêmement fragmentaires et déjà anciennes.

a) *Holoparasites.*

NICOLOFF (1923) a analysé des plantes entières de l'*Orobanche ramosa* vivant sur le *Nicotiana tabacum* et de la *Cuscuta europaea* vivant sur le *Sambucus edulus*. Les éléments ont été dosés aussi dans des plants de Tabac sains et parasités et des branches de Sureau avec feuilles et fleurs. La teneur en cendres est toujours plus élevée chez l'hôte (Orobanche : 9,3 pour 100 de la matière sèche ; Tabac parasité : 16,3 pour 100 ; Tabac sain : 16,7 pour 100 ; Cuscute : 5,1 pour 100 ; Sureau : 9,7 pour 100). L'Orobanche contient moins d'azote ($N = 1,58$ g pour 100 de matière sèche) que les échantillons de Tabac analysés ($N = 2,16$ pour le Tabac parasité et 2,17 pour le Tabac sain). On ne trouve pas de différence entre la teneur en azote de la Cuscute et celle de l'échantillon de Sureau étudié. Les deux parasites sont plus riches en phosphore que leurs hôtes respectifs. Les résultats relatifs aux trois principaux cations sont rassemblés au tableau I. Si la teneur en potassium de l'Orobanche est sensiblement la même que celle du Tabac, la Cuscute est nettement plus riche en potassium que l'échantillon de Sureau analysé. L'Orobanche et la Cuscute contiennent vingt à quarante fois moins de calcium que les plantes-hôtes ; elles sont quatre à cinq fois plus pauvres en magnésium.

Ces résultats ne semblent guère pouvoir être complétés que par ceux rapportés par BORESCH (1935, cité par ANSLAUX, 1958). Ils sont rassemblés au tableau I. Les plantes-hôtes sont toujours beaucoup plus riches en calcium que les parasites. Pour le potassium et le magnésium les différences sont moins nettes et peuvent changer de sens suivant les plantes envisagées.

TABLEAU I

Phanérogames holoparasites.
Teneurs en potassium, calcium et magnésium.

Parasite	Hôte	Teneur exprimée en m. eq. pour 100 g de matière sèche				Équilibre exprimé pour cent de la somme des cations				Auteurs
		K	Ca	Mg	Σ (K+Ca+Mg)	K	Ca	Mg	Σ (K+Ca+Mg)	
<i>Orobanche ramosa</i>	<i>Nicotiana tabacum</i>	74	4,7	8,9	87,6	84	10	6	100	NICOLOFF, 1923
<i>Cuscuta europaea</i>	<i>Sambucus edulus</i>	56,5	2,4	10,5	69,4	81	4	15	100	»
<i>Lathraea squamaria</i>		48,9	2,2	30,7	81,8	60	3	37	100	BORESCH, 1935, cité par AN-SIAUX.
<i>Orobanche gracilis</i>		29,2	9	3,2	41,4	70	22	8	100	»
<i>Orobanche muteli</i>		54,1	8,2	1,8	64,1	84	13	3	100	»
<i>Orobanche ramosa</i>	<i>Nicotiana tabacum</i>	57	2,1	11,8	70,9	80	3	17	100	»
<i>Cuscuta europaea</i>		102,3	5,7	10,1	110,1	87	5	8	100	»
<i>Cuscuta europaea</i>		95,6	9,3	10,9	115,8	83	8	9	100	

b) *Hémiparasites.*

NICOLOFF (1923) a donné une analyse du *Loranthus europaeus*. On dispose de quelques chiffres relatifs à la teneur en cendres de certaines Rhinantoïdées. À ces exceptions près, il semble que seule la composition minérale du Gui ait été étudiée, par GRANDEAU et BOUTON (1877), COUNELER (1889), NICOLOFF (1923) et quelques auteurs de la fin du XIX^e siècle, cités par HÄRTEL (1959).

On sait ainsi que certaines Rhinantoïdées ont des teneurs en cendres très élevées (*Melampyrum pratense* : 18,9 pour 100 de la matière sèche ; *Melampyrum nemorosum* : 19,2 pour 100 ; *Thesium alpinum* : 24 pour 100 ; résultats de STAHL, 1900, cités par HÄRTEL, 1959). Chez le *Viscum album* et le *Loranthus europaeus* la teneur en cendres est très variable suivant les échantillons, tantôt plus élevée, tantôt plus faible que celle des branches de l'hôte.

Dans les échantillons de Gui analysés par GRANDEAU et BOUTON, la teneur en azote est très variable en fonction des plantes-hôtes. Ceux analysés par NICOLOFF sont plus riches en azote que leur hôte. Il en est de même pour le *Loranthus europæus*.

D'après l'ensemble des résultats compilés par HÄRTEL, les feuilles et les tiges du *Viscum album* et du *Loranthus europæus* sont toujours plus riches en phosphore que les branches — saines ou parasitées — des plantes-hôtes.

L'écart entre l'hôte et le parasite est très variable ; il peut y avoir jusqu'à cinq fois plus de phosphore dans la tige du parasite que dans celle de l'hôte.

Le tableau II rassemble les résultats de NICOLOFF (1923) et certains résultats de GRANDEAU et BOUTON (1877) relatifs aux teneurs en potassium, calcium et magnésium du *Viscum album* et du *Loranthus europæus*. Si on compare ces teneurs à celles des branches-hôtes, on constate que le parasite est toujours plus riche en potassium et souvent plus riche en magnésium. Il est toujours plus pauvre en calcium. Les résultats plus nombreux compilés par HÄRTEL permettent de représenter graphiquement le rapport entre les teneurs en potassium, calcium et magnésium des tiges du parasite et celles des branches parasitées de l'hôte (fig. 1). Dans la plupart des cas étudiés, les tiges du Gui contiennent environ deux fois moins de calcium que les branches de l'hôte.

TABLEAU II

Phanérogames hémiparasites.
Teneurs en potassium, calcium et magnésium.

Parasite	Hôte	Teneurs exprimées en m. eq. pour 100 g de matière sèche				Équilibre exprimé pour cent de la somme des cations				Auteurs
		K	Ca	Mg	Σ (K+Ca+Mg)	K	Ca	Mg	Σ (K+Ca+Mg)	
<i>Viscum album</i> (tiges)	<i>Populus</i> sp.	11,9	40,4							GRANDEAU et BOUTON, 1877.
»	<i>Robinia</i> sp.	7,2	34,6							»
»	<i>Abies</i> <i>alba</i>	20,5	30,4	19	69,9	29	44	27	100	»
<i>Viscum album</i> (tiges + feuilles)	<i>Malus</i> sp.	47,2	24	15,8	87	54	28	18	100	NICOLOFF, 19
<i>Loranthus</i> <i>europæus</i> (tiges)	<i>Quercus</i> sp.	18,3	19,6	10,5	48,4	38	40	22	100	»

On ne sait pratiquement rien quant aux teneurs en oligoéléments, tout au moins rien qui soit à peu près sûr. D'après des résultats de HOFFMANN (1943), cité par HÄRTEL (1959), le Gui accumulerait d'importantes quantités de manganèse.

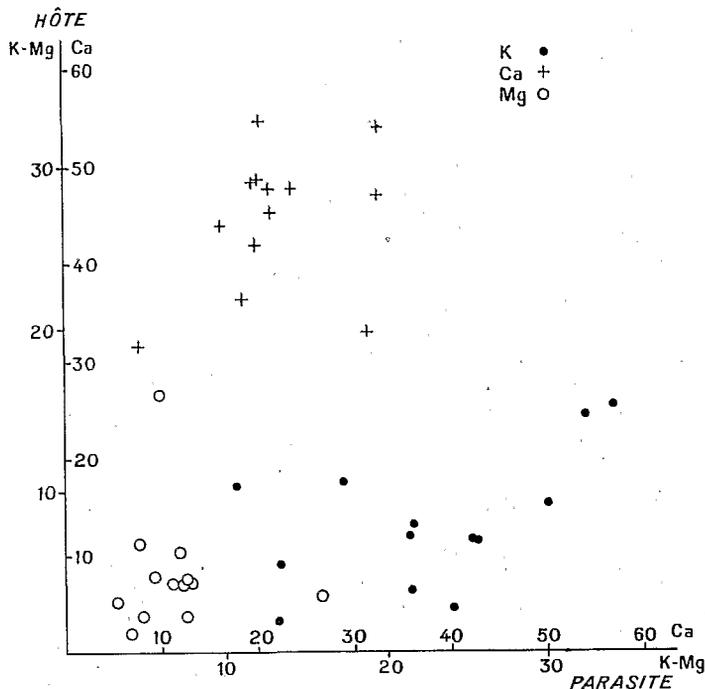


Fig. 1. — Relation entre les teneurs en potassium, calcium et magnésium du Gui et de ses hôtes.

Résultats exprimés en grammes pour cent des cendres, d'après le tableau dressé par O. HÄRTEL, 1959.

Il s'agit pour le Gui, des teneurs dans la tige ou dans la plante entière, et pour l'hôte des teneurs dans la branche parasitée.

2) POSSIBILITÉS D'INTERPRÉTATION

L'interprétation de ces données demande beaucoup de prudence. Peu d'espèces ont été analysées et ces analyses sont très anciennes. Les comparaisons qu'elles permettent entre l'hôte et le parasite sont bien aléatoires. La nature même des plantes en cause rend le problème d'échantillonnage très ardu. Les recherches faites jusqu'à présent ne donnent guère la possibilité de comparer des organes homologues et de même âge. Les feuilles et les tiges du parasite ont parfois été analysées séparément, mais jamais encore on ne s'est préoccupé de séparer les feuilles par catégories d'âge, jamais non plus les différents organes des

branches de l'hôte n'ont été étudiés séparément. HÄRTEL a souligné les difficultés d'interprétation qui résultent de ces imprécisions ; VON TUBEUF (1890) en était déjà conscient.

3) DISCUSSION DES RÉSULTATS

En dépit de toutes les réserves qu'il convient de faire, on peut retenir quelques faits intéressants.

Les holoparasites se distinguent par :

a) une teneur globale en éléments inorganiques plus forte que celle de l'hôte ;

b) une extrême pauvreté en calcium ;

c) une relative pauvreté en magnésium ;

d) un rapport $K/(Ca + Mg)$ exceptionnellement élevé, pouvant atteindre 6,7 (résultats exprimés en m. eq.).

Les hémiparasites :

a) semblent avoir dans certains cas une teneur globale élevée en éléments inorganiques, aussi bien en valeur absolue que par rapport à leur hôte ;

b) tendent à accumuler en plus grande quantité que leur hôte, les éléments facilement mobiles (phosphore, potassium, magnésium) ;

c) sont plus pauvres que leur hôte en calcium ; mais l'écart hôte-parasite est ici beaucoup moins important que pour les holoparasites ; le rapport $K/(Ca + Mg)$ (exprimé en m. eq.) ne dépasse pas 1,2.

MOLLIARD (1912 et 1913) avait déjà noté les particularités de la composition élémentaire et la pauvreté en calcium des galles, de certains fruits ou tubercules et des Phanérogames holoparasites. Il avait ébauché une tentative d'interprétation fondée sur l'absence d'activité chlorophyllienne dans les organes en cause. Mais il faut noter aussi qu'il s'agit d'organes ou de plantes dont la transpiration est très réduite et dont l'alimentation en eau et en substances dissoutes doit généralement être assurée par d'autres voies que le courant de sève ascendant circulant dans le xylème. ANSIAUX (1958) l'a déjà rappelé.

Nous avons vu qu'il n'existe habituellement pas de connexions vasculaires entre les holoparasites et leurs hôtes. Or, il semble bien que la circulation du calcium soit très difficile par d'autres voies que celles des vaisseaux (BIDDULPH et coll., 1958 et 1959). Le cas des holoparasites confirmerait ce qu'on a observé ailleurs.

Si certaines de ces plantes se contentent de si petites quantités de calcium — de l'ordre de 2 m. eq. pour 100 grammes de matière sèche — sans manifester de symptômes létaux de carence, il faut probablement en chercher la raison plutôt dans leur structure anatomique que dans leur activité physiologique. Le calcium tendrait à ne plus jouer chez elles qu'un rôle d'oligoélément, comme chez les Champignons.

Elles n'en utiliseraient plus que très peu pour le maintien de leur architecture cellulaire.

Entre les hémiparasites et leurs hôtes, par contre, existent en règle générale des connexions vasculaires. Le Gui — pratiquement seul étudié — a une teneur en calcium de l'ordre de vingt à quarante m. eq. pour cent grammes de matière sèche, c'est-à-dire une teneur considérablement plus élevée que celle des holoparasites. S'il est plus pauvre en calcium que ses hôtes, sans doute faut-il en chercher la raison dans une union imparfaite entre son système vasculaire et celui de l'hôte. Ce n'est là qu'une hypothèse.

4) ORIENTATION POSSIBLE ET INTÉRÊT DE RECHERCHES ULTÉRIEURES

Les recherches sur la nutrition minérale des Phanérogames parasites sont à peu près complètement abandonnées depuis de longues années. Elles n'ont évidemment aucune application pratique immédiate. Des études bien conduites dans ce domaine ne manqueraient cependant pas d'intérêt. Il faudrait d'abord vérifier les observations et les analyses existantes et les étendre à d'autres espèces. Il faudrait rechercher les corrélations susceptibles d'exister entre la teneur en calcium des parasites, la structure anatomique de la liaison hôte-parasite et la nature des voies empruntées par la circulation des sèves. Il serait intéressant enfin de préciser les besoins en calcium des holoparasites et le rôle que cet élément joue chez ces plantes.

LA NUTRITION MINÉRALE DES GREFFES

I. — CONSÉQUENCE DE L'OPÉRATION DE GREFFAGE. EFFETS MÉCANIQUES DU BOURRELET CICATRICIEL

A. — RÉALISATION DE LA SOUDURE. STRUCTURE ANATOMIQUE DU BOURRELET

La soudure entre les partenaires d'une greffe ne se fait pas directement, mais s'opère entre les tissus néoformés. On ne reviendra pas ici sur ce point, déjà traité dans une publication antérieure (SCHEIDECKER, 1961). La structure anatomique de la zone de soudure varie considérablement d'une greffe à l'autre. Elle dépend de l'espèce ou des espèces en jeu, de l'âge ou du stade de développement des plantes au moment de l'opération, ainsi que de la technique de greffage choisie. La différenciation d'éléments conducteurs au sein du bourrelet cicatriciel et l'établissement

des connexions vasculaires détermineront en grande partie les conséquences physiologiques de l'opération.

Dans certains cas, l'union anatomique définitive entre les partenaires peut être quasi parfaite, la zone de soudure ne constituant plus alors un obstacle mécanique. Dans d'autres cas, la présence du bourrelet cicatriciel peut introduire une gêne permanente dans la circulation des sèves.

Il convient d'ajouter que les perturbations de l'économie de l'eau chez les greffes ne dépendent pas uniquement du bourrelet. L'équilibre entre les capacités d'absorption et d'utilisation est rompu au moment du greffage et se rétablit plus ou moins bien suivant les combinaisons.

B. — EFFETS DU BOURRELET CICATRICIEL
SUR LA RÉPARTITION DES ÉLÉMENTS CHIMIQUES
A L'INTÉRIEUR DES GREFFES

Seules les autogreffes permettent d'étudier dans des conditions convenables le rôle que peut jouer la présence du bourrelet dans la répartition des éléments inorganiques à l'intérieur des greffes. Quand on réunit par le greffage des espèces ou des genres différents, les conséquences mécaniques de l'opération ne sont plus seules à pouvoir intervenir pour modifier la circulation et l'accumulation de ces éléments par rapport aux témoins non greffés.

1) *Les faits connus.*

SCARASCIA VENEZIAN (1960) a étudié l'absorption et le transport du phosphore marqué chez des autogreffes de Haricots d'une même variété, dans les premiers jours suivant le greffage (greffage simple à l'anglaise au niveau du second entre-nœud sur plantes de vingt centimètres de haut environ). Deux jours après l'opération, sous l'influence du traumatisme, on observe une diminution de la vitesse d'absorption du phosphore marqué, qu'il s'agisse d'absorption normale par voie radiculaire ou d'absorption par voie foliaire ; très peu de phosphore marqué traverse la zone de contact par voie cytoplasmique, les connexions vasculaires n'étant pas encore rétablies. Un peu plus tard, on constate que le phosphore marqué passe beaucoup plus facilement des feuilles du greffon à la tige du porte-greffe (la quantité transportée est à peu près la même dans ce cas que pour des témoins non greffés) que des racines du porte-greffe aux feuilles du greffon.

BUKOVAC, TUKEY et WITTEW (1957) et BUKOVAC (1958) ont travaillé sur des autogreffes d'une même variété de Tomate. Ils ont montré que :

a) Si, quatre semaines après le greffage, on fait absorber par voie radiculaire à des Tomates greffées à l'anglaise, et âgées au moment de l'expérience de deux mois et demi, les isotopes suivants : ^{22}Na , ^{32}P ,

^{35}S , ^{36}Cl , $^{52-54}\text{Mn}$, $^{55-59}\text{Fe}$, ^{64}Cu , ^{65}Zn , ^{86}Rb , ^{89}Sr , ^{99}Mo et ^{140}Ba , la distribution de ces éléments 48 heures après leur apport est la même de part et d'autre de la soudure. Il n'y a aucune zone d'accumulation privilégiée, ni au-dessus, ni au-dessous, ni au niveau du bourrelet (sauf pour le chlore qui semble s'être accumulé préférentiellement dans les tissus les plus jeunes de la tige).

b) Si on greffe, apex sur apex, les tiges de deux pousses axillaires de deux pieds de Tomate, conservant chacun leurs racines et leur appareil végétatif, et si on apporte du calcium et du phosphore marqués aux racines de l'une ou l'autre plante, le phosphore traverse facilement le bourrelet de greffe et se retrouve jusque dans les jeunes fruits de la plante non traitée ; dans ces conditions en revanche, le transport du calcium est considérablement gêné (4.012 coups par minute dans la portion de tige appartenant à la plante traitée contre 58 coups dans la portion de tige correspondante de la plante non traitée, six jours après l'apport du calcium marqué).

c) Dans ces greffes par approche, quand on apporte du calcium marqué tantôt aux racines du porte-greffe, tantôt à celles du greffon, on constate que cet élément traverse le bourrelet sans difficulté dans le sens de la polarité normale. Son transport est orienté essentiellement vers les extrémités apicales. Il n'en passe que très peu dans le sens inverse.

d) Si on greffe en tête, sur des Tomates décapitées, des segments de tiges, en position normale et en position inversée, l'inversion des scions retarde considérablement la croissance. Quand on apporte aux racines des sujets du calcium marqué, le transport de cet élément à travers le bourrelet est fonction directe de la croissance, mais il n'y a pas de différence de radioactivité par unité de matière sèche d'un type de greffon à l'autre.

HOMÈS (1959) a greffé entre eux de jeunes plants de *Gossypium hirsutum* âgés de 35 jours et provenant de trois lots cultivés sur trois solutions nutritives différant entre elles par les proportions réalisées entre le potassium, le calcium et le magnésium à l'intérieur d'une somme constante (greffage en biseau au-dessus de la deuxième feuille). Toutes les combinaisons possibles ont été réalisées. Cet auteur a noté une accumulation de cations dans le sujet par rapport aux parties comparables des témoins et surtout une différence dans la répartition des éléments entre le sujet et le greffon. Le sujet est plus riche en calcium et plus pauvre en potassium que le témoin, et *vice versa* pour le greffon. Le tableau III rassemble quelques-uns des résultats de HOMÈS, relatifs aux greffes dont les deux partenaires proviennent de plantes élevées sur une même solution nutritive. On dispose de témoins au moment du greffage et au moment de la récolte des greffes ; il s'agit de fragments de plantes homologues à ceux choisis pour constituer le greffon et le sujet, mais prélevés sur des plantes non opérées. Pour la technique de greffage adoptée et dans les conditions de l'expérience, les comparaisons entre témoins et organes homologues des greffes sont probablement

TABLEAU III

Autogreffes de Gossypium hirsutum. Teneurs en cations (d'après J. L. HOMÈS, 1959).

Les résultats sont exprimés en m. eq. pour 100 grammes de matière sèche.

Témoin G = témoin prélevé au moment du greffage.

Témoin R = témoin prélevé au moment de la récolte des greffes.

Équilibres K, Ca, Mg dans la solution nutritive	Échantillons analysés		Greffon (ou organes homologues du témoin)				Porte-greffe (ou organes homologues du témoin)				Plante entière			
			K	Ca	Mg	K/(Ca+Mg)	K	Ca	Mg	K/(Ca+Mg)	K	Ca	Mg	K/(Ca+Mg)
K+Ca+Mg=100 K = 70 Ca = 15 Mg = 15	Greffes		119	78	32	1,08	81	150	33	0,44	102	110	32	0,72
	Témoin	G	82	79	32	0,74	82	89	31	0,68	82	85	31	0,71
		R	99	76	31	0,92	81	53	18	1,14	81	67	22	0,91
K+Ca+Mg=100 K = 15 Ca = 70 Mg = 15	Greffes		65	135	27	0,40	31	234	29	0,12	48	185	28	0,23
	Témoin	G	42	106	27	0,32	36	145	28	0,21	36	130	28	0,23
		R	33	152	26	0,19	26	99	16	0,23	26	129	22	0,17
K+Ca+Mg=100 K = 15 Ca = 15 Mg = 70	Greffes		76	52	56	0,70	40	133	74	0,19	60	89	64	0,39
	Témoin	G	49	69	67	0,36	45	67	94	0,28	45	69	84	0,29
		R	41	56	58	0,36	32	36	32	0,47	32	47	46	0,34

plus valables que les comparaisons entre les feuilles et les tiges du porte-greffe et du greffon, bien différentes par leur âge physiologique.

Des autogreffes de deux espèces très différentes de Tomate (*Lycopersicon racemigerum* Lange, la Tomate « Groseille rouge » et *Lycopersicon esculentum*, var. hort. « Mikado écarlate ») ont été réalisées et étudiées par SCHEIDECKER, BOULOUX-HARDY, GUÉNIN et BILLARD (1962). Les greffons, âgés d'une quinzaine de jours (comptés à partir du semis) ont été entés en fente au sommet de la tige principale, décapitée, des sujets âgés de neuf à onze semaines. Toutes les pousses axillaires ont été supprimées sur le greffon ; une seule a été conservée sur le porte-greffe. Cette pousse du sujet peut être valablement comparée au greffon. Les plantes ont été récoltées trois mois environ après le greffage. La composition minérale des tissus du greffon est peu différente de celle des tissus du sujet. Les feuilles et les tiges du porte-greffe sont légèrement plus riches en azote, en phosphore et en potassium (sauf en un cas, ces différences n'atteignent pas 10 pour 100). Il n'y a pas de différence sensible pour le soufre. Les tiges des scions sont plus pauvres en calcium que celles des témoins (écarts de 10 et 15 pour 100), et les feuilles un peu plus riches (écarts de 9 et 7 pour 100). Il en est de même pour le magnésium. Si on considère l'ensemble des tissus — tiges et feuilles réunies — c'est le greffon qui est plus riche en calcium que le porte-greffe. Si on calcule les proportions des différents éléments à l'intérieur des sommes équivalentaires, des anions d'une part, des cations d'autre part, on voit que les équilibres que traduisent ces chiffres sont identiques ou peu différents chez les scions et chez les sujets. La variation du rapport équivalentaire $K/(Ca + Mg)$, qui exprime d'une autre façon les observations énoncées plus haut, est la plus sensible pour les tiges des greffons « Mikado » (tableau IV).

Les autogreffes n'ayant aucun intérêt pratique en horticulture, très peu d'exemples d'autogreffes ont été étudiés chez les arbres fruitiers. SHANNON et ZAPHRIR (1958) ont réalisé des autogreffes du *Citrus jambhiri* et du *Poncirus trifoliata*. Mais seuls WALLACE, NAUDE, MUELLER et ZIDAN (1952) paraissent s'être préoccupés de l'influence éventuelle du bourrelet cicatriciel sur les teneurs en éléments des greffons chez les *Citrus*. D'après leurs travaux, et pour des greffes définitivement consolidées, la présence du bourrelet ne paraît pas modifier la composition minérale du scion.

Quelques autres résultats viennent compléter ceux de ces recherches. BUKOVAC (1958) et EVDOKIMOVA (1955) ont montré, en utilisant des éléments marqués, que la facilité et la vitesse de passage d'un partenaire à l'autre dépendent beaucoup des plantes en cause. Ce que confirme RAKHTEENKO dans le cas particulier des greffes spontanées de racines qu'on rencontre chez les arbres forestiers. GLOUCHTCHENKO et DROBKOV (1952, cités par BUKOVAC, 1957) ont constaté, en injectant du phosphore marqué à des greffes de Tomate ou de Morelle, une distribution inégale entre les partenaires et une légère accumulation au niveau du bourrelet.

TABLEAU IV

Autogreffes de deux espèces de Lycopersicum.
Teneurs en anions et en cations (d'après D. SCHEIDECKER et coll., 1962).

Les résultats sont exprimés en m. eq. pour 100 grammes de matière sèche.

Greffe	Organes analysés		NO ₃	PO ₄	SO ₄	K	Ca	Mg	K/(Ca+Mg)
<i>Lyc. racemigerum</i> sur <i>Lyc. racemigerum</i>	Greffon	Feuilles	293	32	46	72	359	59	0,17
		Tiges	208	29	17	105	193	33	0,46
	Porte-greffe	Feuilles	317	35	44	73	329	57	0,19
		Tiges	214	30	18	109	214	37	0,43
<i>Lyc. esculentum</i> sur <i>Lyc. esculentum</i>	Greffon	Feuilles	322	39	71	78	354	63	0,19
		Tiges	194	30	19	160	146	41	0,86
	Porte-greffe	Feuilles	320	42	71	83	329	60	0,21
		Tiges	204	38	21	164	171	47	0,75

On peut enfin citer ici, bien qu'elles n'aient trait qu'à des hétérogreffes, les observations de BELAVIN (1956) : quand on applique du phosphore marqué sur les racines latérales de pommiers greffés et francs de pied, on voit cet élément se répartir dans toutes les branches chez les premiers, alors que chez les seconds il reste localisé dans les branches correspondant directement aux racines traitées. KHVYJKA et BABICKY (1960) ne confirment pas ces résultats : le phosphore introduit dans les racines se retrouverait toujours dans toutes les branches.

2) *Interprétation et discussion des résultats.*

L'opération de greffage entraîne toujours un bouleversement plus ou moins profond des fonctions physiologiques. Comme on pouvait s'y attendre, on observe, dans les premiers temps qui suivent le greffage, des troubles de l'absorption, de la circulation et de l'accumulation des éléments : ralentissement de l'absorption 48 heures après l'opération, en rapport avec une diminution de l'activité métabolique générale, dans les expériences de SCARASCIA VENEZIAN; accumulation anormale de cations dans le sujet, dans les expériences de HOMÈS. Cet auteur met ce phénomène en rapport avec une teneur en eau plus élevée, avec l'effet de barrage que la zone de soudure paraît exercer chez ces greffes relativement jeunes et avec un « vieillissement » peut-être plus lent des

feuilles du sujet par rapport aux feuilles homologues du témoin non greffé (les porte-greffes utiliseraient les feuilles qui leur restent avec un maximum d'efficacité et ces feuilles resteraient donc fonctionnelles plus longtemps ; elles atteignent effectivement une taille plus importante que celle des feuilles du témoin).

Ce qui a le plus d'intérêt dans cet ensemble de faits, ce sont les informations qu'ils apportent sur les voies possibles de transport des éléments inorganiques et sur la facilité ou la difficulté que ceux-ci ont à les emprunter. L'étude des greffes confirme et complète les observations faites après section des vaisseaux et celles faites sur l'alimentation minérale des bourgeons ou des fruits : on sait que la sève brute peut contourner une lésion vasculaire limitée, en passant par les cellules du parenchyme, et que les éléments inorganiques peuvent suivre, plus ou moins facilement, la voie de la sève élaborée.

Les observations de SCARASCIA VENEZIAN, faites très tôt après le greffage, montrent qu'un peu de phosphore marqué peut traverser la blessure par voie cytoplasmique. Le fait qu'un peu plus tard le phosphore passe plus facilement dans le sens scion — sujet que dans le sens inverse conduit à penser que cet élément est facilement transporté avec la sève élaborée et incline à formuler l'hypothèse que, dans ce cas, la circulation libérienne se rétablit plus vite que les connexions vasculaires. Les résultats de BUKOVAC sur Tomates greffées par approche ou unies par les branches latérales, constituent d'autres exemples d'une circulation facile du phosphore par voie libérienne.

La répartition des cations dans les greffes de Cotonnier, étudiées par HOMÈS, tend aussi à indiquer un transport des éléments vers le greffon par voie non vasculaire, dans les premiers temps de l'union. En effet, toutes les expériences s'accordent pour établir que la circulation du calcium est très sérieusement entravée ou presque complètement bloquée dès que les éléments sont contraints d'emprunter une voie différente de la voie vasculaire (transport en sens inverse de la polarité normale, passage par voie cytoplasmique). Les travaux de BUKOVAC le démontrent bien. Par contre le transport de l'ion potassium, extrêmement mobile, ne semble en rien gêné par la rupture des connexions vasculaires. On le voit s'accumuler dans les greffes de Cotonnier de HOMÈS. La circulation du magnésium paraît se faire assez facilement par voie non vasculaire.

Si on considère non plus le cas d'autogreffes très récentes ou récentes, mais celui d'autogreffes consolidées, après reprise des connexions vasculaires, on voit que la zone de soudure peut ne plus exercer aucun effet de barrage à l'égard des éléments inorganiques même pour le moins mobile des macroéléments, le calcium. Les travaux de BUKOVAC et les nôtres, sur autogreffes de Tomates, sont en parfait accord sur ce point (sans doute la vascularisation du bourrelet est-elle plus rapide chez la Tomate que chez le Cotonnier). Les résultats de WALLACE et coll., sur les *Citrus*, conduisent à la même conclusion.

HOMÈS a indiqué une application pratique possible de son travail. Les greffons ou les sujets provenant de plantes élevées sur certaines des solutions nutritives essayées, assurent par la suite une meilleure croissance des greffes. On pourrait imaginer de préparer spécialement les plantes destinées à fournir des scions ou des porte-greffes, en leur apportant une alimentation minérale adaptée à leur rôle futur. Les meilleurs porte-greffes de HOMÈS avaient reçu une alimentation particulièrement riche en potassium par rapport au calcium et au magnésium ; peut-être en allait-il ainsi parce qu'ils étaient plus capables de fournir abondamment aux greffons, dans les premiers temps de l'union ce qu'ils pouvaient absorber le plus facilement. Ce n'est là qu'une hypothèse. Aucune étude n'a été poussée plus avant dans ce sens.

3) *Orientation possible et intérêt de recherches ultérieures.*

Il serait nécessaire de mener de front des études de migration d'éléments marqués et des études anatomiques de la zone de soudure. A notre connaissance, un tel travail, coordonnant les données physiologique et anatomique, n'a jamais été fait.

Les résultats relatifs à la circulation des éléments à travers la zone de soudure dans des autogreffes consolidées, après rétablissement des connexions vasculaires, sont limités à un nombre extrêmement réduit d'espèces et de cas. Bien qu'ils paraissent concordants, il y aurait intérêt à les compléter en les étendant à d'autres plantes et en réalisant des séries de greffes répondant à des exigences expérimentales rigoureuses (autogreffes — et aussi homogreffes — mixtes, conduites de manière à ce que le sujet porte des rameaux qui puissent être valablement comparés à ceux du greffon).

II. — INFLUENCES RÉCIPROQUES DU PORTE-GREFFE ET DU GREFFON SUR LA COMPOSITION MINÉRALE DES PARTENAIRES DE LA GREFFE

Dans les autogreffes, seules les conséquences directes de l'opération de greffage interviennent pour modifier la répartition des éléments chez les partenaires. Il n'en est plus de même dans les hétérogreffes : les greffons sont tributaires pour leur alimentation minérale d'organes d'absorption appartenant à une variété, à une espèce ou à un genre différent ; les racines des sujets sont contraintes d'assurer l'absorption des éléments pour des organes aériens appartenant en totalité ou en partie (suivant que la greffe est ordinaire ou mixte) à une variété, à une espèce ou à un genre différents, qui peuvent avoir des besoins différents. Dans la mesure où la part des perturbations purement traumatiques peut être faite, les diverses combinaisons réalisables dans les autogreffes paraissent à première vue

constituer un matériel de choix pour l'étude des facteurs internes qui déterminent la composition minérale de la plante dans un milieu donné. On peut espérer grâce à elles préciser ce qui, dans l'absorption et dans l'accumulation des éléments, dépend des caractéristiques propres du système racinaire, ce qui dépend de l'activité physiologique ou de la structure des parties aériennes et l'influence réciproque que les racines et les organes aériens exercent les uns sur les autres.

A. — LES FAITS CONNUS

A de rares exceptions près, toutes les recherches ont été faites sur des arbres fruitiers dont l'étude avait un intérêt pratique immédiat.

1) *La composition minérale du greffon. Influence du porte-greffe.*

Une constatation de valeur générale se dégage nettement de l'ensemble des résultats acquis : le porte-greffe exerce une influence sur la composition minérale du greffon. Dans des conditions de milieu identiques, un même greffon n'aura pas la même teneur en éléments sur tous les porte-greffes où il peut être enté.

L'influence du porte-greffe sur la nutrition minérale du scion a surtout été étudiée dans des cas de carence ou de toxicité ; il est en effet important du point de vue pratique, de savoir si le choix de certains sujets peut permettre d'améliorer les conditions de végétation des arbres sur certains sols mal équilibrés.

La question a été très étudiée pour le bore. Placées sur un même milieu nutritif, des espèces différentes en absorbent des quantités très différentes. Il semble que les plantes les plus sensibles à la présence d'un excès de bore dans le milieu soient aussi celles qui tendent à en absorber les plus grandes quantités. EATON et BLAIR (1935) ont réalisé des greffes réciproques de l'*Helianthus tuberosus* et de l'*Helianthus annuus* d'une part, du *Citrus limon* et du *Severinia buxifolia* d'autre part. Le Topinambour et le Citronnier, placés dans les mêmes conditions que les deux autres espèces en cause, absorbent plus de bore et sont moins tolérants à l'égard d'excès de bore dans le milieu. Quand le Tournesol est greffé sur le Topinambour ses tissus sont nettement plus riches en bore que quand il se trouve sur ses propres racines (1.470 p. p. m. dans les feuilles âgées contre 936 p. p. m.). Inversement, quand le Topinambour est greffé sur le Tournesol, ses tissus sont nettement plus pauvres en bore que quand il se trouve sur ses propres racines (711 p. p. m. dans les feuilles âgées, contre 1.520 p. p. m.). Des résultats comparables ont été obtenus avec le *Citrus limon* et le *Severinia buxifolia*.

Après ROY (1943), HAAS (1945₁) a montré que chez les agrumes la teneur en bore des feuilles et des écorces de fruit varie nettement

en fonction du sujet. Ces résultats ont été confirmés par ceux de EMBLETON, LABANAUSKAS et BITTERS (1962). HANSEN (1948 et 1955), travaillant sur des greffes d'arbres fruitiers de la famille des Rosacées, souligne l'influence décisive du porte-greffe sur la teneur en bore des tiges et des feuilles des scions. Parmi les plantes étudiées, c'est l'Amandier qui absorbe le moins de bore et fournit le sujet déterminant la plus grande résistance de la greffe à la toxicité du bore. Pour une teneur en bore de 2 p. p. m. dans le milieu, les feuilles du Prunier d'Agen contiennent 69 p. p. m. de bore quand il est enté sur l'Amandier contre 103 p. p. m. quand il est greffé sur le Pêcher (var. « Shalil »). Pour une teneur en bore de 5 p. p. m. dans le milieu, les feuilles de l'Amandier (var. « Sans pareil ») contiennent 72 p. p. m. de bore quand il est greffé sur lui-même et 130 p. p. m. quand il est enté sur le Pêcher (var. « Shalil ») ; les feuilles du Pêcher (var. « Elberta ») contiennent 51 p. p. m. de bore sur l'Amandier, 191 p. p. m. sur le Pêcher (var. « Shalil ») et 152 p. p. m. sur l'Abri-cotier.

Le problème du comportement des arbres fruitiers à l'égard des eaux ou des sols salés a également préoccupé beaucoup les chercheurs et les a incités à préciser l'influence du porte-greffe dans la résistance à la salinité. COOPER, GORTON et OLSON (1952) ont monté un dispositif expérimental permettant d'étudier l'action combinée de doses croissantes de chlorures de sodium et de calcium d'une part, et de bore d'autre part, sur l'aspect et la composition minérale de jeunes greffes d'agrumes. En ce qui concerne le bore, leurs résultats sont en accord avec les précédents : quel que soit le traitement envisagé, les feuilles sont plus riches en bore sur le Mandarinier (*Citrus reticulata*, var. « Cléopâtre »). L'action du porte-greffe sur l'accumulation du chlore dans le greffon est particulièrement nette : sauf pour les traitements où on apporte 3 et 6 p. p. m. de bore en l'absence de chlorures, les feuilles des greffons (*Citrus sinensis*, var. « Valencia » et *Citrus paradisi*, var. « Shary red ») contiennent environ deux fois plus de chlore sur le Bigaradier (*Citrus aurantium*) que sur le Mandarinier. L'influence du sujet se fait sentir aussi sur les teneurs des feuilles du greffon en calcium, potassium et magnésium. Un autre travail de COOPER et GORTON (1952) a montré que la teneur en chlore des feuilles du Pomélo (*Citrus paradisi*, var. « Shary red »), enté sur vingt sujets différents, peut varier, en fonction du porte-greffe, de 12 à 99 m. eq. pour 100 grammes de matière sèche, pour les traitements avec apport de chlore et de 2 à 25 m. eq. pour les témoins. Une étude ultérieure de GORTON, COOPER et PEYNADO (1954) a complété et confirmé ces résultats.

HAYWARD, LONG et UHVITS (1946) ont suivi, en culture sur sable, pendant cinq ans, des greffes du Pêcher var. « Elberta » sur les Pêchers var. « Shalil » et var. « Lovell », alimentées avec des solutions nutritives contenant des doses croissantes d'ions Cl^- ou SO_4^{--} . L'influence du sujet sur la composition des feuilles du greffon n'a été sensible que pour le chlore, le potassium et le calcium.

BERNSTEIN, BROWN et HAYWARD (1956) ont étudié le comportement à l'égard de la salinité (NaCl et CaCl_2) d'autres arbres fruitiers de la famille des Rosacées, entés sur différents porte-greffes (Pêcher, Amandier, Prunier et Abricotier sur leurs sujets courants dans les vergers commerciaux). Ces auteurs, comme les précédents, ont noté une nette influence du porte-greffe sur l'accumulation du chlore, dans les différents organes du scion. On retrouve le même phénomène chez les Avocats (EMBLETON, MATSUMURA, STOREY et GARBER, 1962), où la nature du sujet modifie de plus significativement la teneur des feuilles du greffon en azote, phosphore, potassium, calcium et magnésium.

· AVENT (1957) a étudié l'action du porte-greffe chez les Pommiers dans des cas de carence en potassium.

Ces travaux, plus ou moins limités à des milieux nutritifs bien particuliers, ont conduit à des recherches d'une portée plus générale. HAAS (1945) a cherché à établir dans quelle mesure, chez les agrumes, le sujet a une influence sur la composition minérale du greffon pour d'autres éléments que le bore qu'il venait d'étudier. Il a analysé des feuilles de l'Oranger var. « Valencia » enté sur trente porte-greffes différents et a mis en évidence l'influence importante du sujet sur l'accumulation de l'azote, du phosphore, du soufre, du potassium, du calcium et du magnésium dans le greffon (tableau V). HAAS (1948) a complété ces résultats un peu plus tard par des observations sur des greffes d'agrumes dont les partenaires avaient été sélectionnés de façon à éliminer au maximum l'interférence des différences individuelles. SMITH, REUTHER et SPECHT (1949) ont trouvé des différences significatives en fonction du porte-greffe, entre les teneurs des feuilles et tous les éléments dosés, à l'exception du sodium, chez des greffons d'Oranger var. « Valencia », entés sur six porte-greffes différents ; ces greffes étaient cultivées dans des conditions de sol et de climat favorables. Ils ont remarqué que les teneurs en oligoéléments varient beaucoup plus en fonction du sujet que les teneurs en macroéléments (tableau V, amplitude maxima de la variation pour le fer et le zinc : 100 pour 100, pour le manganèse et le cuivre : 65 pour 100).

WALLACE, NAUDE, MUELLER et ZIDAN (1952) ont étudié non seulement l'influence du porte-greffe sur la composition minérale des agrumes, mais encore la nature de cette influence. Ils ont établi les faits suivants :

a) Certaines différences dans la composition minérale des greffons sont nettement imputables à l'effet du porte-greffe. Elles sont indépendantes de la nature du greffon.

La teneur en potassium des feuilles des greffons est par exemple, toujours plus élevée sur le Pomélo (de l'ordre de 42 m. eq. pour 100 grammes de matière sèche, moyenne calculée pour sept greffons différents) que sur le Citronnier sauvage (*Citrus jambhiri*) ou le Bigaradier (de l'ordre de 26 m. eq.).

Les compensations habituelles à l'intérieur de la somme des cations

Teneurs en éléments des
Amplitude maxima des différences

Auteurs	Greffons	Porte-greffes	N
F. M. EATON et G. Y. BLAIR, 1935.	<i>H. annuus</i> .	<i>H. annuus</i> ; <i>H. tuberosus</i> .	
	<i>H. tuberosus</i> .	»	
A. R. C. HAAS, 1945 ₁ .	<i>C. sinensis</i> , var. « Valencia ».	<i>Poncirus trifoliata</i> ; <i>C. sinensis</i> ; <i>C. aurantium</i> ; <i>C. paradisi</i> .	
A. R. C. HAAS, 1945 ₂ .	<i>Id.</i>	30 porte-greffes différents.	30 %
P. F. SMITH et coll., 1949.	<i>Id.</i>	6 porte-greffes différents	10-15 %
W. C. COOPER et coll., 1952.	<i>Id.</i>	<i>C. aurantium</i> ; <i>C. reticulata</i> .	
	<i>C. paradisi</i> , var. « Shary red ».	»	
W. C. COOPER et B. S. GORTON, 1952.	<i>Id.</i>	13 porte-greffes différents.	
A. WALLACE et coll., 1952.	<i>C. sinensis</i> , var. « Valencia » (feuilles de 7 jours).	<i>Poncirus trifoliata</i> ; <i>C. sinensis</i> ; <i>C. jambhiri</i> ; <i>C. paradisi</i> .	11 %
	<i>C. sinensis</i> , var. « Valencia » (feuilles de 6 mois).	»	8 %
	<i>C. sinensis</i> , var. « Valencia » (feuilles de 12 mois).	»	7 %
A. WALLACE et coll., 1953.	<i>C. limon</i> , var. « Eureka ».	<i>Poncirus trifoliata</i> ; <i>C. aurantium</i> ; <i>C. sinensis</i> ; <i>C. limon</i> ; <i>C. paradisi</i> .	59 %
B. S. GORTON et W. C. COOPER, 1954.	<i>C. paradisi</i> , var. « Webb red blush ».	<i>C. aurantium</i> ; <i>C. reticulata</i> .	
C. J. HANSEN, 1955.	<i>A. communis</i> , var. « Sans pareil ».	<i>A. communis</i> ; <i>P. vulgaris</i> , var. « Lovell » et « Shalil ».	
	<i>P. vulgaris</i> , var. « Elberta ».	<i>A. communis</i> ; <i>P. vulgaris</i> , var. « Lovell » et « Shalil » ; <i>Arm. vulgaris</i> .	
L. M. SHANNON et J. ZAPHRIR, 1958	<i>C. jambhiri</i> .	<i>Poncirus trifoliata</i> ; <i>C. jambhiri</i> .	
	<i>Poncirus trifoliata</i> .	»	
D. BLANC et J. BROSSIER, 1962.	<i>P. communis</i> , var. « Passe-crassane ».	9 <i>Cydonia</i> différents.	
	<i>P. communis</i> , var. « Williams ».	»	

N. S. = Non significatif, × = Amplitude calculée sur les moyennes de différents traitements ou de différents prélève-

V

feuilles du greffon.
en fonction du porte-greffe.

P	S	Cl	K	Ca	Mg	Na	Fe	B	
								44 %	
								80 %	
								56 %	
46 %	37 %		53 %	41 %	55 %				
10-15 %			10-15 %			N. S.	100 %		
		60 %	21 %	10 %		8 %		25 %	×
		63 %	25 %	10 %		35 %		33 %	×
		164 %	64 %	59 %	104 ¼	104 %			×
19 %			9 %	28 %	28 %				
13 %			35 %	13 %	67 %				
17 %			52 %	18 %	83 %				
							50 %		×
	14 %	105 %	24 %	16 %	17 %				
								53-133 %	×
								62-149 %	×
			N. S.	22 %			10 %		
			N. S.	80 %			40 %		
			26 %	16 %	31 %				×
			19 %	24 %	39 %				×

ments.

ne se font pas toujours dans le même sens : la faible teneur en potassium est compensée par une teneur élevée en magnésium sur le Citronnier sauvage et par une teneur élevée en calcium sur le Bigaradier.

b) Les différences observées ne peuvent être mises en relation avec la production de fruits.

c) Dans les autogreffes, chez les arbres adultes, le bourrelet cicatriciel n'a pratiquement aucune influence sur les teneurs en éléments du greffon.

d) Certaines des différences décelées dans les feuilles et imputables à la nature du sujet, se retrouvent dans les fruits.

e) La teneur en potassium des très jeunes feuilles est beaucoup moins tributaire de la nature du porte-greffe que celle des feuilles plus âgées (tableau V).

f) Les résultats obtenus sur sol, en verger, ne sont pas les mêmes que ceux obtenus en aquiculture. Sur solution nutritive, le Pomélo n'absorbe et n'accumule pas plus de potassium que les autres espèces analysées, bien au contraire.

WALLACE, NORTH et FROLICH (1953) ont complété ce travail par l'étude des greffes de Citronnier (*Citrus limon* var. « Eureka ») sur cinq porte-greffes différents. Ces greffes ont été cultivées en pots, sur des sols différant par leur pH et leur teneur en azote.

La teneur en fer dans les feuilles du greffon varie à la fois en fonction du pH du sol et en fonction du porte-greffe. A pH 5, par exemple, la teneur en fer des feuilles du Citronnier est de 197 p. p. m. sur le *Citrus aurantium* et de 58 p. p. m. sur le *Poncirus trifoliata*. La teneur en azote varie considérablement en fonction du porte-greffe. Si on compare les moyennes des différents traitements elle est de 3,03 pour 100 d'azote pour 100 grammes de matière sèche sur le Bigaradier et de 1,65 pour 100 sur l'Oranger trifolié.

BLANC-AICARD et BROSSIER (1962) ont comparé, à une même époque de l'année, les teneurs en potassium, calcium et magnésium des feuilles du Poirier var. « Williams » et du Poirier var. « Passe-Crassane » greffés sur une même gamme de Cognassiers et plantés dans des conditions de sol et de milieu nettement différentes. En valeur absolue, les teneurs semblent dépendre avant tout du milieu de culture (sol et climat). Mais l'influence du porte-greffe apparaît nettement quand on considère les proportions relatives des trois cations majeurs : si on calcule le rapport $K/(Ca + Mg)$, on remarque qu'à deux exceptions près, les neuf sujets testés se classent dans le même ordre de rapport croissant quel que soit le type de sol, le climat et la nature du greffon.

Le tableau V donne quelques indications sur l'amplitude maxima de variation des teneurs en éléments dans les feuilles du greffon, en fonction du porte-greffe, d'après quelques-uns des résultats des auteurs cités.

2) *La composition minérale du greffon.*
Indépendance à l'égard du porte-greffe.

La composition minérale du greffon n'est cependant pas déterminée seulement par la nature du porte-greffe. Dans des conditions de milieu identiques, des greffons différents entés sur un même sujet n'auront pas les mêmes teneurs en éléments. On pourrait être tenté de dire qu'ils conservent une certaine « individualité ».

Le tableau VI dont la conception est analogue à celle du précédent, donne quelques indications sur l'amplitude maxima de variation des teneurs en éléments des feuilles de greffons différents entés sur un même porte-greffe, d'après quelques-uns des résultats des auteurs cités.

Dès 1935, EATON et BLAIR ont attiré l'attention sur le fait que les rapports sujet-scion sont plus complexes que certaines expériences mettant en relief l'action du porte-greffe ne tendent à le suggérer. Ils donnent l'exemple de greffes de Noyers : quand le *Juglans regia* var. « Payne » et le *Juglans regia* var. « Eureka » sont greffés sur le *Juglans californica* var. « Hindsii » les feuilles de la variété « Payne » sont toujours nettement plus pauvres en bore que celles de la variété « Eureka ».

Les analyses faites par HAAS (1945) sur des greffes d'agrumes montrent que :

a) Quel que soit le porte-greffe, les feuilles du Citronnier var. « Eureka » sont toujours plus riches en magnésium que celles de l'Oranger var. « Navel ».

b) Le porte-greffe n'exerce pas toujours son influence dans le même sens sur des greffons différents : le *Citrus paradisi* var. « Marsh » et le *Citrus sinensis* var. « Navel » sont toujours plus riches en calcium sur le *Citrus aurantium* que sur le *Citrus sinensis*. C'est le contraire qui se produit pour le *Citrus limon* var. « Eureka ».

Les observations de WALLACE et coll. (1952) ont amené également ces auteurs à la conclusion que chez les agrumes, l'influence exercée par le porte-greffe est modifiée par la nature du greffon.

COOPER et coll. (1952) ont remarqué que chez les *Citrus* l'accumulation du chlore dans les greffons paraît dépendre essentiellement du sujet ; il n'en est pas de même pour le sodium dont le taux d'accumulation paraît déterminé par la nature du greffon. BERNSTEIN et coll. (1956) ont confirmé, pour les arbres fruitiers de la famille des Rosacées, que la réponse des greffes à la salinité dépend en grande partie de la nature des greffons.

Les résultats de SHANNON et ZAPHRIR (1958) font aussi apparaître la relative indépendance des greffons du *Citrus jambhiri* et du *Poncirus trifoliata* par rapport à leur sujet.

On peut examiner enfin sous cet angle certains des chiffres donnés par BLANC-AICARD et BROSSIER (1962). Les greffons du Poirier « Wil-

TABLEAU VI

Teneurs en éléments des feuilles du greffon.
Amplitude maxima des différences
entre greffons différents entés sur un même porte-greffe.

Auteurs	Porte-greffes	Greffons	Cl	K	Ca	Mg	Na	Fe	B
F. M. EATON et G. Y. BLAIR, 1935.	<i>J. Californica</i> , var. « Hind- siii ».	<i>J. regia</i> , var. « Payne » et « Eureka ».							37 % ×
A. R. C. HAAS, 1945b.	<i>C. sinensis</i> .	<i>C. limon</i> , var. « Eureka » ; <i>C. sinensis</i> , var. « Na- vel » ; <i>C. pa- radisi</i> , var. « Marsh ».		72 %	58 %	50 %			×
	<i>C. aurantium</i> .	»		28 %	46 %	72 %			×
W. C. COOPER et coll., 1952.	<i>C. reticulata</i> , var. « Cléopâ- tre ».	<i>C. sinensis</i> , var. « Valencia » ; <i>C. paradisi</i> , var. « Shary red ».	2 %	8 %	9 %		71 %		10 % ×
	<i>C. aurantium</i> .	»	5 %	12 %	9 %		30 %		3 % ×
A. WALLACE et coll., 1952.	<i>C. jambhiri</i> .	<i>C. jambhiri</i> ; <i>C. sinensis</i> , var. « Valencia » ; <i>C. paradisi</i> , var. Marsh.		45 %		4 %			
	<i>C. sinensis</i> .	»		35 %		11 %			
	<i>C. paradisi</i> .	»		57 %		19 %			
L. M. SHANNON- J. ZAPHRIR, 1958.	<i>C. jambhiri</i> .	<i>C. jambhiri</i> ; <i>Poncirus tri- foliata</i> .		21 %	88 %			37 %	
	<i>Poncirus trifolia- ta</i> .	»		24 3/4	131 %			7 %	
D. BLANC et J. BROSSIER, 1962.	<i>Cydonia C₁₆L₂</i> .	<i>P. communis</i> , var. « Wil- liams » et var. « Passe-Cras- sane ».		20 %	20 %	27 %			
	<i>Cydonia C₁₀₉2</i> .	»		29 %	33 %	8 %			
	<i>Cydonia C₁R</i> .	»		26 %	8 %	8 %			

× = Amplitude calculée sur les moyennes de différents traitements ou de différents prélèvements.

liams » et du Poirier « Passe-Crassane » entés sur un même Cognassier, et cultivés dans les mêmes conditions (domaine de l'INRA) n'ont pas les mêmes teneurs en potassium, calcium et magnésium.

3) *La composition minérale du porte-greffe.*
Variations provoquées par l'association avec le greffon.

Il semble qu'on ne sache presque rien sur ce point. La presque totalité des recherches faites sur la nutrition minérale des hétérogreffes porte sur des greffes ordinaires d'arbres fruitiers. Dans ce cas le sujet ne conserve, outre ses racines, qu'une portion de tronc.

Quelques analyses de racines ont été faites. Elles ne permettent pas de comparer l'action éventuelle de greffons différents sur la teneur en éléments des racines du porte-greffe.

Seules, les greffes de Tournesol et de Topinambour, étudiées par EATON et BLAIR (1935) étaient des greffes mixtes, le porte-greffe ayant conservé un rameau. Seul le bore a été dosé dans ces plantes. Les feuilles du rameau du sujet Tournesol portant un greffon Topinambour sont plus riches en bore (868 et 930 p. p. m.) que des feuilles comparables du Tournesol non associé au Topinambour (575 et 684 p. p. m.).

B. — INTERPRÉTATION ET DISCUSSION DES RÉSULTATS.

INTÉRÊT ET ORIENTATION POSSIBLE DE RECHERCHES ULTÉRIEURES

Le comportement des greffes illustre bien les conceptions actuelles sur l'absorption et l'accumulation des éléments dans la plante entière.

Indépendamment de la nature des mécanismes mis en jeu au niveau des membranes radiculaires, on voit de plus en plus clairement que ce n'est pas une sélectivité de l'absorption au niveau des racines qui détermine seule — ou même pour la plus grande part — la composition minérale des organes aériens. Des travaux récents n'obéissant pas aux mêmes préoccupations à l'origine, mais aboutissant par des voies expérimentales différentes à des conclusions analogues, viennent de souligner cette indépendance des organes aériens par rapport au comportement des racines (BLANC-AIXARD, 1962 ; MENGEL, 1962).

Les greffes peuvent fournir d'élégants exemples du rôle respectif des racines et des parties aériennes dans la détermination de la composition minérale de la plante.

Leur interprétation cependant demande beaucoup de précautions. L'action du facteur « greffe » doit bien entendu d'abord être isolée de celle de l'ensemble des facteurs du milieu. Il n'y a pas là de difficulté majeure. Les recherches sur la nutrition minérale des greffes sont pour la plupart récentes et réalisées de manière à remplir cette condition.

Il est plus délicat de dissocier les différents mécanismes impliqués

dans l'action réciproque qu'ont les partenaires de la greffe, l'un vis-à-vis de l'autre.

Comme WALLACE et coll. (1952) l'ont d'ailleurs déjà rappelé, l'action des sujets sur la composition minérale du greffon est loin de ne dépendre que des capacités différentes d'absorption ou d'échange de leur système racinaire (WALLACE et SMITH, 1955). La part de l'influence éventuelle du bourrelet cicatriciel étant faite, il faut tenir compte encore de la vitesse de transport des éléments (BUKOVAC, WITTWER et TUKEY, 1958), de la répartition des racines dans le sol, du taux de croissance et de vigueur des différents organes et de leurs rapports, du taux de transpiration et des synthèses qualitativement ou quantitativement différentes de substances organiques. Seuls certains des effets observés doivent finalement être attribués aux caractéristiques physiologiques propres des racines. D'après COOPER et GORTON (1952) et BERNSTEIN et coll. (1956), il semble bien que ce soit le cas de l'accumulation de chlore dans les greffons. La nature de l'action que le greffon exerce sur l'absorption et le transport des éléments par le sujet est peut-être encore plus complexe et surtout plus mal connue. L'amplitude des variations de teneurs en éléments dépendant du sujet d'une part, du greffon d'autre part, est trop variable d'une expérience à l'autre pour qu'il soit possible d'apprécier, même très approximativement, l'importance relative de l'influence de chacun des partenaires (sauf pour le chlore dont l'accumulation, comme nous venons de le voir, paraît déterminée essentiellement par le porte-greffe, et pour le sodium dont l'accumulation est surtout fonction du greffon).

Si on trouve souvent dans les travaux existants le souci d'une critique serrée des faits tendant à dissocier les différents phénomènes en jeu, si bien des observations ouvrent des perspectives pleines d'intérêt, peu de tentatives sérieuses ont été faites pour préciser la nature des processus métaboliques responsables.

L'une de ces tentatives a été faite par WALLACE et coll. (1952). Ces auteurs — comme nous l'avons vu — ont établi que le *Citrus paradisi*, quand il est cultivé en terre, est plus riche en potassium et induit une teneur en potassium plus élevée chez les greffons qu'il porte que le *Citrus jambhiri* et le *Citrus aurantium*. Ceci n'est plus vrai quand le *Citrus paradisi* est cultivé en aquiculture : dans ce cas, il n'est pas plus riche en potassium que les autres *Citrus* étudiés. Ceci peut s'expliquer si on admet qu'il s'agit d'une interaction entre les colloïdes du sol et les ions H^+ présents sur les surfaces racinaires. Une faible concentration d'ions H^+ à la surface des racines favoriserait l'absorption du potassium par rapport à celle des autres cations. Ce phénomène ne peut pas se retrouver en aquiculture, en l'absence de colloïdes. La concentration en ions H^+ à la surface des racines serait en relation avec le taux de respiration. Le taux de respiration racinaire du *Citrus paradisi* a été mesuré et est effectivement plus faible que celui des autres espèces envisagées. Le métabolisme du greffon peut exercer un effet très net sur les teneurs en sub-

strats respiratoires de la racine. On peut supposer que les racines de Pomélo qui respirent lentement respireront encore plus lentement quand le greffon appartiendra à la même espèce. Les mesures de respiration n'ont pas été faites dans ce cas, mais effectivement sur sol, ce sont les autogreffes de *Citrus paradisi* qui sont les plus riches en potassium.

Les différences au niveau de l'absorption radiculaire ne sont pas toujours imputables à des phénomènes d'échange. Les différences observées par EATON et BLAIR (1935), par exemple, dans l'absorption du bore, sont les mêmes sur sol et en aquiculture.

Ce sont probablement les recherches axées sur l'indépendance relative du greffon à l'égard de son porte-greffe — et son influence éventuelle sur lui — qui ont le plus d'intérêt théorique. Il semble qu'elles soient susceptibles de permettre de préciser l'intervention des mécanismes actifs et du métabolisme des parties aériennes dans l'absorption et l'accumulation des éléments.

Nous avons vu que dans les greffes de Topinambour sur Tournesol étudiées par EATON et BLAIR (1935), la présence du greffon Topinambour entraîne un enrichissement en bore du rameau laissé sur le porte-greffe. Il ne peut s'agir là d'un effet de barrage exercé par le bourrelet cicatriciel. Une partie du bore trouvé dans le rameau du Tournesol pourrait y avoir été transporté à partir des feuilles du greffon Topinambour, espèce où le bore se trouverait sous des formes plus mobiles que chez le Tournesol. Du bore pourrait parvenir de la même manière jusqu'aux racines et cette modification de la concentration en bore des cellules radiculaires changerait à son tour le taux d'absorption. Il ne s'agit là que d'hypothèses formulées par les auteurs, hypothèses qui pourraient aujourd'hui se vérifier par l'emploi d'éléments marqués.

Il est probable que les greffes pourront fournir à l'avenir un bon matériel pour l'étude du rôle respectif et des influences réciproques des racines et des parties aériennes dans l'absorption et l'accumulation des éléments. A condition toutefois, de disposer de gammes complètes — hétérogreffes, autogreffes et même homogreffes — et surtout de greffes mixtes. En effet, les rameaux du sujet sont souvent de meilleurs témoins que les plantes franches de pied, dont il est presque toujours impossible d'avoir des exemplaires vraiment comparables aux greffes, du fait de décalages inévitables dans la croissance et le développement. Il faudrait enfin s'adresser à des greffes de plantes annuelles ou de plantes vivaces jeunes, chez lesquelles certaines interférences ont beaucoup de chances d'être moins importantes que pour des arbres fruitiers adultes (différence de vigueur, de croissance, différence dans la production de fruits, etc.). L'intérêt de l'emploi d'éléments marqués est évident.

+⁺

Indépendamment des connaissances qui restent à acquérir sur leur propre nutrition, les Phanérogames parasites et surtout les greffes

semblent constituer un matériel expérimental intéressant et peu exploité pour l'étude des problèmes généraux de nutrition minérale (absorption et accumulation). Ceci justifierait une reprise des recherches orientées en ce sens chez les Phanérogames parasites, recherches presque totalement abandonnées depuis longtemps, et des études dégagées de toute préoccupation pratique immédiate sur les greffes.

BIBLIOGRAPHIE

- ANSIAUX (J. R.). — Sur l'alimentation minérale des phanérogames parasites. *Acad. Roy. Belg., Bull. Cl. Sci.*, 44, n° 9, p. 787-792, 1958.
- AVENT (K. L.). — Some apple rootstocks and potassium. *J. Austr. Inst. Agric. Sci.*, 23, n° 2, p. 154-157, 1957.
- BELAVIN (J. A.). — Transport du phosphore des racines latérales aux branches de pommiers greffés ou poussant sur leurs propres racines (en russe). *Doklad. Akad. Nauk S. S. S. R.*, 108, p. 955-957, 1956.
- BERNSTEIN (L.), BROWN (J. W.) et HAYWARD (H. E.). — The influence of rootstock on growth and salt accumulation in stone-fruit trees and almonds. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 68, p. 86-95, 1956.
- BLANC-AICARD (D.). — Observations sur l'équilibre cationique du végétal. *Agro-chemica*, 17, p. 38-45, 1962.
- BLANC-AICARD (D.) et BROSSIER (J.). — Influence du porte-greffe sur l'équilibre cationique des feuilles de poitiers. *Proc. XVth Internat. Horticultural Congress*, 1962 (sous presse).
- BIDDULPH (O.), BIDDULPH (S.), CORY (R.) et KOONTZ (H.). — Circulation patterns for phosphorus, sulfur and calcium in the bean plant. *Plant Physiol.*, 33, p. 293-300, 1958.
- BIDDULPH (O.), CORY (R.) et BIDDULPH (S.). — Translocation of calcium in the bean plant. *Plant Physiol.*, 34, p. 513-519, 1959.
- BORESCH (K.). — Gehalt der Pflanzen an Mineralstoffen. *Tabulae Biologicae* (Den Haag), 10, p. 315-353 et 11, p. 136-191, 1935, cité par J. R. ANSIAUX, 1958.
- BUKOVAC (M. J.). — Effect of stock-scion interrelationships and graft unions upon nutrient absorption and transport in higher plants as indicated by radioactive isotopes. *Dissert. Abstr.* (U. S. A.), 18, n° 1, p. 15-16, 1958.
- BUKOVAC (M. J.), TUKEY (H. B.) et WITTWER (S. H.). — Effet de la greffe et de l'orientation du scion sur la circulation des substances nutritives d'après la méthode des radio-isotopes. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, p. 115-130, 1957.
- BUKOVAC (M. J.), WITTWER (S. H.) et TUKEY (H. B.). — Effect of stock-scion interrelationships on the transport of ³²P and ⁴⁵Ca in the apple. *J. Hort. Sci.*, 33, n° 3, p. 145-152, 1958.
- COOPER (W. C.) et GORTON (B. S.). — Toxicity and accumulation of chloride salts in *Citrus* on various rootstocks. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 59, p. 143-146, 1952.
- COOPER (W. C.), GORTON (B. S.) et OLSON (E. O.). — Ionic accumulation in *Citrus* as influenced by rootstock and scion and concentration of salts and boron in the substrate. *Plant Physiol.*, 27, p. 191-203, 1952.
- COUNELER (C.). — Aschenanalysen verschiedener Pflanzen und Pflanzentheile. *Bot. Centralbl.*, p. 27 et 129, 1889, cité par T. NICOLOFF, 1923.
- EATON (F. M.) et BLAIR (G. Y.). — Accumulation of boron by reciprocally grafted plants. *Plant Physiol.*, 10, n° 3, p. 411-424, 1935.
- EMBLETON (T. W.), MATSUMURA (M.), STOREY (W. B.) et GARBER (M. J.). — Chlorine

- and other elements in avocado leaves as influenced by rootstock. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 80, p. 230-236, 1962.
- EMBLETON (T. W.), LABANAUSKAS (C. K.) et BITTERS (W. P.). — The influence of certain rootstocks in the concentration of boron, iron, manganese and other elements in lemon leaves and on boron toxicity symptoms. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 80, p. 285-290, 1962.
- EVDOKIMOVA (T. P.). — Déplacements et métabolisme du phosphore chez les plantes greffées (en russe). *Akad. Nauk S. S. S. R.*, Moscou, 1955.
- FRITSCHÉ (E.), BOUILLENNE-WALRAND (Mme) et BOUILLENNE (R.). — Quelques observations sur la biologie de *Cuscuta europaea* L. *Acad. Roy. Belg., Bull. Cl. Sci.*, 5^e série, 44, p. 163-187, 1958.
- GLOUCHTCHENKO (I. E.) et DROBKOV (A. A.). — Assimilation et distribution des éléments radio-actifs chez les plantes greffées et leur effet sur le développement des tomates (en russe). *Izvest. Akad. Nauk S. S. S. R., série Biol.*, n° 6, p. 62-66, 1952, cité par M. J. BUKOVAC et coll., 1957.
- GÖRTON (B. S.) et COOPER (W. C.). — Relation of calcium and potassium accumulation in *Citrus* as influenced by rootstock and salinity of irrigation water. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 63, p. 49-52, 1954.
- GRANDEAU (H.) et BOUTON (A.). — Étude chimique du gui (*Viscum album* Linn.). *C. R. Acad. Sci.*, 84, p. 129-131, 1877.
- GRANDEAU (H.) et BOUTON (A.). — Étude chimique du gui (*Viscum album* Linn.). *C. R. Acad. Sci.*, 84, p. 500-503, 1877.
- HAAS (A. R. C.). — Boron content of *Citrus* trees grown on various rootstocks. *Soil Sci.*, 59, p. 465-479, 1945.
- HAAS (A. R. C.). — Influence of rootstock on the composition of *Citrus* leaves and rootlets. *Soil Sci.*, 60, p. 445-461, 1945.
- HAAS (A. R. C.). — Effect of rootstock in the composition of citrus and fruit. *Plant Physiol.*, 23, p. 309-330, 1948.
- HANSEN (C. J.). — Influence of the rootstock on injury from excess boron in French (Agen) prune and President plum. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 51, p. 239-244, 1948.
- HANSEN (C. J.). — Influence of the rootstock on injury from excess boron in Non-pareil almond and Elberta peach. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 68, p. 128-132, 1955.
- HÄRTEL (O.). — Ueber dem Wasserhaushalt von *Viscum album* L. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 55, p. 310-321, 1937.
- HÄRTEL (O.). — Ueber die Oekologie einiger Halbparasiten und ihrer Wirtspflanzen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 59, p. 136-148, 1941.
- HÄRTEL (O.). — Der Wasserhaushalt der Parasiten, dans *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ed. Springer, 3, p. 951-960, 1956.
- HÄRTEL (O.). — Der Erwerb von Wasser und Mineralstoffen bei Hemiparasiten, dans *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ed. Springer, 11, p. 33-45, 1959.
- HAYWARD (H. E.), LONG (E. M.) et UHVITS (R.). — Effect of chloride and sulfate salts on the growth and development of the Elberta peach on Shalil and Lovell rootstocks. *U. S. Dept. Agric. Tech. Bull.*, n° 922, 1946.
- HOFFMANN (J.). — Ein weiterer Beitrag zur Verteilung von Uran in pflanzlichen Stoffen. *Bodenkde. u. Pflanzenernährg.*, 32, p. 295-306, 1943, cité par O. HÄRTEL, 1959.
- HOMES (J. L. A.). — Les échanges de cations entre le porte-greffe et le greffon. *An. Physiol. Vég. Un.*, Bruxelles, 4, p. 1-52, 1959.
- KHVOJKA (L.) et BABICKY (A.). — Migration du phosphore radioactif dans les racines des arbres porte-greffe et des arbres non greffés après incorporation de ³²P dans le xylème de la racine (en russe). *Plant. Tcheosl.*, 2, n° 2, p. 98-166, 1960.
- KOSTYTSCHEW (S.). — Ueber die Ernährung der grünen Halbschmarotzer. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 40, p. 273-279, 1922.

- KOSTYTSCHEW (S.). — Untersuchungen über die Ernährung der grünen Halbschmarotzer. *Beih. Bot. Zbl.*, Abt. 1, 40, p. 351-373, 1924.
- LECLERC DU SABLON (M.). — Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites (Rhinanthées et Santalacées). *An. Sci. Nat.*, 7^e série, Bot. 6, p. 90-117, 1887.
- MENGEL (K.). — Der Einfluss der Donnanverteilung im freien Raum der Wurzel auf die Kationengehalte von Wurzel und Spross. *Kali-Briefe*, Berne. Série 3, 18, p. 1-10, 1962.
- MOLLIARD (M.). — Comparaison des galles et des fruits au point de vue physiologique. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 59, p. 201-204, 1912.
- MOLLIARD (M.). — Recherches physiologiques sur les galles. *Rev. Gén. Bot.*, 25, p. 225-252, 285-307, et 341-370, 1913.
- NICOLOFF (T.). — Contribution à la physiologie de la nutrition des parasites végétaux supérieurs. *Rev. Gén. Bot.*, 35, p. 545-552 et 593-601, 1923.
- RAKHTEENKO (I. N.). — Note sur le transfert de substances nutritives minérales d'une plante à l'autre résultant de l'interaction de leurs systèmes radiculaires (en russe). *Bot. Zh. S. S. S. R.*, 43, n° 5, p. 695-701, 1958.
- ROY (W. R.). — Studies of boron deficiency in grapefruit. *Ela. State Hort. Soc. Proc.*, 58, p. 38-43, 1943.
- SCARASCIA VENEZIAN (M. E.). — Nota preliminare su lo studio del metabolismo della pianta innestata con l'impiego di elementi radiativi. *An. Speriment. Agr.*, 14, n° 3, p. 429-436, 1960.
- SCHIDECKER (D.). — La greffe, ses conditions anatomiques, ses conséquences physiologiques et ses résultats génétiques éventuels. *An. Biol.*, 37, n° 3-4, p. 107-172, 1961.
- SCHIDECKER (D.), BOULOUX-HARDY (M.), GUENIN (H.) et BILLARD (G.). — Comportement des partenaires et répartition des éléments chimiques dans les greffes de tomates. *C. R. Acad. Sci.*, 255, p. 557, 1962.
- SCHMUCKER (T.). — Höhere Parasiten, dans *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ed. Springer, 11, p. 480-529, 1959.
- SHANNON (L. M.) et ZAPHRIR (J.). — The relation influence of two *Citrus* rootstock species upon plant growth and upon the inorganic composition of the scion. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 71, p. 257-264, 1958.
- SMITH (P. F.), REUTHER (W.) et SPECHT (A. W.). — The influence of rootstock on the mineral composition of Valencia orange leaves. *Plant Physiol.*, 24, p. 455-461, 1949.
- THATCHER (F. S.). — Further studies of osmotic and permeability relations in parasitism. *Can. J. Res.*, Sect. C, Bot., 20, p. 283-311, 1942.
- VON TUBEUF (K.). — Ueber Aschenanalysen von *Viscum album* L., im Anschluss an die Analyse von Professor Dr. C. COUNELER, *Bot. Centralbl.*, p. 43 et 78, 1980, cité par T. NICOLOFF, 1923.
- WALLACE (A.), NAUDE (C. J.), MUELLER (R. T.) et ZIDAN (Z. I.). — The rootstock scion influence on the inorganic composition of *Citrus*. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 59, p. 133-142, 1952.
- WALLACE (A.), NORTH (C. P.) et FROLICH (E.). — Interactions of rootstock, soil pH and nitrogen on the growth and mineral composition of small lemon trees in a glasshouse. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 62, p. 75-78, 1953.
- WALLACE (A.) et SMITH (R. L.). — Rootstock influence on the K, Ca, Mg nutrition of *Citrus*. *Better Crops Plant Food*, 39, n° 9, p. 9-14 et 44-47, 1955.